



Ecologisch profiel van de wilde litorale mosselbank (*Mytilus edulis* L.)

Peter Tydeman

Rapport RIKZ-96.026

Watersysteemverkenningen 1996

ISBN 90-369-0415-3

Den Haag, juli 1996

ECOPROFIEL wilde litorale mosselbank

Samenvatting

De wilde, litorale mosselbank, in volgroeide fase, is in feite een levensgemeenschap van diverse soorten bodemdieren en planten op, in en onder een bank van middels byssusdraden aan elkaar gehechte mosselen (*Mytilus edulis*). Deze levensgemeenschap is een belangrijk voedselbiotoop voor diverse vogelsoorten.

De op de bij laagwater droogvallende platen voorkomende wilde mosselbank is in het project Watersysteemverkenningen (WSV) gekozen als een van de biologische doelvariabelen voor het toetsen van de milieukwaliteit van de Nederlandse zoute wateren.

In het Ecoprofiel komt naar voren dat het voorkomen van litorale mosselbanken sterk negatief beïnvloed wordt door stormen en ijsgang. Daarnaast worden jonge mosselbanken in sterke mate bevestigd om de mosselkweekpercelen in de diepere delen van de Waddenzee en Oosterschelde van mosselzaad (= jonge mosseltjes) te kunnen voorzien. Als gevolg van een aantal opeenvolgende strenge winters en een aantal jaren met gering broedvalsucces, in combinatie met voortgaande mosselzaadvijverij, zijn oude stabiele litorale mosselbanken in de Waddenzee sinds de tweede helft van de 80-er jaren zeldzaam geworden. Bevisen van jonge banken verkleint de kans op herstel van het mosselbankbiotoop sterk.

In het kader van de Structuurnota Zee- en kustvisserij zijn thans delen van de Waddenzee en de Oosterschelde geheel gesloten voor de mosselzaadvijverij.

Summary

Natural, littoral musselbeds are, in fact, a community consisting of various species of animals and plants living on, between and below specimens of *Mytilus edulis* that are interconnected by byssus threads. This community is a valuable feeding biotope for a number of bird species.

In the 'Aquatic Outlook' project intertidally occurring natural musselbeds have been chosen as sentinel for the environmental quality of coastal waters.

Littoral musselbeds are susceptible to storms and ice scour, especially as long as they are young. Young musselbeds have been strongly exploited for seeding the mussel culture lots situated in the deeper parts of the Wadden Sea and Oosterschelde. Due to repeated low recruitment and continued fishing of seed mussels natural littoral musselbeds have largely disappeared since the end of the 1980s. Recent Dutch policy regarding fishery in coastal and marine waters provides in certain areas of the Wadden Sea and Oosterschelde to be closed for fishery of littoral seed mussels.

Inleiding

Voor het beleid en beheer van de Nederlandse watersystemen is het nodig op een systematische wijze objectieve en kwantitatieve informatie te verzamelen over de toestand/ontwikkeling en het gebruik van die watersystemen (zoals sloten, meren, zeeën). Deze informatie wordt o.m. verzameld binnen het project Watersysteemverkenningen (WSV) (Anonymus, 1994).

Voor elk der watersystemen zijn systeem-doelvariabelen (chemische, fysische en biologische) en gebruiks-doelvariabelen vastgesteld. Die doelvariabelen hebben meetbare waarden of deze zijn te berekenen. De waarden of het verloop ervan vormen de basisinformatie voor diagnose en prognose van beleid.

Zo goed als mogelijk worden voor de systeem-doelvariabelen streefwaarden opgesteld, waarden die verwacht mogen worden bij het ontbreken van menselijke invloed.

Eén van de geformuleerde biologische doelvariabelen is de wilde litorale mosselbank (*Mytilus edulis*). Mosselbanken zijn complexe levensgemeenschappen, opgebouwd rondom één of meerdere grote clusters van aan elkaar gehechte mosselen. Ze kunnen grote invloed hebben op het omringende ecosysteem, onder meer vanwege het wegvangen van grote hoeveelheden in het water zwevend slib en organisch materiaal, vanwege hun rol in de nutriëntenhuishouding en in de voedselketen, en als plaats van vestiging en beschutting voor mariene plant- en diersoorten. Verder zijn mosselbanken van belang als leverancier van consumptiemosselen en mosselzaad voor de schelpdiervisserij.

Mosselbanken komen zowel boven als beneden de laagwaterlijn voor. Beneden de laagwaterlijn kunnen ze van nature voorkomen tot een diepte van 20 à 25 m. In de Nederlandse Waddenzee en Deltawateren zijn de meeste sublitorale mosselbanken door de mosselkwekers aangelegd als opgroeiplaats voor consumptiemosselen: de zogenoemde kweekpercelen. Deze liggen vooral in de westelijke Waddenzee en in de Oosterschelde. Rond de laagwaterlijn en daarboven treffen we natuurlijk gevormde, zogenoemde wilde mosselbanken aan.

Het voorliggende ecologische profiel schetst kenmerken en relaties met het omringende milieu van de natuurlijk gevormde en boven de laagwaterlijn gesitueerde mosselbanken. Dit ecoprofiel dient gelezen te worden als een specifieke aanvulling op het eerder door Steur & Seys (1989) geschreven ecoprofiel over de mossel *Mytilus edulis* (L. 1758) waarin alleen op de soort gerichte kenmerken en biologische relaties zijn beschreven.

De biologische doelvariabelen in de WSV worden beschreven in de diverse 'Ecoprofielen'. Daarbij wordt informatie gegeven over de volgende onderwerpen:

- Autoecologie
- Huidige situatie in de onderscheiden watersystemen
- De (liefst ongestoorde, natuurlijke) situatie in het verleden aldaar
- De invloed van menselijke activiteiten

Het ecoprofiel van de wilde litorale mosselbank is dan ook ingedeeld

conform deze vier onderwerpen. De sublitorale banken (waaronder ook de mosselbanken op kweekpercelen) worden in dit ecoprofiel niet besproken, of slechts zijdelings.

1. Autoecologie

1.1 Ontstaan

Voor het ontstaan van een mosselbank zijn nodig:

- * een goede broedval
- * gunstige vestigingsvoorwaarden
- * overleving van het broed

Broedval

De broedval van mosselen vindt in de Waddenzee voornamelijk plaats in mei/juni en in augustus/september. Na een korter of langer verblijf in het planktonisch stadium lijken de mossellarven te reageren op bepaalde stimuli die hun aanzetten tot uitzakken naar de bodem en tot vasthechten aan draadachtige substraten. De hoeveelheid larven in het zeewater kan van jaar tot jaar nogal variëren. In mei 1991 bijvoorbeeld waren er minder dan 2 larven per liter zeewater in de Waddenzee aanwezig. De voorraad volwassen mosselen was op dat moment gering. In mei 1981 daarentegen, toen het aantal volwassen mosselen aanzienlijk was, bedroeg de concentratie aan mossellarven 60 ex per liter. In hoeverre de hoeveelheid larven in het zeewater gerelateerd is aan de aanwezige voorraad mosselen is overigens niet duidelijk (Dankers, 1993).

De overleving en ontwikkeling van de larven is afhankelijk van een groot aantal bio-fysische factoren, zoals temperatuur, voedselhoeveelheid en -kwaliteit, troebelheid, en activiteit van predatoren. Onder ongunstige omstandigheden zijn de mossellarven in staat hun metamorfose van plankton naar schelpdier aanzienlijk te vertragen (Pulfrich, 1995). In de herfst ontstane larven kunnen zo zelfs de winterperiode overbruggen en op die manier ontsnappen aan predatie door (epi)benthische invertebraten. In het voorjaar wordt de groei hervat en bereikt dit broed al snel de grootte waarbij de kans op predatie door immigrerende invertebraten aanzienlijk is verminderd.

Het succes van de (primaire) broedval in de voorzomer is, evenals van de broedval in de nazomer (secundair), heel wisselend (Obert & Michaelis, 1991). Factoren als de hoeveelheid larven, de aanwezigheid van geschikte vestigingsplaatsen, de voedselsituatie en predatie treden niet elk jaar in even gunstige zin en tegelijkertijd op.

Na strenge winters is de broedval bij *Mytilus edulis* normaal (1985, 1986) tot bovennormaal (1939, 1979, 1987). Na zachte winters (1974, 1988, 1989 en 1990) is de broedval verwaarloosbaar (Kreger, 1940; Beukema, 1992a). Mogelijk is dit een gevolg (één van de gevolgen) van de verminderde predatie door juveniele krabben *Carcinus maenas* en garnalen (*Crangon crangon*), die na strenge winters later in het jaar en in een lagere biomassa verschijnen (De Vlas, 1982; Beukema, 1991a, 1992b; Dijkema, 1992). Mogelijk speelt ook de kwaliteit van de gameten hierbij een rol. Bij lage temperaturen in de winter functioneren de fysiologische processen bij schelpdieren op een laag niveau, zodat minder ingeteerd hoeft te worden op de voorraden in het lichaam (Zwarts, 1991a). Daardoor zou meer energie kunnen overblijven voor de productie van gameten. Uit nog te publiceren onderzoek van Honkoop (NIOZ

Texel) aan kokkels (*Cerastoderma edule*) blijkt dat volwassen kokkels na strenge winters méér, en gemiddeld ook grótere eieren per individu paaen dan na zachte winters (pers. med. J.J. Beukema, NIOZ Texel). Een ander, indirect, effect op het succes van de broedval wordt veroorzaakt door de voedselsituatie: bij een groot voedselaanbod groeien jonge mosselen snel, en aangezien grotere mosselen minder gevaar lopen door invertebraten gepredeerd te worden, vergroot het optreden van een voedselrijke situatie op deze manier de kans op het ontstaan van een mosselbank (Dankers, 1993).

Volgens Pulfrich (1995) blijkt dat de intensiteit en het succes van opeenvolgende mosselbroedvallen sterk worden beïnvloed door factoren die de diversiteit onderhouden van het habitat dat voor mosselbroed geschikt is om zich te vestigen.

Vestiging

Een speciale klier in de voet van de mossel produceert byssusdraden (De Vooy, 1985). Onder experimentele omstandigheden bleek dat grotere mosselen in staat zijn aantal, lengte en dikte van de byssusdraden in relatief korte tijd te kunnen aanpassen aan omringende omstandigheden, zoals de aanwezigheid van prederende krabben (Côté, 1995). Met behulp van deze draden hechten de larven zich eerst hoofdzakelijk aan glanzende, draadvormige structuren zoals poliepen, wieren en de kokertjes van zandkokerwormen. Naarmate de mossellarven groeien kunnen ze herhaaldelijk van substraat wisselen. Ze laten zich met de getijdestromen meevoeren, en vinden zo dikkere draadstructuren om zich op vast te zetten. Uiteindelijk vestigen de jonge mosseltjes zich op een meer vaste plaats, meestal hard substraat zoals oude schelpenbanken, of aan andere mosselen (Verwey, 1952). Mossellarven die zich hebben vastgezet aan de byssusdraden van oudere mosselen, hebben een grotere kans van overleven (McGrorty *et al.*, 1990); dit verschijnsel zal een positieve invloed hebben op het voortbestaan van een mosselbank.

Mosselbroed wat zich heeft vastgehecht kan afkomstig zijn van mossel-populaties uit de nabije omgeving, maar vermoedelijk kunnen de larven ervan ook van grotere afstand, voor de Waddenzee bijvoorbeeld vanuit de aangrenzende Noordzee, zijn aangevoerd (Pulfrich, 1995).

Recrutering op mosselbanken die laag in de getijdezone of beneden de laagwaterlijn gelegen zijn gaat vaak trager dan op mosselbanken hoger in de getijdezone, of er vindt in het geheel geen recrutering plaats (Pulfrich, 1995). Onder meer om deze reden zouden mosselbanken die hoger in de getijdezone liggen ontzien moeten worden bij de visserij op mosselzaad. Overigens leveren juist de laag in de getijzone gelegen mosselen en de mosselen in de sublitorale banken kwalitatief betere gameten (vruchtbaarder, sterker in overleving), doordat deze mosselen onder voordelliger temperatuur- en voedselomstandigheden leven (Pulfrich, 1995).

Bij de vestiging van mosselbroed spelen hydrodynamische processen een belangrijke rol. Alhoewel mossellarven hun positie in de waterkolom wel kunnen reguleren lijkt de grootschalige verspreiding ervan in hoofdzaak bepaald te worden door fysische processen. Mosselbroed wordt getransporteerd en in gebieden afgezet waar de stroomsnelheden lager zijn dan ongeveer 0.01 m/s (zie Pulfrich 1995). Onder gunstige condities zal het broed zich vasthechten, anders kan het zich opnieuw met de waterstroom laten meevoeren tot een geschikte plaats bereikt wordt. Pulfrich's (1995) meerjarig onderzoek laat zien dat vestiging en recrutering van mosselbroed een zeer locale aangelegenheid is, in tegenstelling tot de waargenomen homogeniteit in de ruimtelijke verspreiding van aantallen

planktonische mossellarven. In het onderzoeksgebied in de Waddenzee van Sleeswijk-Holstein vindt Pulfrich (1995) dat de vestiging van mosselbroed in de intergetijdezone zich grotendeels beperkt tot reeds aanwezige mosselbanken nabij de laagwaterlijn. In deze gebieden vestigt het mosselbroed zich ofwel direct tussen de volwassen mosselen ofwel de broedjes migreren naar de mosselbank nadat ze zich in eerste instantie op draadachtige substraten hebben vastgehecht, die in de waterpoeltjes tussen de mosselbulten aanwezig zijn.

Wanneer de broedval buitengewoon massaal is, zoals b.v. in 1987 in de Nederlandse Waddenzee, kan mosselbroed zich zelfs op het kale zand van de getijdeplaten vestigen.

Overleving van het broed

De overleving van mosselbroed is sterk afhankelijk van het optreden van stormen en/of strenge winters. Verder speelt een rol of het mosselzaad al dan niet wordt weggevoerd. Of predatiedruk door andere invertebraten dan krabben en garnalen (zie hierboven onder 'Broedval') of vissen van belang is in de overleving van mosselbroed in het litoraal is niet in de literatuur gevonden. De voorraad jonge mosseltjes (< 2 cm) op een bank kan aanzienlijk slinken middels vraat door meeuwen (Zwarts, 1984). Volgens Pulfrich (1995) draagt de broedval in het voorjaar slechts in geringe mate bij aan de verjonging van mosselbanken. Dit ondanks de grotere hoeveelheid larven in vergelijking tot de najaarsbroedval. De hoge dichtheid aan predatoren in de zomer veroorzaakt een hoge mortaliteit onder de larven en het mosselbroed. Alleen extreem goede voorjaarsbroedvallen kunnen de oude mosselbanken verjongen, omdat dan de aanwas de predatie overtreft.

1.2 Voorkomen

Zonder voedselaanvoer door getijdestromen kan een mosselbank niet in stand blijven. Ook de sterkte van de getijdestromen is limiterend voor het kunnen voorkomen van mosselbanken (Verwey, 1952). Vanuit de mosselkwekerij is bekend, dat bij stroomsterktes > 60 cm/sec mosselen grote kans lopen te worden weggeslagen (Van Stralen & Dijkema, 1994). De meeste banken liggen dan ook op de randen van platen langs getijdegeulen. Daar zijn de stroomsnelheden minder groot dan midden in de geul, de overstromingsduur (en dus de voedselvoorziening) is er langer dan hoger op de plaat en er komen vaak delen van oude schelpenbanken voor die zijn blootgespoeld en waaraan de mosseltjes zich uitstekend kunnen vasthechten. Rond de zeegaten komen geen mosselbanken voor, omdat daar de stroomsnelheden te hoog zijn. Extreem lage stroomsnelheden kunnen weer leiden tot voedsel- en zuurstofgebrek.

Hoger op de platen worden alleen mosselbanken gevormd in jaren met zeer goede broedval, meestal in gebieden met velden groot zeegras (*Zostera marina*), kokertjes van de zandkokerworm *Lanice conchilega* of op de overblijfselen van oude kokkelbanken.

In de Nederlandse Waddenzee is het oppervlak aan wilde litorale mosselbanken, uitgaande van de inventarisatie van 1978 (Dijkema *et al.*, 1989), in het oostelijk deel van de Waddenzee (dat is ten oosten van het wantij van Terschelling) groter dan in het westelijk deel. In het westelijk deel zijn vooral de sublitorale banken gesitueerd.

In de Deltawateren komen wilde litorale mosselbanken weinig voor. Wel zijn hier veel mosselkweekpercelen, meestal permanent onder water gelegen mosselbanken, aangelegd door mosselkwekers. In uithoeken of op onrendabele stukken van nog op de plaat of aan de randen ervan gelegen percelen kunnen hier en daar wel wilde litorale banken aanwezig zijn. Mosselen die op strekdammen en andere harde substraten in de kustzone voorkomen, worden in dit ecoprofiel buiten beschouwing gelaten.

Zoutgehalte

Buiten de kust en in gebieden met overwegend zoetwater komen mosselen (*M. edulis*) niet voor. Juvenile exemplaren worden wel eens aangetroffen in de brakwatergebieden van estuaria, maar zij overleven de hoge rivierafvoeren van zoetwater in de winter en het voorjaar niet. Mosselen komen algemeen voor bij een saliniteit boven ca 18‰, optredend bij gemiddelde rivierafvoer en hoogwater of, bij hoge rivierafvoer, rond 8-10‰ (Wolff, 1973). Wolff meldt bevindingen van Dodgson (1928) over de aantasting van byssusvorming en pompcapaciteit bij *M. edulis* bij zoutgehaltes lager dan ca 14-20‰.

1.3 Ontwikkeling/structuur

Ontwikkeling

Door de depositie van faeces en pseudofaeces (zie 1.4) vormt zich tussen en onder de mosselen al snel een sliklaag. Een jonge mosselbank 'groeit' op deze manier omhoog. Daarbij kan deze zó hoog boven de omringende plaat gaan uitsteken, dat stormen er gemakkelijk schade aan kunnen toebrengen. Op plaatsen waar een mosselbank een meer geleidelijker groei ondervindt, ontstaat een stevig fundament, waarbij de lege schelpdoubletten van gepredeerde en afgestorven mosselen de ontstane sliklaag bijhouden. Zo kan zich na verloop van vele jaren of zelfs tientallen jaren een oude en stabiele mosselbank ontwikkelen.

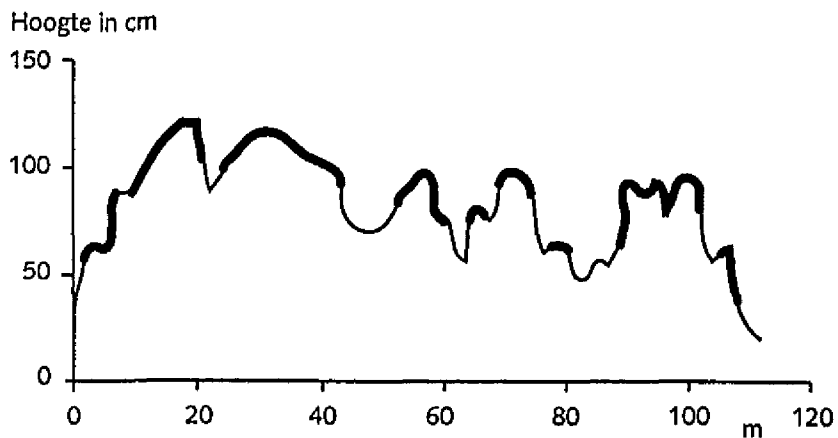
Structuur

De structuur van een mosselbank kan variëren van een groot aantal verspreid liggende kluiten, waarvan de mosselen en aanwezig hechtmateriaal door byssusdraden zijn verbonden, tot één of meer clusters van enkele tientallen of zelfs honderden m² in oppervlak en ca 0,5 tot 1,5 m hoog, waarin zich meer of minder open plekken kunnen bevinden.

Mosselbroed kan zich aanvankelijk nog goed naar andere plekken binnen de mosselbank verplaatsen. De mosseltjes ontkoppelen hun eigen byssusdraden en hechten zich elders opnieuw vast. Zodra ze door andere mosselen 'verankerd' worden, zijn ze niet meer mobiel.

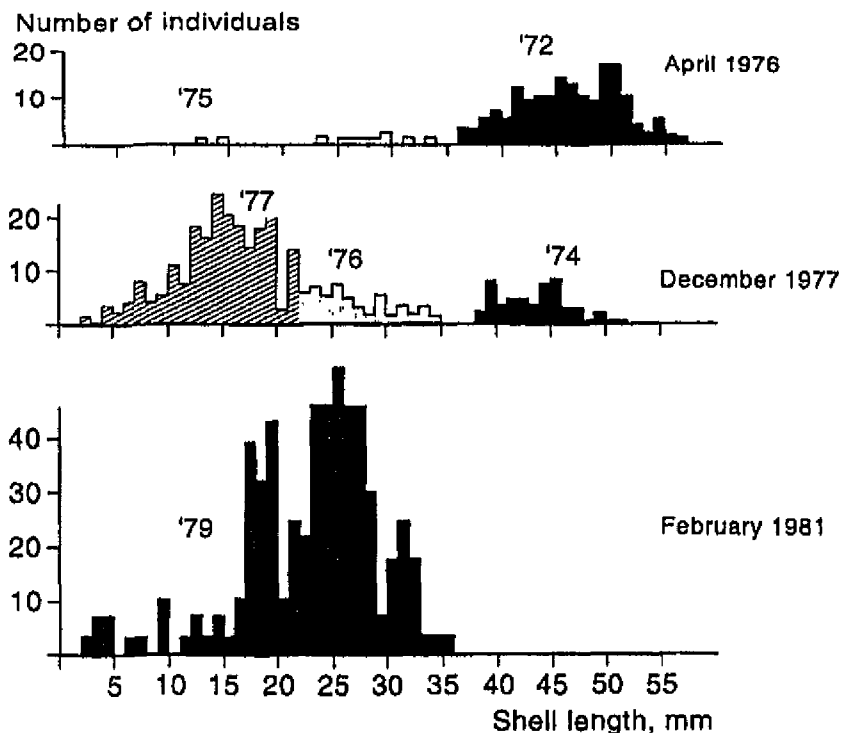
Volgroeide banken vertonen een grote verscheidenheid aan ecologische micro-omstandigheden. Onder invloed van voornamelijk fysische factoren (stroming, golfwerking) ontstaan open plekken en hoogteverschillen in de bank. In de relatief beschutte open plekken groeien weer jonge mosseltjes die zodoende voor "verjonging" van de mosselbank zorgen. De kleinschalige variatie zorgt voor een grote diversiteit aan dieren en planten. Er is dan sprake van een levensgemeenschap die specifiek is voor de mosselbank. Hoe zo'n volgroeide bank er in doorsnede uit kan zien is opgetekend in figuur 1, welke is overgenomen uit Dankers *et al.* (1995). Het met mosselen bedekte oppervlak is in deze figuur door een verdikte lijn geaccentueerd.

Figuur 1. Doorsnede door een mosselbank onder Amrum. De dikke lijn geeft de aanwezigheid van mosselen aan. (Bron: Dankers *et al.*, 1995).



Obert & Michaelis (1991) beschrijven de ontwikkeling gedurende een groot aantal jaren (1976 tot 1985) van een wilde, litorale mosselbank in de Duitse Waddenzee onder het eiland Norderney. Deze bank werd niet bevestigd. Uit de door hen gemaakte schelpengteverdelingen en de leeftijdschatting van cohorten blijkt dat een oude bank mosselen kan bevatten die naar schatting 5 à 6 jaar oud zijn (zie figuur 2 in: Obert & Michaelis, 1991). Wanneer evenwel verschillende cohorten de bank bevolken, dan komen mosselen met een dergelijke leeftijd niet voor. In de onderzoeksperiode bevolkten maximaal 4 cohorten tegelijk deze mosselbank. Uit hun publicatie (Obert & Michaelis, 1991) zijn in figuur 2 drie schelpengte-frequentieverdelingen overgenomen. De verdelingen representeren de samenstelling van twee oude banken (april 1976 en december 1977) en van één jonge mosselbank (februari 1981). Hieruit blijkt, dat een oude bank uitsluitend uit oudere mosselen kan bestaan (april '76), ofwel uit mosselen van meerdere leeftijdsklassen (dec. '77). De jonge bank

Figuur 2. Drie schelpengteverdelingen van dezelfde mosselbank op 3 verschillende momenten: volgroeide stadia (april 1976 en dec. 1977) en één jong stadium (feb. 1981). Bij de onderscheiden cohorten zijn de jaren van geboorte aangegeven. (Bron: Obert & Michaelis, 1991)



(feb. '81) bevat exemplaren van één leeftijdsklasse, in dit geval van 1 jaar oud, of enkele jonge jaarklassen. Wanneer een mosselbank regelmatig wordt bevist zal de leeftijdsverdeling ervan weinig anders zijn dan die van de jonge bank (feb. '81) in figuur 2.

Groei

De lengtegroei van de mossel(schelp) vindt voornamelijk plaats van april tot en met augustus. De lengtegroei van mosselzaad op droogvallende banken is slechts weinig lager dan op percelen. Mosselen groter dan 40 mm groeien op wilde banken nog maar langzaam. Het vleesgewicht van mosselen neemt van april tot en met augustus toe. Rond augustus begint het vleesgewicht sterk af te nemen. Deze afname duurt enige maanden en kan leiden tot een reductie van 50% ten opzichte van het vleesgewicht in augustus. Vanaf december treedt weer een sterke gewichtstoename op in het vleesgewicht, zodat in april het oorspronkelijke gewicht van augustus weer bereikt is of zelfs wordt overschreden (Dankers *et al.*, 1989a).

Mosselen in het centrum van een grote mosselbult worden minder groot dan mosselen die zich aan de rand ervan bevinden. En mosselen in kleine bultjes (< 30 cm diameter) worden groter dan exemplaren in grotere bulten (Svane & Ompi, 1993).

Hoger op het wad gelegen mosselbanken bevatten in het algemeen grotere dichtheden aan kleine mosselen met relatief minder vlees en dikkere schelpwanden. Grotere en vleziger mosselen komen meer voor op lager gelegen lokaties (Goss-Custard *et al.*, 1993).

De natuurlijke sterfte is bij de hoger gesitueerde mosselbanken veel hoger dan bij de lager gelegen banken en de mosselen groeien er langzamer. Natuurlijke sterfte in combinatie met sterfte door bevissing leidt ertoe dat deze banken vaak binnen enkele jaren na de vorming weer verdwijnen.

1.4 Betekenis voor het ecosysteem

De invloed van mosselbanken op het ecosysteem is groot. Mosselbanken verwijderen grote hoeveelheden slib en organisch materiaal uit de waterkolom en dragen bij aan een versnelde recirculatie van nutriënten, welke weer gebruikt worden bij de productie van fytoplankton. Mosselbanken bieden aan diverse plant- en diersoorten een plaats van vestiging en beschutting. Niet in de laatste plaats is een mosselbank een bron van voedsel voor verschillende diergroepen, waaronder talrijke wadvogels en, in een iets ander perspectief bezien, een groot aantal mensen. Op deze aspecten wordt hieronder nader ingegaan.

1.4.1 Slibhuishouding

Mosselen voeden zich door zeewater langs hun kieuwen te pompen en daarbij de in het water zwevende deeltjes op hun kieuwen in te vangen. Op deze manier zijn ze in staat om relatief enorme hoeveelheden water te filtreren. Voor de mosselpopulatie van wilde banken onder Ameland is berekend dat zij de watermassa in dat gebied volledig langs de kieuwen kan pompen in een tijdsperiode van enkele dagen (bij een populatie van 40-50 x 10⁶ kg versgewicht), tot een maand (populatie van 5 x 10⁶ kg) (Dankers & Koelemaij, 1989).

Van het ingevangen materiaal transporteren de trilharen op de kieuwen

het eetbare bestanddeel naar de inwendige mondopening. De oneetbare bestanddelen worden tegengehouden en grotendeels als kleine kluitjes, met slijm vermengd, als pseudofaeces uitgescheiden. Faeces en pseudofaeces accumuleren rond de mosselen, omdat ze minder snel opwervelen dan de oorspronkelijke slibdeeltjes, waaruit het is samengesteld; de bodem rond een mosselbank is dan ook slikkig.

De mosselbank groeit zelfs omhoog, doordat de mosselen omhoog kruipen om te voorkomen dat ze onder hun eigen slik begraven raken. Zo kan onder een bank van jonge mosselen wel een kniediepe laag van zacht slik ontstaan. Berekeningen voor de westelijke Waddenzee laten zien dat deze 'biodepositie' ruim 40.000 ton per dag kan bedragen. Het is niet bekend hoeveel van dit materiaal weer in suspensie komt, maar een deel vormt een laag slik met hoge concentraties organisch materiaal onder en rond een mosselbank. Het uiteindelijke belang in de slibhuishouding van de Waddenzee is niet bekend (Dankers *et al.*, 1989a).

Flemming & Delafontaine (1994) deden onderzoek naar de biodepositie bij een jonge mosselbank in de Duitse Waddenzee onder het eiland Spiekeroog. De laagdikte van de jaarlijkse netto afzetting bleek te variëren tussen 0 cm (d.w.z. het afgezette materiaal kwam weer volledig in suspensie) en tenminste enkele centimeters, afhankelijk van de weersomstandigheden. In de zomer vond sedimentatie plaats (> 0,5 mm/dag) terwijl in de winter de resulterende afzetting tot nul daalde of zelfs erosie plaats vond.

1.4.2 Nutriënten

Uit onderzoek (Dankers *et al.*, 1989b; Jongsma, 1987; Prins & Smaal, 1994) is gebleken dat mosselbanken zeer actief zijn in de afbraak van organisch materiaal. De activiteit komt maar ten dele van de mosselen zelf, want de micro-organismen en de meiofauna in de tussen de mosselen afgezette pseudofaeces spelen bij de afbraak een veel belangrijker rol.

Mosselbanken dragen in hoge mate bij aan een versnelde circulatie van nutriënten, zoals fosfaat, nitraat en ammonium, en wel in belangrijke mate door mineralisatie van de biodepositie. De mosselen zelf in de bank dragen 31 - 85% bij aan de totale productie van fosfaat en 17 - 94% aan de productie van nitraat. Ze dragen niet bij aan de vorming van silicaat. Er wordt weinig stikstof door de mosselbank vastgehouden. Verondersteld wordt dat denitrificatie een ondergeschikte rol speelt in het sediment van de mosselbank. Netto opname van silicaat gebeurt voornamelijk tijdens de fytoplanktonbloei; de afgifte heeft vooral plaats in de herfst (Prins & Smaal, 1994).

De door mosselbanken geproduceerde nutriënten, zoals ammonia en fosfaat, kunnen de primaire productie van het fytoplankton stimuleren. Van deze primaire productie wordt door de mosselbank weer geconsumeerd; elke vierkante meter mosselbank kan aan chlorophyll wel 15 - 55 mg per uur opnemen (Dame & Dankers, 1988).

Voor de afbraak van organisch materiaal wordt zuurstof aan de omgeving onttrokken. Eén vierkante meter mosselbank kan zodoende wel 4 g zuurstof per uur (in de nacht) opnemen (Dankers *et al.*, 1989b). Onder extreme omstandigheden kan daardoor zuurstoftekort ontstaan. Grote mosselen kunnen zeer lang overleven in anaerobe omstandigheden (Dankers *et al.*, 1986). Sterfte van zaad wordt wel genoemd door vissers en kwekers, maar mogelijk geldt dit meer voor het sublitorale milieu. Er

zijn aanwijzingen dat de sterfte optreedt door vorming van H_2S onder anaërobe omstandigheden, en niet door de zuurstofloosheid (pers. med. N. Dankers, IBN-DLO Texel).

1.4.3 Relatie met flora en fauna

Zoals eerder gezegd zijn mosselbanken complexe levensgemeenschappen. Andere dieren en ook planten hechten zich vast of vinden er voedsel of een veilige schuilplaats.

Flora

Mosselbanken vormen een belangrijk substraat voor zeeslasoorten (*Ulva* sp.) en pollepen (De Jonge *et al.*, 1993). De lager gelegen mosselbanken zijn bedekt met bruine algen: *Fucus vesiculosus* (blaaswier).

Invertebraten

De qua aantal belangrijkste, aan mosselbanken gebonden macrofauna-soort is wel de zeepok (div. soorten, o.a. *Elminius modestus* en *Balanus crenatus*) (Obert & Michaelis, 1991); op sommige banken komen grote aantallen alikruiken (*Littorina* sp.) voor. In de poeltjes tussen de mosselbulten groeien zeeanemonen (*Sagartia* sp.) en bij laag water blijven er grote aantallen garnalen in achter. Deze vormen voedsel voor vogels. Bij het ontwikkelen van een mosselbank zal de oorspronkelijk aanwezige bodemfauna op den duur van samenstelling veranderen, als gevolg van het bedekt raken met faeces en pseudo-faeces en door zuurstofgebrek. Door het rijke reliëf in met name oude mosselbanken ontstaan veel verschillende micro-biotopen en daardoor een grote schakering aan planten en dieren. Zowel soortenrijkdom als diversiteit zijn positief gecorreleerd met de leeftijd en de mate van complexiteit in structuur van de mosselbank (Tsuchiya & Nishihira, 1985, 1986).

Dittmann (1990) rapporteert het voorkomen van 52 macrofaunasoorten en 44 meiofaunasoorten tijdens onderzoek aan mosselbanken onder het eiland Sylt in de Duitse Waddenzee van 1982 tot 1986. Zij vindt op de mosselbank een groter aantal macrofaunasoorten (vnl. door de aanwezigheid van epibentische en epiphytische kreeftachtigen en slakken) per 100 cm² dan op de naastliggende zandplaat, maar de verschillen zijn niet significant. Het gemiddeld aantal individuen per 100 cm² is op de mosselbank significant lager dan erbuiten. De samenstelling van de plaatgemeenschap werd gedomineerd door Polychaeta (borstelwormen), terwijl oligochaeten in de mosselbankgemeenschap overheersten. De aantallen Mollusca (weekdieren) en Crustacea (kreeftachtigen), zeldzaam op de zandplaat, vormden gezamenlijk 12-15% van de mosselbankgemeenschap. Het sediment onder de mosselen, zelf filtreerders, werd bevolkt door sedimenteters als *Heteromastus filiformis* (draadworm) en *Capitella capitata*, terwijl de op de zandplaat aanwezige *Tharyx marioni* een oppervlakte-filtreerder is (Dittmann, 1990).

Broed van de strandgaper (*Mya arenaria*) kan zich massaal in het slik tussen de mosselen vestigen. Exemplaren van de kokkel (*Cerastoderma edule*) worden 'ingevangen' wanneer ze door omstandigheden elders zijn uitgespoeld. Ook komen levende kokkels voor die door de mossels uit de grond getrokken zijn (med. N. Dankers, IBN-DLO Texel). En tussen de mosselen komt een overvloed voor aan amphipoden, kleine kreeftachtige dieren. Obert & Michaelis (1991) melden onder de geassocieerde macrofaunasoorten het nonnetje (*Macoma balthica*), de draadworm (*Heteromastus filiformis*) en de zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*) en de meer tot de epifauna te rekenen gewone alikruik

(*Littorina littorea*), het wadslakje (*Hydrobia ulvae*), de strandkrab (*Carcinus maenas*) en de tot de isopoden behorende soort *Idotea* sp. Het aantal aan mosselbanken (*M. edulis*) geassocieerde soorten kan aanzienlijk zijn. Naast het reeds genoemde aantal van 96 soorten uit het onderzoek van Dittman geeft Dankers (1993) aantallen op van 34 (Briggs, 1982), 41 (Asmus, 1987) en 69 (Tsuchiya & Nishihira, 1985, 1986).

Voor epifaunasoorten als garnalen en krabben zijn vooral de lager in de getijzone liggende banken aantrekkelijk. Volgens Egerrup & Laursen (1992) is de predatie door krabben op de mosselen zelf van weinig betekenis. Zij deden hun experimenten overigens wel op een vrij hoog gelegen mosselbank (overspoelingsduur ca 55%).

Vissen

Mosselbanken verschaffen voedsel en beschutting aan verscheidene vissoorten. Tong (*Solea solea*) vindt er *Nereis* sp als voedsel; puitaal (*Zoarces viviparus*) en zeedonderpad (*Myoxocephalus scorpius*) eten de talrijk aanwezige amphipoden, en puitaal verorbert ook klein mosselzaad. De mosselbank fungeert als schuilplaats voor onder meer paling (*Anguilla anguilla*), botervis (*Pholis gunellus*), puitaal en zeedonderpad. (De Jonge *et al.*, 1993). Tabel 1 toont de resultaten van vistrekken vlakbij en op enige afstand van een wilde mosselbank. Voor de vissoorten tong, puitaal en zeedonderpad is duidelijk te zien dat zij de aanwezigheid van de mosselbank prefereren boven het gebied daarbuiten.

Tabel 1: Aantallen vissen gevangen in trekken van 30 minuten door een garnalenvisser nabij en op enige afstand van een wilde mosselbank in de westelijke Waddenzee in 1967 (uit: De Jonge, Essink & Boddeke, 1993).

	plaat		nabij mosselbank	
	mei	juli	mei	juli
schar	48	180	103	158
schol	2554	466	500	1040
bot	157	20	121	160
tong	44	58	238	265
putaal	62	30	1187	1252
zeedonderpad	13	8	201	148

Vogels

Alhoewel mosselbanken normaliter ca 3-4% van het intergetijdegebied bedekken, vertoeven er tijdens de laagwaterperiode wel 25% van alle steltlopers. Het aantal vogels dat een hectare mosselbank bevolkt kan wel meer dan 200 bedragen (Zwarts, 1991b). De meeste vogels eten de met de mosselbank geassocieerde fauna of kleine mosselen. De grotere mosselen (> 2 à 3 cm) vormen een belangrijke voedselbron voor scholteksters (*Haematopus ostralegus*) tijdens het droogvallen van het wad (Hulscher, 1981; Egerrup & Laursen, 1992) en voor eidereenden (*Somateria mollissima*) tijdens de periode van overspoeling. In de Nederlandse Waddenzee bestaat het voedsel van de Eidereend voor 40% uit mosselen (Swennen, 1976). Slechts een klein deel (ca 10%) van deze mosselen halen ze van de boven de laagwaterlijn gelegen litorale banken (Dankers, 1993). Dankers (1993) berekende dat dit deel overeenkomt met zo'n 0,6 milj. kg vers vleesgewicht op jaarbasis. Het voedselpakket van de Scholtekster in de Nederlandse Waddenzee bestaat voor 25% uit mosselen. Jaarlijks wordt door de Scholtekster 3 milj. kg

vers vleesgewicht aan, uitsluitend litorale, mosselen verorberd. Onder meer door territoriumgedrag wordt niet meer dan éénderde van een mosselbank door scholeksters geconsumeerd. Verder zou jaarlijks 1 milj. kg aan mosselen door andere vogels worden geconsumeerd (Dankers, 1993). Beukema (1976) berekende, uit de gegevens van 99 onderzochte transecten in het intergetijdegebied van de Nederlandse Waddenzee, een gemiddeld asvrijdrooggewicht aan mosselen van 6,2 g/m². Omgerekend naar vers vleesgewicht is dat 30 milj kg in de gehele Waddenzee (Dankers, 1993). Vergeleken met deze schatting zouden vogels jaarlijks ca 15% van de litorale mosselvoorraad consumeren. Dit percentage moet echter wel worden gezien tegen de achtergrond van grote jaarlijkse fluctuaties in het mosselbestand van de Waddenzee. McGrorty *et al.* (1990) komen tot een nog hoger sterftepercentage onder mosselen; dat wordt veroorzaakt door scholeksters, n.l. meer dan 25%. Zwarts (1991b) meldt dat van de grote mosselen van een mosselbank ca 40% door scholeksters kan worden opgegeten. Dit zou de belangrijkste reden zijn, waarom maar weinig mosselen ouder worden dan vijf jaar (zie 1.3).

Volgens Goss-Custard *et al.* (1993) is ca 10% van de voor scholeksters bruikbare mosselen in de lager gelegen mosselbanken minder goed zichtbaar voor deze vogels omdat het milieu er vaak slijker is.

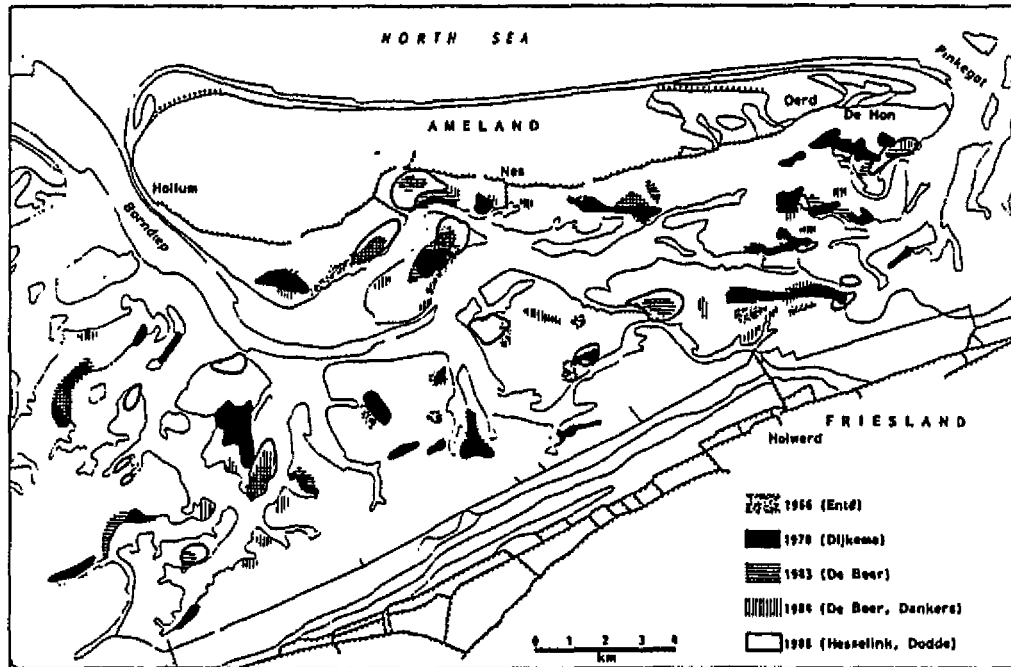
Zilvermeeuwen (*Larus argentatus*) kunnen aanzienlijke hoeveelheden mosselbroed verschalken (Zwarts, 1984; Kristensen, 1995). Van stormmeeuwen (*Larus canus*) is bekend, dat ze mosselen stelen van scholeksters, nadat deze ze eerst hebben opengehakt. Zo verliezen de scholeksters enkele procenten van hun mosselmaal. Kleine mosseltjes (< 2 cm) worden in sommige jaren door de Kanoetstrandloper (*Calidris canutus*) gegeten; zilvermeeuwen (*Larus argentatus*) eten wel de exemplaren van 2-3 cm groot (Zwarts, 1991b).

Van de geassocieerde fauna worden kleine strandkrabben (< 1 cm) gegeten door tureluurs (*Tringa totanus*), en de iets grotere (1-3 cm) door wulpen (*Numenius arquata*). Groenpootruiters (*Tringa nebularia*) jagen, evenals de tureluurs, op de kleine garnalen die in de poeltjes tussen de mosselbulten achterblijven; ze eten ook veel grondeltjes. Wormen, zoals de zeeduizendpoot (*Nereis* sp.), staan op het menu van de Tureluur; op het slijkkige wad rondom de mosselbank worden ze massaal gegeten door bonte strandlopers (*Calidris alpina*), zilverplevieren (*Pluvialis squatarola*) en rosse grutto's (*Limosa lapponica*) (Zwarts, 1991b).

1.5 Plaatsvastheid

Litorale mosselbanken kunnen zeer oud worden (McGrorty *et al.*, 1990; Dankers & Koelemaj, 1989; Obert & Michaelis, 1991), dwz ze kunnen zeer lang op eenzelfde lokatie bestaan, tenminste wanneer ze niet door storm, ijsgang of bevissing worden weggevaagd. Nieuwe broedval op de bestaande bank of in de buurt ervan zorgt voor verjonging. Oude mosselbanken zijn stabiele, complexe gemeenschappen, opgebouwd uit de individuen van meerdere jaarklassen, tezamen met diverse geassocieerde plant- en diersoorten.

In de Nederlandse Waddenzee is het verspreidingspatroon van de litorale mosselbanken relatief constant, gezien over een aantal jaren (zie figuur 3, overgenomen uit Dankers & Koelemaj, 1989). Het oppervlak en de



Figuur 3. De verspreiding van litorale mosselbanken in een deel van de Nederlandse Waddenzee onder Ameland op verschillende momenten in de periode 1966 - 1988. (Bron: Dankers & Koelemaij, 1989)

totale gewichtshoeveelheden vertonen er echter grote fluctuaties (Dankers & Koelemaij, 1989).

Een naar verhouding vast verspreidingspatroon van droogvallende mosselbanken wordt ook door Obert & Michaelis (1991) beschreven voor een gedeelte van de Duitse Waddenzee, over een periode van dertig jaar. Ook hier is weer sprake van buitengewoon sterke variaties in de omvang van de banken. Deze variaties worden toegeschreven aan het onregelmatig optreden van een massale broedval, en aan de gevoeligheid voor ijsgang, storm en aantasting door parasieten.

De invloed, die mosselen hebben op het ecosysteem, kan dan ook van jaar tot jaar sterk variëren.

Het verspreidingspatroon van de mosselbanken dat Nehls & Thiel (1993) vonden in de Waddenzee van Sleeswijk-Holstein kwam sterk overeen met dat van eerdere surveys uit de jaren 1937, 1968 en 1978. Wederom dus een constant verspreidingspatroon gezien over een groot tijdsbestek.

Invloed van storm en ijs

Algemeen wordt aangenomen dat een periode met ijsbedekking schade toebrengt aan mosselbanken. Dieren bevroren ter plaatse of verstikken. Ook raken ze ingevangen in ijsschotsen en drijven weg met hoog water (Obert & Michaelis, 1991). Na perioden van ijsbedekking in de winters van 1978/79, 1984/85 en 1985/86 bleef van de door Obert & Michaelis onderzochte wilde (onbeviste) mosselbank niets meer over.

Stormen hadden op de door Obert & Michaelis (1991) onderzochte mosselbank een minder desastreuze uitwerking, mogelijk vanwege de relatief beschutte ligging ten zuiden van het eiland Norderney. Wel verdwenen de belangrijkste aan deze mosselbank geassocieerde soorten na de serie stormvloed van de winter 1982/83.

Nehls & Thiel (1993) onderzochten de verspreiding van mosselbanken in de Waddenzee van Sleeswijk-Holstein van 1989 tot 1991. Door toedoen van hevige stormen in het begin van 1990 verdween daar bijna de helft van de 94 aanwezige banken. De banken die overbleven bleken allen in de luwte van eilanden te liggen. Nehls & Thiel (1993) constateren dat mosselbanken in onbeschutte gebieden onderhevig zijn aan grote veranderingen, terwijl beschut gelegen mosselbanken lange tijd kunnen voortbestaan.

Vooraf jonge mosselbanken zijn gevoelig voor (najaars-)stormen. Ze zijn nog niet zo stevig 'verankerd' aan de wadbodem als de oudere banken. Recentelijk sloegen de voorjaarsstormen van 1995 jonge mosselbanken in de Nederlandse wateren, gevormd na de eerste rijke broedval in 1994 sinds jaren, over grote delen uiteen (mond. med. M. van Stralen, RIVO Yerseke).

Flemming & Delafontaine (1994) laten zien dat de frequentie én hevigheid van stormen gedurende de laatste 3 decennia (metingen op Borkum) opmerkelijk is toegenomen. In relatief rustige periodes zou er een hogere netto sedimentatie moeten plaatsvinden. Deze zienswijze lijkt volgens hen op te gaan voor de jaren rond 1950, toen mosselbanken in de Oost Friesche Waddenzee (bij het eiland Juist) een dikte van 1.8 m bereikten. De dikte van de huidige (niet bevestigde) mosselbanken aldaar, die zelden meer is dan 50 cm, zou een weerspiegeling zijn van het optreden van meer en krachtiger stormen in de afgelopen decennia.

2. Huidige situatie

Het laatste decennium van deze eeuw is voor de stand aan wilde litorale mosselbanken in Nederland uitermate slecht begonnen. Als gevolg van het uitblijven van succesvolle broedvallen na drie opeenvolgende zachte winters (1987/88, 1988/89 en 1989/90) en door overbevissing van de succesvolle jaarklasse '87, waren in de zomer van 1990 zo goed als alle litorale mosselbanken in de Waddenzee verdwenen (De Vlas, 1990; Beukema, 1992a, 1993; Dankers, 1993). Eerst in 1994 werd weer een goede broedval van mosselen op de droogvallende platen geconstateerd (mond. med. M. van Stralen). Of dit zal leiden tot de ontwikkeling van nieuwe mosselbanken is onzeker, omdat tijdens de kwantitatieve inventarisatie in het voorjaar van 1995 bleek, dat de jonge banken door de stormen in maart 1995 voor een groot deel uiteen waren geslagen (mond. med. M. van Stralen, RIVO Yerseke). Ten gevolge van deze afname is de visserij op de droogvallende banken in het voorjaar van 1995 gesloten.

2.1 Waddenzee en Eems-Dollard

Het oppervlak aan wilde litorale mosselbanken in de Waddenzee en Eems-Dollard in de periode 1990 - 1994 is zo goed als nihil. Op een enkele mosselbank op het Balgzand (westelijke Waddenzee) en een beschermt gelegen bank in de Mokbaai (Texel) na, waren in 1990 alle mosselbanken in de Nederlandse Waddenzee verdwenen (pers med. N. Dankers, IBN-DLO Texel). Uit de survey van het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (vanaf 1994 jaarlijks uit te voeren) zal blijken welk areaal aan jonge banken in het voorjaar van 1995 is overgebleven van de rijke broedval die in 1994 heeft plaatsgevonden.

2.2 Oosterschelde

Het aantal wilde banken in de Oosterschelde (litoraal en sublitoraal) is zeer gering en wordt geschat op minder dan 10 ha (Anonymus, 1990). Wel is in het intergetijdegebied een oppervlak van ca 650 ha aan mosselpercelen aanwezig. Afhankelijk van de kweekactiviteiten is hiervan 40 - 60% bedekt met zaad of halfwas. In uithoeken of op onrendabele stukken kunnen in dit gebied dan ook wel wilde banken voorkomen (Anonymus, 1990). Smit (1994) meldt een zeer recente ontwikkeling waarbij een deel van de droogvallende kweekpercelen nu ook in de winter blijft liggen. Niet duidelijk is of een deel hiervan de gelegenheid krijgt uit te groeien tot stabiele banken. Als schatting voor het huidige areaal aan wilde litorale banken in de Oosterschelde wordt een oppervlak van minder dan 10 ha aangehouden.

2.3 Westerschelde

In de Westerschelde komen geen litorale mosselbanken van betekenis voor (mond. med. J. Coosen, RIKZ - Middelburg).

Tabel 2: oppervlakten (ha) van droogvallende mosselbanken in de Nederlandse Waddenzee.

Jaar	W.Waddenzee	O.Waddenzee	Eems-Dollard	Bron
± 1955		1500		Kamps (1962)
1961		6000		Kamps (1962)
1978	1239	2724	189	Dijkema <i>et al.</i> (1989)
1987	378*	265	gering	Wensink & Reitsma (1988)
1988		273 **		Hesselink & Dodde (1988)
1990-94	nihil	nihil	nihil	Dankers (pers.med.)

* incl. 124 ha met bedekkingsgraad = 1%.

** alleen het gedeelte onder Ameland geïnventariseerd!

3. Historie / trends

3.1 Waddenzee

Gegevens over mosselbanken uit het verleden zijn schaars. In de inventarisatiegegevens van P.P.C. Hoek, uitgevoerd in het begin van deze eeuw (1908-1910) worden uitgebreide complexen van droogvallende banken onder Ameland beschreven (Dankers *et al.*, 1989-a). Verder noemen Dankers *et al.* (1989a) in hun artikel het bestaan van kwalitatieve beschrijvingen van mosselbanken uit de jaren dertig (archief RIVO), en beschrijvingen door Kuenen (1942) en Maas-Geesteranus (1942). Het voorkomen van oude en volgroeide banken, met mosselen in alle leeftijdsklassen, wordt afgeleid uit de gedetailleerde informatie over droogvallende mosselbanken van Van Straaten (1965).

Rond 1950 werd in de westelijke Waddenzee overgegaan van het vrij vissen op mosselen naar het kweken op percelen. In de jaren 50 zou het aantal droogvallende mosselzaadbanken in de westelijke Waddenzee zeer gering zijn geweest. Voor de oostelijke Waddenzee rapporteert Kamps (1962) 300 ha aan mosselbanken voor de jaren vijftig en voor het jaar 1961 1200 ha. Aangezien Kamps alleen het werkelijk door mosselen bedekte deel beschouwde, kan, uitgaande van een bedekkingspercentage binnen een mosselbank van 20% (Wensink & Reitsma, 1988), berekend worden, dat er resp. 1500 en 6000 ha aan mosselbanken in de oostelijke Waddenzee aanwezig moet zijn geweest.

De mosselbanken van 1978 in de Waddenzee zijn in kaart gebracht door Dijkema *et al.* (1989). Uit deze inventarisatie berekenden Dankers *et al.* (1989a) het oppervlak aan mosselbanken in het westelijk deel en in het oostelijk deel (grens = wantij van Terschelling) van de Waddenzee in dat jaar. De in hun artikel gepresenteerde oppervlaktecijfers werden later door A.P. Oost (KVI Groningen) gecorrigeerd en uiteindelijk berekend op 1239 ha voor de westelijke en 2724 ha voor de oostelijke Waddenzee (pers. med. A.P. Oost, KVI Groningen). Het betrof hier vrijwel uitsluitend oude mosselbanken (Dankers *et al.*, 1989a).

Wensink & Reitsma (1988) voerden in het voorjaar van 1987 een inventarisatie uit van de litorale mosselbanken in de Nederlandse Waddenzee. Hun berekening van het totaal oppervlak aan litorale mosselbanken komt uit op ca 650 ha. Uit hun oorspronkelijke gegevens valt te berekenen, dat hiervan 378 ha in de westelijke Waddenzee lag en 265 ha in de oostelijke Waddenzee. Bij de 378 ha uit de westelijke Waddenzee is ook een uitgebreide mosselbank inbegrepen van bijna 124 ha, waarvan de bedekkingsgraad slechts 1% bedraagt. Zonder deze bank komt het aantal ha litorale mosselbanken in de westelijke Waddenzee voor 1987 op 254 ha.

Voor de periode 1990 - 1994 is het bestand aan litorale mosselbanken zo goed als nihil (zie 2.1).

De zo verzamelde schattingen van de oppervlakte aan litorale mosselbanken in de Nederlandse Waddenzee zijn in tabel 2 bijeengevoegd. Uit dit overzicht kan geconcludeerd worden dat in vroeger jaren in de oostelijke Waddenzee sprake was van enkele duizenden ha aan wilde litorale mosselbanken, terwijl dit voor de afgelopen periode (1990 - 1994) vrijwel 0 ha bedraagt. In die zin een duidelijk afnemende tendens.

Voor de westelijke Waddenzee is het cijfermateriaal uit het verleden nogal beperkt, om te kunnen spreken van een afnemende trend, maar duidelijk is dat op dit moment minder banken aanwezig zijn dan voorheen het geval was.

In Dankers *et al.* (1989a) is een overzicht van biomassa-schattingen van de mosselpopulatie in de Waddenzee gegeven. Voor de westelijke Waddenzee variëren deze schattingen van 1160 tot 23.760 ton versgewicht (= mosselvles + schelp + ingesloten water). Voor de oostelijke Waddenzee worden waarden opgegeven tussen 5310 en 180.000 ton. De methoden, die gebruikt zijn bij de diverse onderzoeken waaruit de schattingen zijn voortgekomen, zijn echter veelal verschillend en niet altijd specifiek gericht op onderzoek aan mosselbanken.

Wel wordt duidelijk uit de schattingen, zowel uit die van de oppervlakte als van de biomassa, dat de mosselstand in de tijd enorm kan variëren.

Wensink & Reitsma (1988) inventariseerden in 1987 de droogvallende mosselbanken in de Nederlandse Waddenzee. Van de mosselbanken bepaalden zij oppervlakte en bedekkingsgraad. Ook deden zij lengte- en gewichtsmetingen aan mosselmonsters van een groot aantal van de door hen onderzochte mosselbanken. Voor het bedekkingspercentage binnen de mosselbanken vonden zij een gemiddelde van 20%, maar zij stellen dat het percentage per bank sterk kan variëren. Aan de hand van de gemiddelde schelplengtes karakteriseren zij de mosselbanken als "zaad" (gem. SchelpLengte < 30 mm, "halfwas" (gem. SL = 30 - 50 mm) of "groot" (gem. SL > 50 mm). Op deze manier komen zij tot 7 "zaad"-banken en 17 "halfwas"-banken. Zij vinden geen als "groot" gekarakteriseerde banken.

1987 is echter geen erg representatief jaar. Na een aantal strenge winters (1984/85, 1985/86, 1986/87) waren veel banken verdwenen. De goede broedval van 1985 was geen lang leven beschoren vanwege de strenge winter van 1985/86. De broedval van 1987 was zeer goed. Veel van de door Wensink & Reitsma (1988) onderzochte banken zullen dan ook jonge banken zijn geweest.

Hesselink & Dodde (1988) deden in 1988 uitgebreid onderzoek aan de litorale mosselbanken onder Ameland. Uit de 19 door hen gepresenteerde lengtefrequentieverdelingen van mosselbanken zijn er slechts 2 waarbij een cohort van mosselen met schelplengten van rond de 45 mm aanwezig is. Bij de 17 andere lengte-frequentieverdelingen liggen de schelplengten allemaal in de range van grofweg 10 tot 30 mm. Dit bevestigt het beeld dat rond 1988 weinig volgroeide banken in de Waddenzee aanwezig waren, maar alleen jonge banken, voortgekomen uit de rijke broedval van 1987. Bij volgroeide banken zou men een veel grotere schelplengte-range verwachten.

In de loop van 1990 was in de Nederlandse Waddenzee het mosselbestand afgenomen tot een niet eerder voorgekomen minimum. Er was nauwelijks meer één wilde litorale mosselbank over. Dit was het gevolg van drie achtereenvolgende jaren (1988, 1989, 1990) met een slechte broedval en intensieve mosselzaadvisserij.

3.2 Eems-Dollard

Het voorkomen van mosselbanken in het Eems-Dollard estuarium is beperkt tot het midden- en buitengebied. In het binnengebied, de

Dollard, worden geen mosselbanken aangetroffen. Dit komt hoofdzakelijk door de hoge gehalten aan zwevende stof in combinatie met de lage zoutgehalten die vooral in de winter- en voorjaarsperiode optreden (Essink & Bos, 1985). Van Arkel & Mulder (1979) melden de aanwezigheid van "vrij grote" mosselbanken in de Bocht van Watum, behorend tot het middengebied van het estuarium. Kwantitatieve gegevens ontbreken echter. Ook Kleef (1991) geeft geen kwantitatieve informatie bij de melding van de aanwezigheid van een aaneengesloten stabiele mosselbank op de zuidpunt van de Hond-Paap, eveneens in het middengebied van het estuarium. Verondersteld wordt dat deze bank tijdens de strenge winters van 1985/86 en 1986/87 door ijsgang is verdwenen. Op de kaart van Dijkema *et al.* (1989) zijn de mosselbanken in 1978 in het kombergingsgebied van de Eems ook al gesitueerd langs de Bocht van Watum en op de zuidpunt van de Hond/Paap. In het Eems-Dollard gebied (oost van het wantij van Rottum) is dan 189 ha aan mosselbanken aanwezig (door A.Oost herberekende oppervlaktewaarde uit Dankers *et al.*, 1989a).

3.3 Oosterschelde

In de Oosterschelde bestaat het bestand aan mosselen voor het overgrote deel uit gekweekte mosselen. Al vóór de jaren '50 was sprake van een geregelde aanvoer van gekweekte mosselen. Het bestand en de oppervlakte aan wilde litorale banken uit die tijd zijn niet bekend (Anonymus, 1990).

In Anonymus (1991a) wordt geschat dat het bestand aan wilde mosselen in de Oosterschelde minder bedraagt dan 5 % van het totale mosselbestand. Een overzicht van het totale bestand (najaarswaarde) in de Oosterschelde voor de jaren 1980-1989 staat op pag. 84, figuur 5.2 van genoemde publicatie. Maximum en minimum worden bereikt in 1982 (ca 4.700 ton AFDW) resp. 1980 (ca 2.700 ton AFDW). Omgerekend naar oppervlak komt dit overeen met 19.000 resp. 11.000 ha aan mosselen, bij aanname van gemiddeld 25 g AFDW per m² aan mosselen in het gehele Oosterscheldegebied (opgegeven wordt in Anonymus (1991a) een variatie van 18 g AFDW/m² in de monding tot 30 g AFDW/m² in het relatief belangrijke middengebied). Aan wilde mosselen zou dan minder dan 5 % van 11.000 tot 19.000 ha voorkomen, ofwel minder dan 550-950 ha. Welk deel hiervan litoraal is kon niet worden achterhaald.

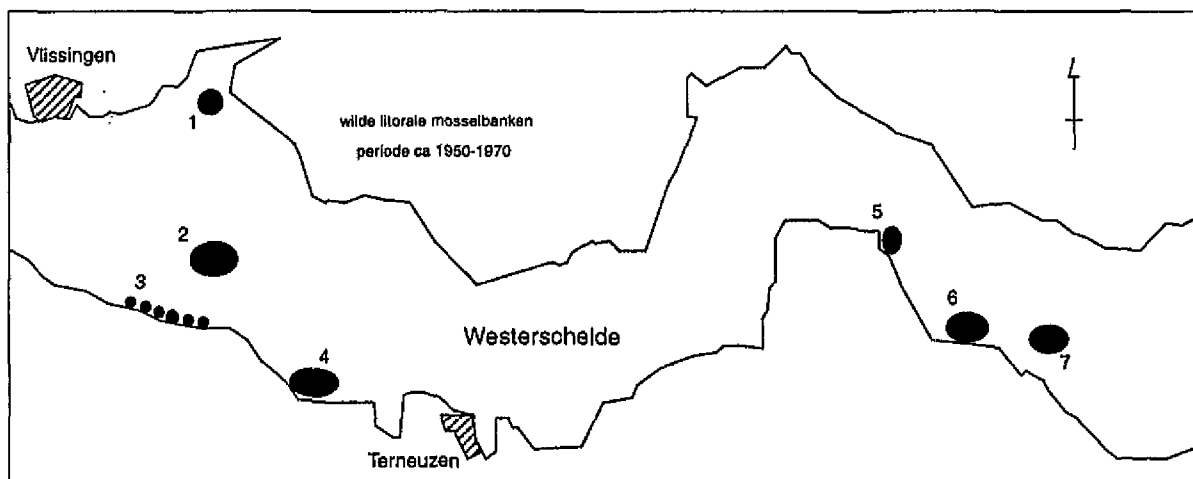
Door de bouw van de stormvloedkering (gereedgekomen in 1986) is de getijbeweging in de Oosterschelde afgenomen. Daarmee zijn de stroomsnelheden in grote delen van de Oosterschelde met 30-40% gereduceerd (Anonymus, 1991a). Het potentieel aan oppervlak voor mosselkweekpercelen is daardoor toegenomen, omdat het wegspoelrisico veel minder dan voordien een beperkende factor is. Door de bouw van de stormvloedkering verminderde ook de uitwisseling van Oosterscheldewater met Noordzeewater, wat weer gevolgen had voor de voedselsituatie voor mosselen: de primaire productie in de Oosterschelde vertoont tegenwoordig veel minder een oost-west gradiënt dan voorheen. Als gevolg van deze veranderingen heeft een ruimtelijke herverdeling van het areaal mosselkweekpercelen plaatsgehad (Anonymus, 1991a). Aanwijzingen omtrent eventuele invloed van al deze veranderingen op het bestand aan wilde litorale mosselbanken in de Oosterschelde zijn niet gevonden.

3.4 Westerschelde

Over het voorkomen van mosselbanken in de Westerschelde in vroeger jaren is door het RIVO enige informatie verzameld (Van Stralen, 1995a). Voor het voorkomen van wilde banken in het litoraal worden zeven locaties aangeduid. De meeste van deze banken dateren uit de periode 1950-1970 en zijn tijdens de visserij op mosselzaad gelocaliseerd. Van west naar oost zijn deze locaties:

1. De westwal van de Sloehaven; gemeld wordt dat het hier gaat om enkele tienduizenden kilogrammen versgewicht. Ook aan het eind van de jaren tachtig en in het begin van de negentiger jaren waren hier mosselen aanwezig.
2. De "Hooge Platen": het betreft hier de droogvallende randen van sublitorale mosselbanken in het noord-oostelijk gedeelte van de "Hooge Platen".
3. Langs de zuidrand van de Westerschelde, ten zuiden van de "Hooge Platen": met name op de koppen van de dammen, maar ook daartussen. Het gaat hier om kleinere clusters.
4. Aan de zuidzijde van het "Vaarwater langs de Paulinapolder". In de buurt waren ook mosselpercelen aanwezig.
5. Tussen de oostelijke pier van de veerhaven Perkpolder en het "Oude Hoofd van Walsoorden".
6. Op het "Schor van Baalhoek", in geultjes in het veen. In 1993 en 1994 waren hier mosselen aanwezig. Deze zijn inmiddels verdwenen.
7. Langs de zuidzijde van het vaarwater tussen het "Speelmansgat" en het "Konijnenschor".

In figuur 4 zijn deze locaties in een schematisch kaartje van de Westerschelde ingetekend. De oppervlakten van de wilde litorale mosselbanken zijn niet bekend. De weergave in figuur 4 moet dan ook alleen als locatie-aanduiding worden gezien. Met uitzondering van de locaties 1 en 6 zijn op de betreffende banken gedurende de afgelopen 5-10 jaar (1985/1990-1995) geen mosselen meer aangetroffen. De indruk bestaat dat de meeste van bovengenoemde locaties nu ongeschikt zijn voor mosselen om te (over)leven als gevolg van de grote dynamiek van het gebied (verzanding, hoog wegspoelrisico) (Van Stralen, 1995a).



Figuur 4. Locaties waar in de Westerschelde wilde litorale mosselbanken zijn aangetroffen. De meeste banken dateren uit de periode 1950-1970. Op locatie 6 waren in 1993/94 banken aanwezig. De locaties zijn globaal ingetekend. Zie tekst voor overige informatie. Informatie is afkomstig van het RIVO te Yerseke (Van Stralen, 1995a).

4. Ingreep / effect relaties

4.1 Visserij

4.1.1 Mosselzaadvisserij

Algemene principes

In het late voorjaar vissen mosselkwekers mosselzaad op. De vangst wordt uitgezaaid op plaatsen waar condities voor een optimale groei tot halfwasmosselen aanwezig zijn: de sublitoraal gelegen mosselkweekpercelen in de Waddenzee en de Oosterschelde. In 1994 werd ook veel in het najaar gevist. In verband met de verliezen door winterstormen lijkt dit meer en meer de praktijk te worden (pers. med. N. Dankers). Later in het jaar worden deze mosselen vaak nogmaals verplaatst naar percelen waar de mosselen minder risico lopen tijdens najaars- of winterstormen te worden weggeslagen. Daar groeien ze verder tot de consumptiemaat van 55-60 mm. De opgeviste zaadmosseltjes hebben een lengte van ongeveer 2 cm en vormen het product van de broedval van de zomer van het voorgaande jaar. Zowel van wilde banken op de droogvallende platen als van sublitoraal gelegen banken wordt zaad gevist. Het zaad van de droogvallende banken heeft echter een dikkere schelp en is daardoor sterker (Cadée, 1994).

Mosselzaad wordt gevist met schepen die een platte bodem hebben en een geringe diepgang. Aan iedere zijde van het schip worden twee zgn. mosselkorren van bijna 2 m breed over de bodem gesleept. Een stang vóór elk net schraapt de mosselen los van het sediment. De netten worden aan boord van het schip geleegd en de mosselen worden opgeslagen in het scheepsruim.

Effecten

Wegvis percentage

De mosselzaadvisserij op getijdeplaten kan een grote invloed uitoefenen op de populatie aan wilde litorale mosselbanken (Dankers, 1987). Het wegvissen van delen van mosselbanken gebeurt in alle gradaties: van enkele procenten (enkele trekken door een mosselbank) tot het bijna volledig wegvissen van een complete bank. Het opvissen van 30 - 60% is vrij normaal. Tegenwoordig wordt efficiënter gevist, en zullen in het algemeen hogere wegvispercentages worden gehaald. Hesselink & Dodde (1988) onderzochten in 1988 de litorale mosselbanken onder Ameland in de Nederlandse Waddenzee vóór en na de zaadbevissing, die daar in mei/juni van dat jaar plaatsvond. Van de aanwezige hoeveelheid versgewicht (16.620 ton) werd door de mosselzaadvisserij 66% weggevisst. De ca 273 ha droogvallende mosselbanken onder Ameland vormden een bedekt oppervlak van 118 ha. Uit de oppervlakten en bedekkingspercentages die Hesselink & Dodde (1988) per bank opgeven in hun verslag, valt (voor 16 van de 19 onderzochte banken) te berekenen, dat aan werkelijk door mosselen ingenomen oppervlak een percentage is weggevisst van gemiddeld 56% (± 32), waarbij het maximum- en minimum percentage 90% resp. 0% bedraagt.

Er zijn geen goede gegevens bekend over het gedeelte aan litorale mosselbanken wat jaarlijks t.b.v. de mosselkweek wordt weggevisst.

Effect op het areaal oude mosselbanken

Waarnemingen wijzen erop dat de delen van banken die na bevissing achterblijven, gevoeliger zijn voor de invloed van stormen en ijsgang. Ze kunnen sneller eroderen gedurende het volgende winterseizoen, doordat de samenhang tussen de grote mosselbulten vermindert na het doorsnijden door de vistrekken (Anonymus, 1991b; Obert & Michaelis, 1991). Mogelijk verdwijnt ook het tussen de overgebleven clusters gelegen slib.

Jonge mosselbanken bevatten de mosseltjes die voor de mosselzaadvissers interessant zijn om op te vissen en uit te zaaien. Het bevissen van oude banken wordt pas lonend wanneer het aantal jonge banken ontoereikend is. Met name na periodes van slechte broedval wordt zowel door de mosselzaadvissers als door schelpdieretende vogels een beroep ('aanslag') gedaan op de nog aanwezige mosselvoorraad: de oude banken. Verdwijnen de oude banken, dan ontwikkelen zich maar moeizaam nieuwe, zolang de voor de zaadvissers interessante jonge, nog weinig stabiele, banken in de daarop volgende jaren blijvend worden bevestigd (Dankers, 1993). In vijf jaar kan een mosselbank tot volle ontwikkeling komen, maar een bank wordt na elk derde jaar reeds weggevestigd (Anonymus, 1991b).

De oude mosselbank kan worden beschouwd als een "superorganisme" met een lage reproductiesnelheid: een geringe toename in de mortaliteit leidt al snel tot een afnemende populatiegrootte (Dankers, 1993).

De mosselaanwas vindt voor een belangrijk deel plaats op bestaande mosselbanken of in de omgeving ervan (Pulfrich, 1995). Om de aanwas op peil te houden en daarmee de ontwikkeling/het behoud van oude banken te garanderen is het van belang een voldoende groot areaal aan mosselbanken in stand te houden.

Effect op de voedselvoorraad voor vogels

Zoals onder 3.1 beschreven bleven na de zomer van 1990 in de Nederlandse Waddenzee vrijwel geen mosselbanken over na een periode van drie jaren, waarin succesvolle broedvallen uitbleven en waarin de nog resterende banken zwaar werden bevestigd. Omdat een goede kokkelbroedval eveneens uitbleef en de kokkelvisserij gewoon doorging, ontstond een voedseltekort voor vogelsoorten die voornamelijk van deze schelpdieren leven: de Eidereend (*Somateria mollissima*) en de Scholekster (*Haematopus ostralegus*) (Beukema, 1992a, 1993; Dankers, 1993). Een slecht reproductiesucces bij de Scholekster was daarvan het gevolg en eidereenden verhongerden of stierven door parasitaire infecties na het overschakelen op het eten van krabben als alternatieve voedselbron (Van de Kuip, 1991; Dankers, 1993).

Nehls & Thiel (1993) geven aan dat het effect van bevissen van mosselbanken regionaal verschilt. Minder beschut gelegen, zgn. dynamische, banken worden vaak weggevestigd voordat stormen deze banken uiteen slaan. Door het bevissen van de meer beschut gelegen, meer stabiele mosselbanken wordt een belangrijke aanslag gepleegd op de voedselvoorraad van vogels die zijn aangewezen op de mossel als voedsel, zoals scholeksters en eidereenden.

Natuurlijke mosselpopulaties fluctueren minder dan kokkels. Het verdwijnen van de mosselbanken uit de Waddenzee beperkt in tijden van schaarste aan kokkels in hoge mate de mogelijkheid voor scholeksters en eidereenden om hun voedselbehoefte met mosselen te kunnen aanvullen. Voor een deel worden alternatieve prooidieren gegeten, zoals het nonnetje (*Macoma balthica*) (Smit, 1994).

Effect op het areaal zeegras

Omdat mosselbroed zich op veel plaatsen in de Waddenzee vestigt aan de bladeren van zeegras kan bevissing van dit soort (meest litorale) mosselbanken tot gevolg hebben dat het areaal aan zeegrasvelden afneemt. Voor de mosselbanken zelf heeft dit als negatief effect, dat het potentieel vestigingsareaal voor het mosselbroed vermindert en er dus minder mosselbanken kunnen ontstaan.

Herverdeling mosselkweekpercelen

Recentelijk heeft een herziening plaatsgevonden van de verdeling van mosselkweekpercelen in de Nederlandse Waddenzee. 800 ha aan niet gebruikte kweekpercelen zijn aan het verhuurde bestand onttrokken. Daarvoor in de plaats is 470 ha aan nieuw aangelegde, bruikbare percelen toegewezen (pers. med. J.J. van Dijk, Min. LNV, Directie Visserijen). Dit zou een grotere behoefte aan zaadmosselen met zich mee kunnen brengen, waarbij een deel van deze extra hoeveelheid (ca 20%) van de litorale banken wordt betrokken.

Een tweede effect van de herziene verdeling van mosselkweekpercelen in de Nederlandse Waddenzee op de wilde litorale mosselbanken zou kunnen zijn, dat lokaal voedselvermindering optreedt, doordat een grotere mosselbiomassa in het sublitoraal meer zwevend materiaal uit de waterkolom filtreert. Gezien het feit, dat de wilde litorale mosselbanken hoofdzakelijk in het oostelijk deel van de Waddenzee zijn gesitueerd en de mosselkweekpercelen in het westelijk deel, kan het effect hiervan op de wilde litorale banken worden uitgesloten.

4.1.2 Visserij op consumptiemosselen

In de Deense Waddenzee stortte de mosselstand van het intergetijdegebied ineen nadat rond 1985 grootschalig op consumptiemosselen werd gevestigd op de wilde litorale banken. Dit gebeurde omdat de Nederlandse en Duitse mosselproductie lager was dan de vraag. Mede als gevolg van de drie ijswinters (1984/85, 1985/86 en 1986/87) waren de gevolgen voor deze mosselbanken desastreus (Dankers, 1993).

In Nederland wordt in het intergetijdegebied overigens niet gevestigd op consumptiemosselen; deze worden alleen geoogst op de sublitoraal gelegen kweekpercelen in de westelijke Waddenzee en in de Oosterschelde (Anonymus, 1993)

4.1.3 Kokkelvisserij

Aanwijzingen over mogelijke effecten van kokkelvisserij op omvang of structuur van wilde litorale mosselbanken zijn niet gevonden. In jaren van minimale mosselbestanden kan de kokkelvisserij indirect zorg dragen voor een nog verdergaande minimalisatie van het mosselbestand. Door de kokkels weg te vissen die als voedsel dienen voor schelpdieretende vogels, zoals de scholekster zullen deze vogels dan zijn aangewezen op de nog resterende voorraad mosselen, die daardoor nog verder vermindert. In de Structuurnota Zee- en kustvisserij (Anonymus, 1993) zijn maatregelen vastgelegd die moeten voorkomen dat schelpdieretende vogels in hun voedselvoorziening worden bedreigd door de schelpdiervisserij (zie 4.1.4).

Het wegvissen van oude kokkelbanken met lege schelpen als substraat, kan mogelijk het potentieel areaal verminderen voor de vestiging van mosselzaad op dit substraat of op de algen die erop groeien.

4.1.4 Relatie schelpdiervisserij - natuurwaarden

Na de desastreuze achteruitgang van mossel- en kokkelbestanden na 1990, is door de Nederlandse regering in 1992 een nieuw beleid uitgezet met betrekking tot de visserij. Eén van de doelen van dit beleid is om de oude mosselbanken weer terug te brengen in de Waddenzee en de Oosterschelde. Dit beleid is vastgelegd in de Structuurnota Zee- en kustvisserij, uitgebracht op 21 januari 1993 (Anonymus, 1993).

Bepaald werd o.m. dat van de droogvallende platen in de Waddenzee 26 procent permanent voor de visserij op zaadmosselen en kokkels gesloten zou worden. Deze 26 % omvat de gebieden waar biologisch onderzoek al gedurende lange tijd wordt uitgevoerd (zgn. 'ecoplots'), benevens gebieden van belang voor zeegrasvelden, en een gebied waarin natuurlijke veranderingen, zonder menselijk ingrijpen, worden bestudeerd. Of dit ook de gebieden zijn waar in potentie mosselbanken goed kunnen ontwikkelen is niet zeker, zolang nog onvoldoende kennis aanwezig is over waar, onder welke condities en in welke frequentie natuurlijke mosselbanken tot volle ontwikkeling kunnen komen. In 1997 zal worden geëvalueerd wat de invloed is geweest van deze maatregel op het daar aanwezige milieu.

Verder wordt in de Structuurnota Zee- en kustvisserij bepaald, dat in schelpdierarme jaren 70% van de gemiddelde voedselbehoefte van schelpdieretende vogels in de vorm van kokkels en mosselen voor deze vogels dient te worden gereserveerd. Door tussenkomst van de Tweede Kamer is dit percentage teruggebracht tot 60%. Het meerdere is beschikbaar voor de visserij. Indien er minder aanwezig is dan deze 60% dan wordt het betreffende kustwater in een dergelijk jaar voor de visserij op schelpdieren gesloten. In het jaarlijks bij te stellen Beheersplan Kustvisserij Schelpdier Visserij (Anonymus, ongedat.) worden afspraken vastgelegd met betrekking tot de visserij op (o.a.) mosselen.

4.2 Baggeren/slib storten

Baggeren en storten van baggerspecie beïnvloedt direct de concentraties zwevende deeltjes in het water, en daardoor de troebelheid. Effecten, die mosselen in litorale mosselbanken hiervan kunnen ondervinden zijn afhankelijk van *duur en omvang van de beïnvloedingen*:

* indirect effect: voedselvermindering.

Door troebeling komt er minder licht in het water. Daardoor is er minder groei van fytoplankton en dus ook minder voedsel voor mosselen, vooral in gebieden waar licht een beperkende factor is. Weliswaar komen bij het baggeren en storten voedingsstoffen uit de baggerspecie vrij, hetgeen gunstig is voor de groei van fytoplankton, maar dit voordeel kan maar een klein deel van de afname van de fytoplanktonproductie compenseren (Essink, 1993).

* direct effect: groeivermindering van de mosselen.

Bij baggeren en storten komen méér zwevende deeltjes in het water. Per liter water krijgt een mossel dan ook méér deeltjes te verwerken. De organen die deze deeltjes moeten transporteren en selecteren, moeten harder werken. Bovendien komen er na baggeren of storten relatief méér voor de mossel onbruikbare deeltjes in het water. Dit alles leidt tot extra inspanning met een lager rendement. En dat gaat ten koste van de (vlees)groei.

Uit onderzoek is gebleken, dat mosselen, die in dit soort omstandigheden opgroeien, de afmeting van hun kieuwen en palpen (de organen die zorgen voor transport en selectie van de ingevangen deeltjes) aanpassen

(Theissen, 1982). De mosselen zijn zodoende goed aangepast aan de met de getij-cyclus variërende zwevendstof gehalten. Echter, bij ongeveer 250 mg zwevendstof per liter is de grens van het aanpassingsvermogen (voor een mossel van 3 cm lengte) bereikt: er is dan geen groei meer (Widdows *et al.*, 1979). Uit proeven waarbij 4 verschillende sestonconcentraties elk met 3 verschillende organisch stof gehalten aan mosselen werden aangeboden, wordt de veronderstelling getrokken, dat verandering in de voedselomstandigheden een fysiologische aanpassing teweeg brengt, die resulteert in een hogere netto opnamesnelheid dan zou worden verwacht als alleen wordt uitgegaan van de verhouding organisch/anorganisch materiaal in de zwevende stof en van een niet-compenserend voedingsgedrag (Bayne *et al.*, 1993).

Uit experimenteel veldonderzoek, uitgevoerd in de Bocht van Watum (Eems-Dollard estuarium) kan met enige voorzichtigheid worden geconcludeerd dat voor de mossel een verhoging van het zwevendstof gehalte met 10 - 20% als gevolg van een baggeractiviteit geen probleem zal opleveren voor de groei en overleving (Essink *et al.*, 1990).

Het effect van baggeren en storten van baggerspecie op filterende schelpdieren als de mossel, zal sterk afhangen van de plaats, waar gebaggerd of gestort wordt. De invloed van het effect zou verminderd kunnen worden door baggeractiviteiten uit te voeren in het najaar. De voedselbehoefte van filtrerende (bodem)dieren is dan als regel minimaal (Essink, 1993).

4.3 Zandwinning

In een veldonderzoek rond een zandwinlocatie in de westelijke Waddenzee werd reeds aangetoond dat verhoogde zwevende stof gehalten, zoals die ook kunnen voorkomen rond stortlocaties van baggerspecie, de vestiging en groei van mosselen nadelig beïnvloeden (Anonymus, 1979).

4.4 Eutrofiëring

Een direct causaal verband tussen eutrofiëring en omvang van mosselbanken is in de literatuur niet vermeld. Meixner (1991) suggereert dat in de Duitse Waddenzee de productie aan mosselen in de periode 1961-1990 is toegenomen door eutrofiëring, doch feitelijke onderbouwing ontbreekt.

Nehls & Thiel (1993) stellen dat in het geval eutrofiëring zou leiden tot een toename van de mosselpopulatie, dit beperkt zou blijven tot de beschutte gedeelten van de Waddenzee. Of andere levensgemeenschappen dan mosselbanken in een bepaald gebied om voedsel zullen moeten concurreren met mosselen, de belangrijkste filtreerders in het ecosysteem, wordt volgens hen voornamelijk bepaald door de invloed van stormen, omdat stormen in belangrijke mate de aan- of afwezigheid van mosselbanken bepalen.

Sinds de jaren zestig is de aanvoer van antropogene nutriënten vanuit de Rijn en het IJsselmeer toegenomen. De productie van micro-algen nam tezelfdertijd toe (Cadée, 1986). Voor de periode 1965-1986 bestaat een relatie tussen de vrachten opgelost anorganisch fosfaat vanuit het IJsselmeer en de jaarlijkse groei van de zwevende micro-algen in het Marsdiep (De Jonge *et al.*, 1995). Aan deze verhoogde algenproductie worden in de westelijke Waddenzee toenames in biomassa toe-

geschreven van het zoöplankton (Fransz *et al.*, 1992) en het macrozoöbenthos (Beukema & Cadée, 1986; Beukema, 1991b, 1992c).

Voor mosselen is een dergelijk verband tussen bestands grootte (in termen van aangevoerde hoeveelheden mosselen) en eutrofiëring niet aantoonbaar (Van Stralen, 1995b). Dit komt door de grote invloed die klimatologische omstandigheden (strengere winters, stormen) hebben op het mosselbestand. Wel is het vleesgehalte van mosselen in het westelijke deel van de Waddenzee sinds de vijftiger jaren geleidelijk aan toegenomen, uitgaande van het vleesgehalte van gekweekte mosselen in het najaar (Van Stralen, 1995b).

De reductie van met name de vrachten fosfaat uit Rijn en IJsselmeer, die gedurende de afgelopen vijf à tien jaar plaatsvond, leidde niet tot een verminderde productie aan algen (Cadée & Hegeman, 1993; De Jonge *et al.*, 1995) noch tot een afname in het vleesgehalte van (gekweekte najaars)mosselen (Van Stralen, 1995b). Voor een deel schrijft men dit toe aan een geleidelijke toename van nutriënten die vanuit de Atlantische Oceaan naar de Noordzee worden getransporteerd. Een andere oorzaak zou zijn dat het lichtklimaat in de westelijke Waddenzee is verbeterd (De Jonge *et al.*, 1995). Sinds de jaren tachtig zijn de concentraties zwevende stof in de Waddenzee ongeveer gehalveerd, met als resultaat dat de kwaliteit van het zwevende materiaal als voedsel voor schelpdieren en daarmee de groei van mosselen konden toenemen. De jaarlijkse verschillen in groei bij de mossel bleken sterk gecorreleerd met veranderingen in deze concentraties van zwevende stof van het water in de Waddenzee (Van Stralen, 1995b).

Met de toename van de productie aan algen sinds de jaren vijftig trad ook een verandering op in de soortensamenstelling van het fytoplankton. De plaagalg *Phaeocystis* werd in toenemende mate dominant (Cadée & Hegeman, 1986). Met name de door *Phaeocystis* gevormde kolonies oefenen een sterk negatief effect uit op de voedselopname door mosselen (Prins *et al.*, 1994; Smaal & Twisk, 1995) en daarmee op de gametenproductie (Pieters *et al.*, 1980). Waarschijnlijk raken de kieuwen van de mossel verstopt door de kleverige kolonies van *Phaeocystis*, waardoor opname van voedsel wordt verhinderd (Pieters *et al.*, 1980). Kolonies van *Phaeocystis* treden vooral op in de periode april-juni, met name wanneer de lichtcondities daarvoor gunstig zijn. In deze periode produceren mosselen hun geslachtsproducten. Terugdringen van *Phaeocystis* ten gunste van de groei van kiezelalgen (diatomeeën) en dus ook ten gunste van de voedselconditie van mosselen, zou kunnen worden bereikt door de stikstof (N-) belasting van het zee-milieu meer te beperken (Smaal & Peeters, 1995).

4.5 Microverontreinigingen

Mosselen zijn relatief goed bestand tegen tijdelijke ernstige verontreinigingen. Door hun schelp te sluiten zijn zij in staat de verontreiniging buiten te sluiten.

Steur & Seys (1989) vermelden reeds het effect van oliebestrijdingsmiddelen op de vorming van byssusdraden bij *Mytilus edulis*. Aantasting van het vermogen om zich aan substraat vast te hechten kan direct invloed hebben op de vorming en de groei van mosselbanken. Aantasting van de kwaliteit van hechting kan veroorzaken dat een mosselbank gemakkelijker uiteengeslagen wordt door de werking van stroom en wind.

Doordat mosselen plaatsgebonden zijn en het omringende water filteren, hopen zich giftige stoffen als zware metalen, PCB's en PAK's, wanneer die in het water aanwezig zijn, op in hun weefsel. De mate van ophoping houdt verband met de concentraties waarin die stoffen in het omringende water voorkomen.

De laatste jaren is veel onderzoek verricht naar de effecten van contaminanten op de mossel *Mytilus edulis*. Het onderzoek heeft zich met name gericht op sub-letale effecten. Letale doses m.b.t. adulte organismen zijn erg hoog en komen normaal gesproken niet voor in de Nederlandse kustwateren. Bovendien is het effect van contaminantconcentraties afhankelijk van expositieduur, temperatuur en saliniteit. Alhoewel het effectenonderzoek zich richt op individuele mosselen, kunnen de resultaten van dergelijk onderzoek wel een voorspellende betekenis hebben voor mosselbanken in een gebied met een bepaalde graad van vervuiling.

Overleving bij droogstand

Litorale mosselbanken worden in de regel dagelijks voor kortere of langere tijd aan lucht blootgesteld. De periode van droogstand kan, afhankelijk van de hoogteligging van de mosselbank, variëren van minder dan een uur tot maximaal zes uur. Weers(=wind)omstandigheden kunnen voor een aanzienlijke verkorting of verlenging van deze droogligperiode zorgen. Tijdens droogstand sluiten de mosselen hun schelpen en zijn slecht in staat zuurstof tot zich te nemen. Om in hun energiebehoefte te voldoen schakelen ze over van aëroob op anaëroob metabolisme. Wanneer mosselen in het laboratorium continu aan lucht worden blootgesteld, is de overlevingsduur onder gestandaardiseerde omstandigheden een goede maat voor hun conditie. Onderzoek heeft uitgewezen dat mosselen die PAK's, PCB's of zware metalen in hun weefsels hadden geaccumuleerd een kortere overlevingsduur tijdens blootstelling aan lucht hadden in vergelijking tot mosselen die geen contaminanten hadden geaccumuleerd (Eertman *et al.*, 1993; Eertman *et al.*, 1995; De Zwaan & Eertman, 1995). Na expositie van mosselen in de Nederlandse kustwateren kon een goede correlatie worden aangetoond tussen de lichaamsconcentraties aan contaminanten en de overlevingsduur bij droogstand (Eertman *et al.*, 1993). Accumulatie van contaminanten maakt mosselen minder resistent om perioden van zuurstofloosheid te overleven.

Scope for growth

'Scope for growth' is een geïntegreerde berekening van de energiebalans van de mossel, die het groeipotentieel van de mossel weergeeft. Door te meten hoeveel energie mosselen opnemen, verbruiken en afgeven kun je berekenen hoeveel energie er overblijft om te groeien. Wanneer maar weinig energie voor de groei resteert (de 'scope for growth' is laag) betekent dit dat de mosselen een minder goede conditie hebben. Middels laboratoriumproeven is vastgesteld dat de aanwezigheid van organische microverontreinigingen zoals PAK's in de weefsels van mosselen de 'scope for growth' negatief kan beïnvloeden (Donkin *et al.*, 1989; Eertman *et al.*, 1995). Expositie van mosselen in het veld langs een vervuilingsgradiënt in Noorwegen en Bermuda resulteerde in significante inverse correlaties tussen de lichaamsconcentraties aan contaminanten en de 'scope for growth' (Widdows & Johnson, 1988; Widdows *et al.*, 1990). Wel is het zo dat in de laboratoriumexperimenten en ook in de veldstudies relatief hoge lichaamsconcentraties aan contaminanten nodig waren om de 'scope for growth' significant te verlagen. In de Nederlandse kustwateren konden geen correlaties tussen lichaamsconcentraties en 'scope for growth' worden aangetoond (Eertman *et al.*, 1992).

Reproductie

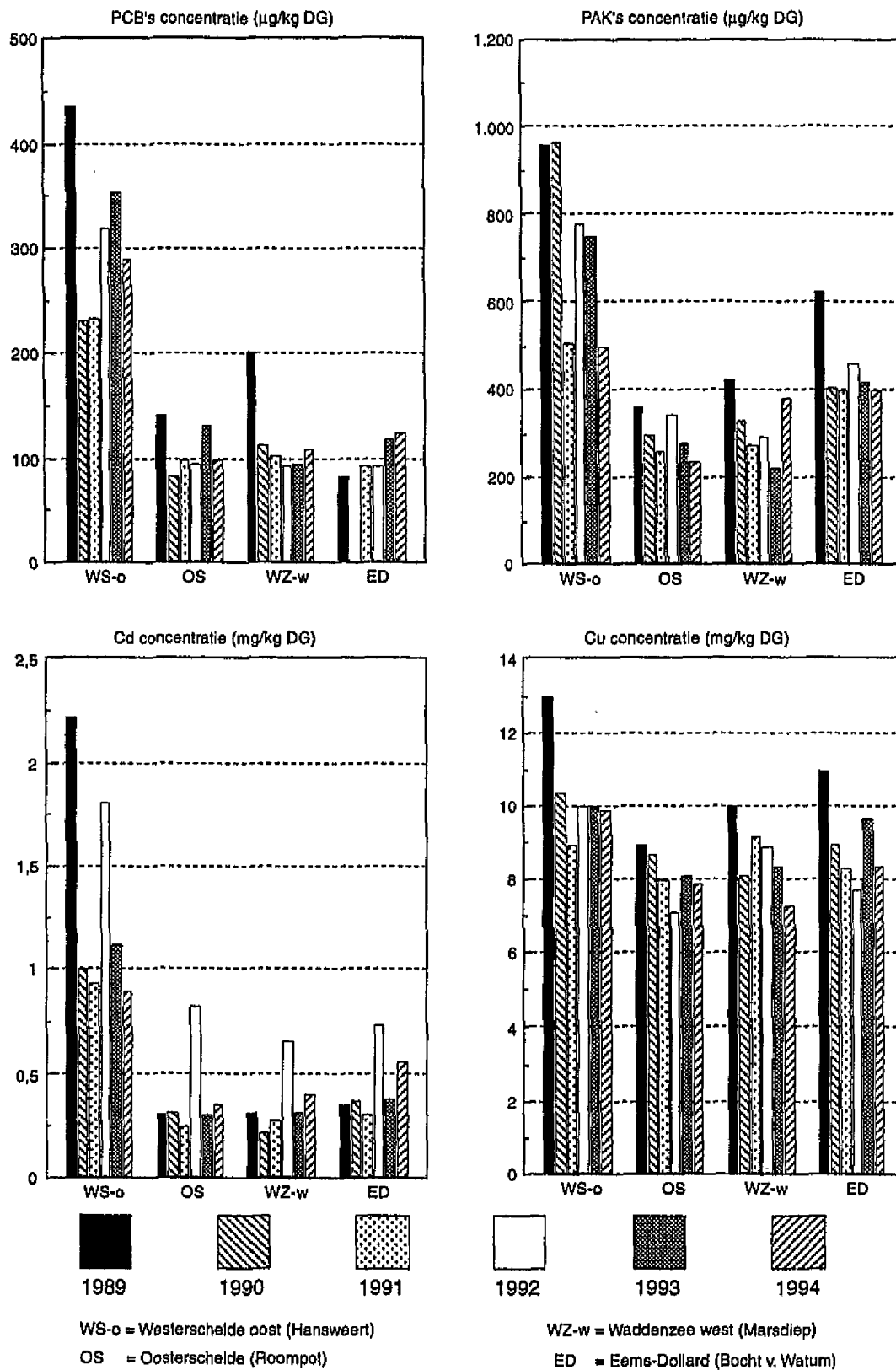
Hydrofobe (waterverdringende) microverontreinigingen zoals PCB's accumuleren het sterkst in weefsels met een hoog vetgehalte. Hummel *et al.* (1989) toonden tijdens een veldstudie aan dat de mantel van mosselen (het weefsel waarin de gonaden worden gevormd) vlak voor het loslaten van de geslachtsproducten ('spawning') tot ruim 40 % van alle geaccumuleerde PCB's bevatte. Tijdens de 'spawning' in het voorjaar verliest de mossel plotseling een groot deel van de geaccumuleerde PCB's (Hummel *et al.*, 1990). Dit wijst er op dat reeds de eicellen van mosselen verontreinigd zijn met PCB's. Histologisch onderzoek toonde aan dat blootstelling van mosselen aan PAK's een vermindering van het aantal rijpe gameten tot gevolg heeft (Lowe & Pipe, 1985; Eertman *et al.*, 1995). In beide studies was tevens sprake van een degeneratie van eicellen.

Contaminantconcentraties

In 1989 werd door het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) het project Actieve Biologische Monitoring (ABM) gestart. Doel van dit monitoringprogramma is om met behulp van in mosselen geaccumuleerde hoeveelheden microverontreinigingen een beeld te krijgen van lokale verontreinigingssituaties, en om met deze gegevens trends in ruimte en tijd te kunnen bepalen. Daartoe worden mosselen (*Mytilus edulis*), afkomstig uit een relatief schoon milieu, gedurende zes weken uitgehangen op locaties in de zoute Deltawateren, langs de Noordzee kust en in de Waddenzee (Heesen, 1995). Hierna worden in het laboratorium de concentraties van een groot aantal contaminanten in het weefsel van de mosselen bepaald. Dit gebeurt drie maal per jaar: in januari, juni en oktober. In figuur 5 is uit dit meetprogramma het verloop weergegeven van de concentraties van enkele der gemeten contaminanten (PCB's, PAK's, Cadmium en Koper) op vier locaties in de Nederlandse zoute wateren voor de periode 1989-1994. De gegevens zijn welwillend toegeleverd door het analytisch-chemisch Laboratorium van het RIKZ te Haren. Voor figuur 5 zijn alleen de najaarswaarden geselecteerd, om de fluctuaties die het gevolg zijn van het seizoen weg te nemen. De voorkeur voor de najaarswaarden komt voort uit het feit dat in de zomerperiode sterke vleesgroei plaatsvindt waardoor de concentraties aan microverontreinigingen meer of minder kunnen afnemen als gevolg van verdunning (Heesen, 1995). In de winter kunnen schelpdieren meer (strenge winters) of minder (zachte winters) interen op hun vleesvoorraad (Zwarts, 1991a). Mogelijk vormt ook dit een bron van variatie in de concentraties aan microverontreinigingen in het mosselweefsel. In figuur 5 is af te lezen dat 1989 het jaar is waarin op veel locaties de hoogste waarden werden gemeten. Uitzonderingen zijn onder meer de Cd-concentraties in Oosterschelde, Waddenzee en Eems-Dollard, die in 1992 pieken. Duidelijke trends in de tijd zijn niet zichtbaar. Elk jaar opnieuw vertonen mosselen uitgehangen in de Westerschelde de hoogste concentraties aan verontreinigende stoffen. Slechts in 1991 overstijgt de Cu-concentratie in de Waddenzee die van de Westerschelde nipt.

Conclusies

Op grond van bovengenoemd onderzoek kan worden geconcludeerd dat de groei van mosselen in de Nederlandse kustwateren niet direct lijkt te worden beperkt door de in het water aanwezige microverontreinigingen. Doordat de overlevingsduur bij droogstand wel negatief wordt beïnvloed bij mosselen die waren geëxposeerd op vervuilde locaties in de Nederlandse kustwateren, met name in de Westerschelde, kunnen de concentraties aan microverontreinigingen zoals die in de Nederlandse



Figuur 5. Contaminant concentraties in *Mytilus edulis* na 6 weken blootstelling in Nederlandse kustwateren: najaarswaarden (nov) in de periode 1989-1994. PCB concentraties zijn de som van PCB's 18, 28, 29, 31, 44, 49, 52, 101, 105, 118, 138, 143, 153, 155, 170, 180, en 187. PAK's concentraties zijn de som van Ant, BaA, BaP, BbF, BeP, BgHiPe, BkF, Chr, dBahA, Fen, Flu, InP, en Pyr. Alle gehalten op basis van drooggewicht (DG) van het vlees. Bron: RIKZ te Haren.

kustwateren worden aangetroffen op de lange termijn wel een negatief effect hebben op de conditie van mosselen in mosselpopulaties. Ook de reproductie van mosselen kan negatief worden beïnvloed door geaccumuleerde microverontreinigingen.

(Informatie over bovenstaande onderzoeken naar de effecten van microverontreinigingen op mosselen werd welwillend aangeleverd door dr. R.H.M. Eertman, NIOO-CEMO te Yerseke).

5. Kennislacune

Voor het treffen van goed onderbouwde beheersmaatregelen, gericht op de reeds eerder genoemde terugkeer en handhaving van oude mosselbanken, is het noodzakelijk meer inzicht te krijgen in de kansen van mosselbanken in de Nederlandse getijdewateren om tot volle ontwikkeling te komen en de voorwaarden die voor zo'n ontwikkeling gelden. De kans op ontstaan en handhaving van een mosselbank gedurende een langere periode wordt als zeer klein ingeschat; mogelijk dat een jonge mosselbank maar eens per tien jaar het eerste jaar overleeft (mond. med. Dankers, IBN-DLO Texel). Van die banken overleeft een deel het tweede jaar, enz. Bij een wegvangstpercentage van 20% van de litorale banken per jaar, wordt de voorraad potentiële oude mosselbanken snel gereduceerd. Het uitwerken van historische informatie (waaronder b.v. het karteren van mosselbanken aan de hand van luchtfoto's uit het verleden) en het gedetailleerd volgen van structuren in zich ontwikkelende mosselbanken kunnen een aanzet zijn om deze leemte in kennis te vullen.

6. Literatuur

- Anonymus (1979):** Zandwinning in de Waddenzee. Resultaten van een biologisch-ecologisch onderzoek (werkgroep II). Rijkswaterstaat, Directie Friesland, Leeuwarden, 22 pp.
- Anonymus (1990):** Profielinterpretatie van de mossel (*Mytilus edulis*). In: Ecologische ontwikkelingsrichtingen zoute wateren (Basisrapport derde Nota waterhuishouding). Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, nota GWWS-90.009, p 77-82.
- Anonymus (1991a):** Veilig getij. De effecten van de waterbouwkundige werken op het getijdemilieu van de Oosterschelde. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren en Directie Zeeland, Nota GWWS 91.088 / AX 91.091, 132 pp.
- Anonymus (1991b):** Mussel Fishery in the Wadden Sea. Common Wadden Sea Secretariat (Working Document 1991-2), 55 pp + map. .
- Anonymus (1993):** Vissen naar evenwicht, Structuurnota Zee- en kustvisserij. (Regeringsbeslissing). Min. van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij Directie Visserijen, 112 pp.
- Anonymus (1994):** Watersysteemverkenningen 1996. Watersystemen en doelvariabelen voor de watersysteemverkenningen. De Nederlandse watersystemen kwantitatief verkend. RWS, RIKZ en RIZA. RIKZ-rapport 94.016, 94 pp.
- Anonymus (ongedat):** Beheersplan Kustvisserij Schelpdier Visserij. Produktschap Vis en Visproducten, Rijswijk.
- Asmus, H. (1987):** Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. Mar. Ecol. Prog. Ser. 39, p 251-266.
- Bayne, B. L.; Iglesias, J. I. P.; Hawkins, A. J. S.; Navarro, E.; Heral, M.; Deslous-Paoli, J. M. (1993):** Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. J. mar. biol. Ass. U.K. 73 (4), p 813-831.
- Beukema, J. J. (1976):** Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10, p 236-261.
- Beukema, J. J. (1991a):** The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 153, p 97-114.
- Beukema, J. J. (1991b):** Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. Mar. Biol. 111, p 293-301.
- Beukema, J. J. (1992a):** Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. Neth. J. Sea Res. 30 (Proc. 26th EMBS), p 73-79.
- Beukema, J. J. (1992b):** Dynamics of juvenile shrimp (*Crangon crangon*) in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83 (2/3), p 157-165.

- Beukema, J. J. (1992c): Long-term and recent changes in the benthic macrofauna living on tidal flats in the western part of the Wadden Sea. In: Present and future conservation of the Wadden Sea. Proceed. 7th Intern. Wadden Sea Symposium, Ameland, 22-26 Oct. 1990. (Eds: Dankers, N.; Smit, C.J.; Scholl, M) NIOZ Publ. Ser. No. 20 (Editor-in-chief Beukema, J.J.), Texel, p 135-141.
- Beukema, J. J. (1993): Increased mortality in alternative bivalve prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. *Neth. J. Sea Res.* 31 (4), p 395-406.
- Beukema, J.J.; Cadée, G.C. (1986): Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* 26, pp. 55-64.
- Briggs, R. P. (1982): Community structure and growth of *Mytilus edulis* L. in Lough Foyle. *Proc. R. Ir. Acad.* 82, p 245-259.
- Cadée, G.C. (1986): Increased phytoplankton primary production in the Marsdiep area (Western Dutch Wadden Sea). *Neth. J. Sea Res.* 20 (2/3), p 285-290.
- Cadée, G. C.; (1994): Eider, shelduck and other predators, the main producers of shell fragments in the Wadden Sea. Palaeoecological implications. *Paleontology* 37 (1), p 181-202.
- Cadée, G.C.; Hegeman, J. (1986): Seasonal and annual variation of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Neth. J. Sea Res.* 20 (1), p 29-36.
- Cadée, G.C.; Hegeman, J. (1993): Persisting high levels of primary production at declining phosphate concentrations in the Dutch coastal area (Marsdiep). *Neth. J. Sea Res.* 31, p 147-152.
- Côté, I. M. (1995): Effects of predatory crab effluent on byssus production in mussels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188 (2), p 233-241.
- Dame, R. F.; Dankers, N. (1988): Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118, p 207-216.
- Dankers, N. (1987): Some ecological effects of the mussel culture in the Dutch Wadden Sea. In: Tougaard, S & Asbirk, S (Eds): *Proc. 5th Int. Wadden Sea Symp.*, Sep. 29th - Oct. 3rd 1986, Esbjerg (Denmark), p 201-213.
- Dankers, N. (1993): Integrated estuarine management - obtaining a sustainable yield of bivalve resources while maintaining environmental quality. In: Dame, R. F. (Ed): *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes: Proc. of the NATO Advanced Research Workshop, Renesse, The Netherlands, Nov. 30th - Dec. 4th 1992*, Springer-Verlag, Berlin etc., p 479-511.
- Dankers, N.; Koelemaij, K.; Zegers, J. (1989a): *De rol van de mossel en de mosselcultuur in het ecosysteem van de Waddenzee*. RIN.-rapport 89/9, 66 pp.
- Dankers, N.; Dame, R.; Kersting, K. (1989b): The oxygen consumption of mussel beds in the Dutch Wadden Sea. In: Ros, J. (Ed.): *Topics in Marine Biology: Proc. 22nd European Marine Biology Symposium (EMBS)*, Barcelona, Spain, August 1987, p 473-476.
- Dankers, N.; Dankers, E.; Dankers, J.; van Santvoort, S. (1995): *Op zoek naar Mosselbanken*. (In Duitsland en Denemarken zijn ze nog). *Waddenbulletin* jrg 1995 nr 1, p 41-45.
- Dankers, N.; Kersting, K.; Binsbergen, M.; Zegers, K. (1986): *De effecten van het stoppen van de stroming op een mosselbank*. RIN Texel, rapport 86/2, 24 pp.
- Dankers, N.; Koelemaij, K. (1989): Variations in the mussel population of the Dutch Wadden Sea in relation to monitoring of other ecological parameters. *Helgoländer Meeresunters.* 43, p 529-535.

- De Jonge, V.; Essink, K.; Boddeke, R. (1993): The Dutch Wadden Sea: a changed ecosystem. *Hydrobiologia* 265, p 45-71.
- De Jonge, V.N.; Bakker, J.F.; Van Stralen, M. (1995): Recente ontwikkelingen met betrekking tot de eutrofiëringsproblematiek in de westelijke Waddenzee: veranderende vrachten maar hoog blijvende productiviteit. RIKZ rapport 95.010, 31 pp.
- De Vlas, J. (1982): De effecten van de kokkelvisserij op de bodemfauna van Waddenzee en Oosterschelde. R.I.N.-rapport 82/19, 99 pp.
- De Vlas, J. (1990): Het Visserijbeleid in de Waddenzee. Afstemming van visserij op natuurbelangen.
- De Vooy, C.G.N. (1985): Biologie van de mossel. *Waddenbulletin* 85 (jrg 20 nr. 2), p 60-63.
- De Zwaan, A.; Eertman, R.H.M. (1995): Anoxic survival of bivalves and other euryoxic invertebrates as a sensitive response to environmental stress - A comprehensive review. *Comp. Biochem. Physiol.* (in druk).
- Donkin, P.; Widdows, J.; Evans, S.V.; Worrall, C.M.; Carr, M. (1989): Quantitative structure-effect relationships for the effect of hydrophobic organic chemicals on rate of feeding by mussels (*Mytilus edulis*). *Aquat. Toxicol.* 14, p 277-294.
- Dijkema, R. (1992): Spatfall and recruitment of mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cerastoderma edule*) on different locations along the European coast. Rapport C.M. 1992 / K:45 (Shellfish Committee); ICES Council Meeting, Rostock-Warnemünde (Dtsl.), 24 Sep - 2 Oct 1992; 12 pp. + fig.
- Dijkema, K. S.; Van Tienen, G.; Van Beek, J. G. (1989): Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea 1:100,000. Rijks Instituut voor Natuurbeheer, Texel. Veth Foundation, Leiden. 30 pp.
- Dittmann, S. (1990): Mussel beds - amensalism or amelioration for intertidal fauna. *Helgoländer Meeresunters.* 44, p 335-352.
- Dodgson, R. W. (1928): Report on mussel purification. *Fish. Invest.*, London, (2) 10 (1): 498 pp.
- Eertman, R.H.M.; Groenink, C.L.F.M.G.; Sandee, B.; Hummel, H.; Smaal, A.C. (1995): Response of the blue mussel *Mytilus edulis* L. following exposure to PAHs or contaminated sediment. *Mar. Environ. Res.* 39, p 169-173.
- Eertman, R.H.M.; Wagenvoort, A.J.; Hummel, H.; Smaal, A.C. (1993): "Survival in air" of the blue mussel *Mytilus edulis* L. as a sensitive response to pollution-induced environmental stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 170, p 179-195.
- Eertman, R.H.M.; Wagenvoort, A.J.; Groenink-van Emstede, C.L.F.M.G. (1992): De mossel *Mytilus edulis* L. als bio-indicator van antropogene stress. I: Evaluatie van diverse biologische effect parameters. NIOO-CEMO Rapporten en verslagen 1992-02, p 23-55.
- Egerrup, M.; Laursen, M. H. (1992): Aspects of predation on intertidal blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Danish Wadden Sea. Rapport C.M. 1992 / K:25 (Shellfish Comm.). ICES Council Meeting, Rostock-Warnemünde (Dtsl.), 24 Sep. -2 Oct. 1992. 8 pp.
- Essink, K. (1993): Ecologische effecten van baggeren en storten van baggerspecie in het Eems-Dollard estuarium en de Waddenzee. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, rapport DGW-93.020.
- Essink, K.; Bos, A. H. (1985): Growth of three bivalve molluscs transplanted along the axis of the Ems estuary. *Neth. J. Sea Res.* 19 (1), p 45-51.
- Essink, K.; Bijkerk, R.; Kleef, H. L.; Tydeman, P. (1990): De invloed van het zwevend stof regime op de groei en conditie van de Mossel (*Mytilus edulis* L.). Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Notitie GWAO-90.12022, 28 pp.

- Flemming, B. W.; Delafontaine, M. T. (1994): Biodeposition in a juvenile mussel bed of the east frisian Wadden Sea (Southern North Sea). *Neth. J. Aquat. Ecol.* 28 (3/4), p 289-297.
- Franz, H.G.; Gonzalez, S.R.; Cadée, G.C.; Hansen, F.C. (1992): Long term change of *Temora longicornis* (Copepoda, Clanoidea) abundance in a Dutch tidal inlet (Marsdiep) in relation to eutrophication. *Neth. J. Sea Res.* 30, p 23-32.
- Goss-Custard, J. D.; West, A. D.; Seald Durell (1993): The Availability and Quality of the Mussel Prey (*Mytilus edulis*) of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Neth. J. Sea Res.* 31(4), p 419-439.
- Heesen, P. (1995): Actieve Biologische Monitoring (ABM) met de mossel *Mytilus edulis*. Evaluatie van het Mosselmeetnet 1989-1992. RIKZ rapport 95.034, 76 pp.
- Hesselink, M.; Dodde, W. (1988): Inventarisatie droogvallende mosselbanken op het wantij van Ameland. RIN. Texel, stageverslag, 11 pp + fig, tab.
- Hulscher, J. B. (1981): Ecological data on bird species of the Wadden Sea: Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). In: Smit, C. J. & Wolff, W. J. (Eds): Birds of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam. p 92-104.
- Hummel, H.; Bogaards, R.H.; Nieuwenhulze, J.; De Wolf, L.; Van Liere, J.M. (1990): Spatial and seasonal differences in the PCB content of the mussel *Mytilus edulis*. *Sci. Total Environ.* 92, p 155-163.
- Hummel, H.; Uit Oude Groeneveld, J.P.; Nieuwenhulze, J.; Van Liere, J.M.; Boogaards, R.H.; De Wolf, L. (1989): Relationship between PCB concentrations and reproduction in mussels *Mytilus edulis*. *Mar. Environ. Res.* 28, p 489-493.
- Jongsma, H. (1987): Rol van de mosselbank in het Wadden ecosysteem. RIN.- Texel, intern rapport.
- Kamps, L. F. (1962): Mud distribution and land reclamation in the eastern Wadden shallows. *Rijkswaterstaat Commun. Nr.4*, p 1-73.
- Kleef, H. L. (1991): Het macrozoobenthos van de Hond-Paap in het Eems-Dollard estuarium in 1988. *Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Nota GWAO-91.061*, 55 pp.
- Kreger, D. (1940): On the ecology of *Cardium edule* L. *Arch. néerl. Zool.* 4, p 157-200.
- Kristensen, P.S. (1995): Aerial surveys, biomass estimates, and elimination of the mussel population (*Mytilus edulis* L.), in the Danish Wadden Sea, 1991-1994. I.C.E.S. (Shellfish Committee) report CM 1995/K: 44, 22 pp.
- Kuening, D. J. (1942): On the distribution of mussels on the intertidal sand flats near Den Helder. *Arch. néerl. Zool.* 6 (2/3), p 117-160.
- Lowe, D.M.; Pipe, R.K. (1985): Cellular responses in the mussel *Mytilus edulis* following exposure to diesel oil emulsions: reproductive and nutrient storage cells. *Mar. Environ. Res.* 17, p 234-237.
- Maas-Geesteranus, R. A. (1942): On the formation of banks by *Mytilus edulis* L. *Arch. néerl. Zool.* 6 (2/3), p 283-326.
- McGrorty, S.; Clarke, R. T.; Reading, C. J.; Goss-Custard, J. D. (1990): Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary Devon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67, p 157-169.
- Melxner, R. (1991): Eutrophierung und Miesmuschelnutzung. *Inf. Fischw.* 38 (4), p 12-13.
- Nehls, G.; Thiel, M. (1993): Large-scale distribution of the mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: do storms structure the ecosystem? *Neth. J. Sea Res.* 31 (2), p 181-187.

- Obert,B.; Michaelis,H. (1991): History and ecology of the mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the catchment area of a Wadden Sea tidal inlet. In: Elliott,M. & Ducrotoy,J-P. (Eds): Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons; ECSA 19 Symposium, Caen, France, 4-8 sep 1989. Olsen & Olsen, Fredensborg. p 185-194.
- Pieters,H.; Kluytmans,J.H.; Zandee,D.I.; Cadée,G.C. (1980): Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *Neth. J. Sea Res.* 14 (3/4), p 349-361.
- Prins,T.C.; Dankers,N.; Smaal,A.C. (1994): Seasonal variation in the filtration rates of a semi-natural mussel bed in relation to seston composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 176, p 69-86.
- Prins,T. C.; Smaal,A. C. (1994): The role of the blue mussel *Mytilus edulis* in the cycling of nutrients in the Oosterschelde estuary (the Netherlands). *Hydrobiologia* 283, p 413-429.
- Pulfrich,A. (1995): Reproduction and recruitment in Schleswig-Holstein Wadden Sea edible mussel (*Mytilus edulis* L.) populations. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde Nr. 268*, 150 pp.
- Smaal,A.C.; Peeters,J.C.H. (1995): Synthesis and conclusions. In: Peeters,JCH; Smaal,AC; HAAS,HA; HEIP,CHR (Eds.): The impact of marine eutrophication on phytoplankton and benthic suspension feeders. Progress report II: results of mesocosm experiments with reduced N-load and increased grazing pressure. RIKZ / NIOO-CEMO. Rapport RIKZ-95.048 / NIOO-CEMO 1995-3, p 158-162.
- Smaal,A.C.; Twisk,F. (1995): Filtration and absorption of "*Phaeocystis cf globosa*" by the mussel "*Mytilus edulis*" L. In: Peeters,JCH; Smaal,AC; HAAS,HA; HEIP,CHR (Eds.): The impact of marine eutrophication on phytoplankton and benthic suspension feeders. Progress report II: results of mesocosm experiments with reduced N-load and increased grazing pressure. RIKZ / NIOO-CEMO. Rapport RIKZ-95.048 / NIOO-CEMO 1995-3, p 146-157.
- Smit,C.J. (1994): Alternatieve voedselbronnen voor schelpdier-etende vogels in Nederlandse getijdewateren. DLO-IBN, rapport 077, 80 pp.
- Steur,C.; Seys,J. (1989): Ecologisch profiel van de mossel *Mytilus edulis* (L. 1758). In: Ecologisch Profiel Bodemdieren. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, p 50-61.
- Svane,I.; Ompi,M. (1993): Patch dynamics in beds of the blue mussel *Mytilus edulis* L.: Effects of site, patch size, and position within a patch. *Ophelia* 37 (3), p 187-202.
- Swennen,C. (1976): Populatie-structuur en voedsel van de Eidereend *Somateria mollissima* in de Nederlandse Waddenzee. *Ardea* 64, p 311-371.
- Theissen,B. F. (1982): Variation in size of gills, labial palps and adductor muscle in *Mytilus edulis* L. (*Bivalvia*) from Danish waters. *Ophelia* 21, p 49-63.
- Tsuchiya,M. & Nishihira,M. (1985): Islands of *Mytilus* as habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25, p 71-81.
- Tsuchiya,M. & Nishihira,M. (1986): Islands of *Mytilus* as habitat for small intertidal animals: effects of *Mytilus* age structure on the species composition of the associated fauna and community organisation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31, p 171-178
- Van Arkel,M. A. & Mulder,M. (1979): Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. *Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium (BOEDE) Publicaties en Verslagen nr 2 - 1979.*

- Van de Kuip, C. (1991): Wanbeleid in de Waddenzee kost duizenden vogels het leven. *Vogels* 66 (nov/dec 1991) 230-235
- Van Straaten, L. M. J. U. (1965): De bodem der Waddenzee. In: Het Waddenboek, p 75-151. Thieme, Zutphen.
- Van Stralen, M. R.; Dijkema, R. D. (1994): Mussel culture in a changing environment: the effects of a coastal engineering project on mussel culture (*Mytilus edulis*) in the Oosterschelde (S.W. Netherlands). In: Nienhuis, P. H. & Smaal, A. C. (Eds): The Oosterschelde estuary (The Netherlands): case-study of a changing ecosystem. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht (Hydrobiologia 282/283), p 359-379.
- Van Stralen, M.R. (1995a): mosselbanken Westerschelde. RIVO-DLO: briefnr AQ952170/STR aan Dr R. Eertman dd 240795.
- Van Stralen, M.R. (1995b): De groei en aanvoer van gekweekte mosselen (*Mytilus edulis*) na 1952 en de ontwikkeling van het kokkelbestand (*Cerastoderma edule*) in relatie tot het voedselaanbod, eutrofiëring en andere milieufactoren in de Waddenzee. RIVO-DLO rapport 95.016, 52 pp.
- Verwey, J. (1952): On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Wadden Sea. Their role in sedimentation and the source of their food supply. With a short review of the feeding behaviour of bivalve molluscs. *Arch. néerl. Zool.* 10, p 171-239.
- Wensink, J.; Reitsma, B. (1988): Inventarisatie van droogvallende mosselbanken in de Waddenzee. RIN. Texel, stageverslag, 17 pp + krt, fig, tab.
- Widdows, J.; Burns, K.A.; Menon, N.R.; Page, D.S.; Soria, S. (1990): Measurement of physiological energetics (scope for growth) and chemical contaminants in mussels (*Acra zebra*) transplanted along a contamination gradient in Bermuda. *J. Exp. Mar. Ecol.* 138, p 99-117.
- Widdows, J.; Fieth, P.; Worral, C. M. (1979): Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50, p 195-207.
- Widdows, J.; Johnson, D. (1988): Physiological energetics of *Mytilus edulis*: scope for growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, p 113-121.
- Wolff, W. J. (1973): The estuary as a habitat. *Zoöl. Verh. (Leiden)* 126. 242 pp.
- Zwarts, L. (1984): Het wad als vogelrijk wetland. *De levende natuur* 1984 nr 4, p 99-103.
- Zwarts, L. (1991a): Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 28 (3), p 231-245.
- Zwarts, L. (1991b): Mosselbanken: wadvogels op een kluitje. *Vogels* 61 (jan/feb 1991), p 8-12.

Colofon

Auteur:

Peter Tydeman
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Afdeling OSBW
Postbus 207
9750 AE Haren

Vormgeving:

Rob Jungcurt
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Afdeling DF Haren

