



# INNOPRO 2017-2019



**onderzoek naar innovatie en rendementsverbetering mosselproductie**





Jacob J. Capelle<sup>1</sup>, Ainhoa B. Blanco<sup>1</sup>, Eva Hartog<sup>2</sup>, Robert T. Trouwborst<sup>2</sup>, Tjeerd J. Bouma<sup>3</sup>, Camilla Bertolini<sup>3</sup>, Luca van Duren<sup>4</sup>, Jeroen W.M. Wijsman<sup>1</sup>, 2020, Onderzoek naar innovatie en rendementsverbetering mosselproductie: INNOPRO 2017-2019, WAGENINGEN MARINE RESEARCH, Yerseke

<sup>1</sup> Wageningen Marine research, Yerseke

<sup>2</sup> HZ University of Applied Sciences, Vlissingen

<sup>3</sup> Royal Netherlands Institute for Sea Research, Yerseke

<sup>4</sup> Deltares, Delft



Mogelijk gemaakt door:

Productententorganisatie van de Nederlandse Mosselcultuur



Europese Unie, Europees Fonds voor Maritieme Zaken en Visserij



# Voorwoord

Voor u ligt de eindrapportage van het INNOPRO project. Een project waarin onderzoekers vanuit verschillende disciplines in samenspraak met mosselkwekers drie jaar lang (2017-2019) onderzoek uitgevoerd hebben naar factoren in het rendement van de mosselkweek. In dit project is gepoogd het onderzoek zo optimaal mogelijk op de kweekpraktijk aan te laten sluiten. Het leek daarom goed om de eindrapportage geen hele reeks met (technische) rapporten te laten zijn, maar een toegankelijk en kort overzicht van de resultaten. Gepresenteerd op een manier die het voor de doelgroep, namelijk mosselkwekers en in de mosselkweek geïnteresseerden, ook aantrekkelijk maakt om te lezen.

Voor INNOPRO zijn de volgende werkzaamheden uitgevoerd:

- Jaarlijkse metingen van de dynamiek van **mossellarven en mosselbroedval**
- Jaarlijkse vergelijkbare metingen van de **mosselgroei** in Waddenzee en Oosterschelde
- Opzetten van een **simulatiemodel**, waarmee kweekhandelingen gesimuleerd kunnen worden.
- Het uitvoeren van **experimenten naar mechanismen in mosselen** die een belangrijke rol spelen in het bepalen van mosselgroei en overleving
- Het uitvoeren van **experimenten naar effecten van kweektechnieken** op mosselgroei en overleving.

In deze rapportage worden de resultaten van deze werkzaamheden in bovenstaande volgorde gepresenteerd. We hopen hiermee bij te dragen aan de kennis van de mossel als organisme en als populatie. Ook willen we handvatten bieden om deze kennis bij de mosselkweek in te zetten, en zo te streven naar een goed kweekrendement.

Yerseke, december 2019

*Jacob Capelle*



# Inhoudsopgave

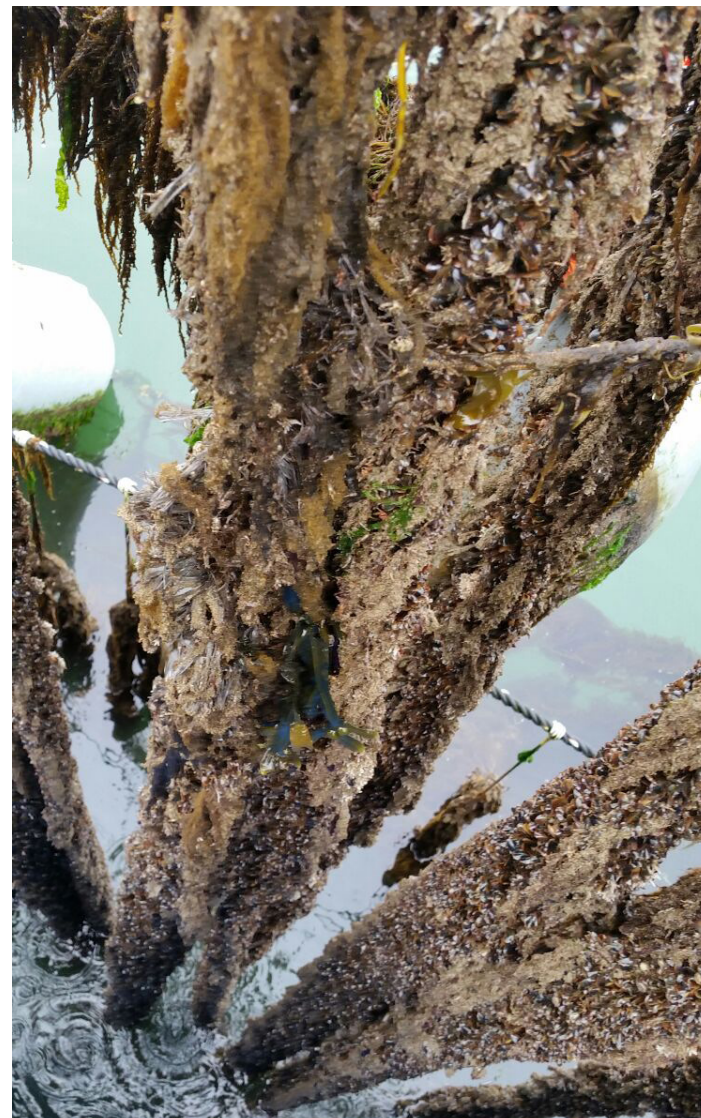
Onderzoek kweekpraktijk.....	9
Mossellarven en mosselbroedval.....	11
Mosselgroei monitoring.....	25
Voedselopname bij mosselen.....	34
Monitoren van de overleving van mosselen op percelen.....	37
Simulatiemodel.....	43
Model voor mosselgroei.....	44
Experimenten.....	47
Mossellarven 'ruiken' zeesterren.....	48
Patroonvorming bij mosselen.....	52
Wegspoelen van mosselzaad en het effect van substraat.....	54
Zaadichtheden.....	56
Effect van dichtheid op kleine schaal.....	57
Effect van dichtheid op grote schaal.....	59
Vistuigen.....	62
Zeesterrendweil.....	63
Mosselkor.....	65
Bestrijding van zeesterren.....	67
Onder zoet water zetten van mosselen en zeesterren .....	69
Verstikking van mosselen door brokkelsterren.....	39
Digitaal data opslaan - <a href="http://profmos.nl">profmos.nl</a> .....	71
Synthese.....	73
Publicaties INNOPRO.....	78
Bibliografie.....	80

## Innovatie en rendementsverbetering mosselproductie (INNOPRO)

De Nederlandse mosselcultuur vindt plaats op percelen in het sublitoraal (beneden laagwater), op basis van uitgangsmateriaal dat bestaat uit mosselzaad (kleine mosselen). Mosselkweek is een extensieve kweek, dat wil zeggen dat het plaatsvindt in de natuur en ook afhankelijk is van deze natuur, zowel voor het verkrijgen van het uitgangsmateriaal als voor voedsel en bescherming.

De kweekcyclus neemt gemiddeld twee jaar in beslag. In die periode zijn de mosselen kwetsbaar voor (natuurlijke) factoren zoals wegspoeling, predatie, verstikking en voedseltekort. De gangbare praktijk levert gemiddeld een opbrengst van 1,6 kg eindproduct uit 1 kg uitgangsmateriaal (Wijsman et al. 2014). Dit heeft tot gevolg dat er relatief veel mosselzaad nodig is voor een rendabele oogst.

Het mosselzaad dat door middel van visserij voor de kweek beschikbaar is afgelopen decenia schaarser geworden. In 2009 zijn op grote schaal nieuwe mosselzaad invangmethoden geïntroduceerd die meer zekerheid voor zaadwinning geven, maar ook meer kosten met zich meebrengen dan het traditionele zaadvissen. Er is daarom een urgentie om het kweekrendement te verbeteren. INNOPRO is een onderzoeksprogramma dat liep van 2017 tot en met 2019 waarin door wetenschappers samen met mosselkwekers kennis is vergaard om mogelijkheden tot verbetering van het kweekrendement te identificeren.





## ONDERZOEK KWEKPRAKTIJK

Bodemkweek van mosselen is een extensieve vorm van aquacultuur, meer vergelijkbaar met akkerbouw onder water dan met visserij. In Nederland wordt gebruik gemaakt van sublitorale bodempercelen in de Oosterschelde en Waddenzee. In tegenstelling tot de akkerbouw is er slechts in beperkte mate zicht op wat met de mosselen op het perceel gebeurt. Er wordt op trial-and-error basis gestuurd op basis van decennia ervaring. Verdere complicatie in kennisopbouw over de kweekpraktijk is dat het kweekproces een aantal jaren beslaat, waarbij mosselen vaak langere tijd op meerdere percelen liggen; de oogst van de consumptiemosselen is het resultaat van cumulatieve effecten over een periode van 2-3 jaar. Daarbij staan de mosselen gedurende de kweekcyclus bloot aan een breed scala aan milieufactoren met ieder hun eigen dynamiek en variatie hierin.

In 2008 is (in het kader van het Convenant Mosseltransitie en Natuurherstel) met natuurorganisaties en ministerie van EZ afgesproken de visserij op wild mossel(zaad) als grondstof voor de kweek stapsgewijs te reduceren en te vervangen door mosselzaad afkomstig van mosselzaad invang installaties (MZIs). Door de toegenomen arbeids- en materiaalkosten is dit zaad ongeveer acht maal zo duur als bodemzaad (van Oostenbrugge et al. 2018).

Uit onderzoek in het kader van het project onderzoek duurzame mosselcultuur (PRODUS) in de periode 2006 – 2013 is naar voren gekomen dat de cultuurtechnische maatregelen mogelijkheden bieden het kweekrendement te verhogen (Capelle 2017). Dan is er meer kennis nodig over de invloed van milieufactoren, de ontwikkeling van de mosselvoorraad en de effecten van kweekmaatregelen op de verschillende perceellocaties. Voor de Oosterschelde is er in 2013 een programma gestart om deze kennis i.s.m. de kwekers te verzamelen in het Center of Expertise PROFMOS project (periode 2013-2016). Vanaf 2016 is dit programma uitgebreid naar de Waddenzee in het door de PO-mossel geïnitieerde project KOMPRO .

Uit deze projecten komen veel gegevens beschikbaar die via databases worden bewerkt, geanalyseerd en gekoppeld worden aan ruimtelijke en plaatselijke verschillen in de factoren die de effectiviteit van de kweek bepalen. Tegelijk is duidelijk dat veel kennisvragen nog niet zijn beantwoord. Daarbij gaat het naast kennis die nodig is om de bedrijfsvoering te kunnen voortzetten om kennis voor de verdere verduurzaming van de kweek, verbetering van het kweekrendement en inzicht in gebruik van percelen. Deze vragen zijn vormgegeven in het INNOPRO project, gefinancierd door de Producenten Organisatie Mosselcultuur (PO-mossel), met subsidie van het Europees Fonds voor Maritieme Zaken en Visserij (EFMZV).



## Mossellarven en mosselbroedval

De grondstof voor de bodemcultuur is mosselzaad. Dit zijn jonge mossellen die worden gevestigd op wilde banken. De laatste jaren wordt ook zaad verkregen met behulp van mosselzaadinvanginstallaties (MZI's). Substraat, zoals touwen en netten, wordt in het water gehangen als de mossellarven er zijn. Het broed kan zich dan hierop vestigen. Onder mosselkwekers is er behoefte aan informatie over de periode dat mossellarven in het water aanwezig zijn en dat broedval plaatsvindt.

In dit onderdeel zijn metingen uitgevoerd naar de dynamiek van mossellarven en broedval op MZI-locaties. Het onderzoek heeft als doel de mosselsector een innovatief instrument te geven waarmee MZI-kwekers kunnen inschatten wanneer ze voor de verschillende locaties het beste de MZI systemen uit kunnen hangen, gezien het verwachte vestigingssucces van mosselen.



# De geboorte van een mossel



Mosselen produceren zaadcellen en eicellen die in het water samen kunnen smelten en dan een bevruchte eicel vormen. Deze eicel groeit via een aantal stadia uit tot een mossellarve. Na ongeveer 4-6 weken, als ook de schelp gevormd is, wordt de mossel zwaarder en zal zich gaan hechten, dit kan op allerlei substraat zijn, zoals in de figuur hiernaast op zeewier. Dit is de primaire vestiging, daarna kan het mosselzaadje nog loslaten en zich in de buurt vestigen en bijvoorbeeld samen met andere zaadjes een mosselzaadbank vormen. Dit wordt secundaire vestiging genoemd. Als het mosselzaad overleeft groeit het uit tot mosselen die zich vervolgens weer voort gaan planten.




**Mannetjesmossel** in de laatste fase van het voortplantingsproces: zaad op het mes is wit



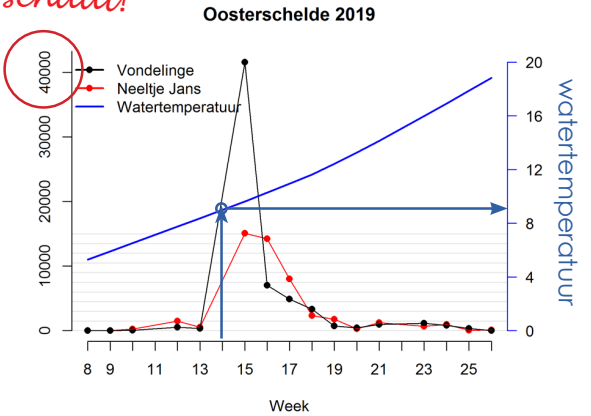
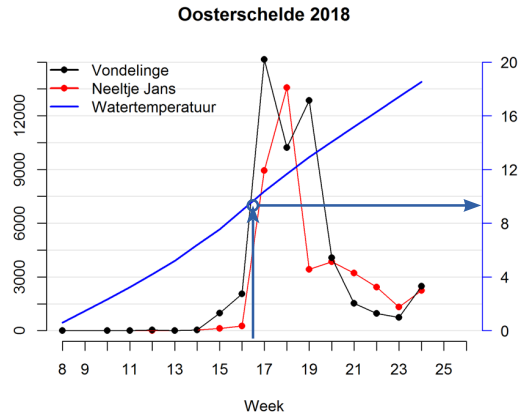
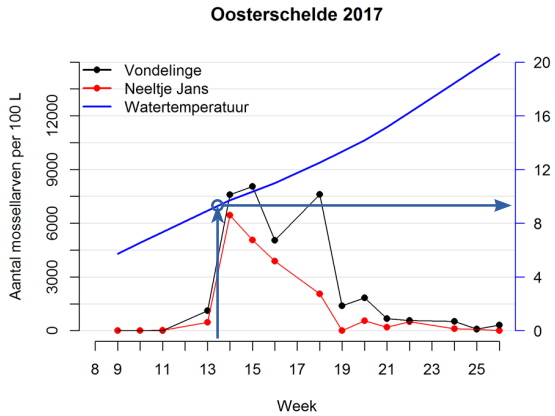
**Vrouwjesmossel** in de laatste fase van het voortplantingsproces: eicellen op het mes hebben de kleur van het vlees

De twee figuren hierboven laten het verschil tussen het gonadenweefsel en de gameten (reproductie cellen) van mannetjes en vrouwjes. De kleur van het weefsel van de gonaden (dus niet van het vlees) kan aanzienlijk variëren, maar in het algemeen gesproken zijn de vrouwelijke gonaden perzik/oranje terwijl die van de mannetjes roomwit zijn.

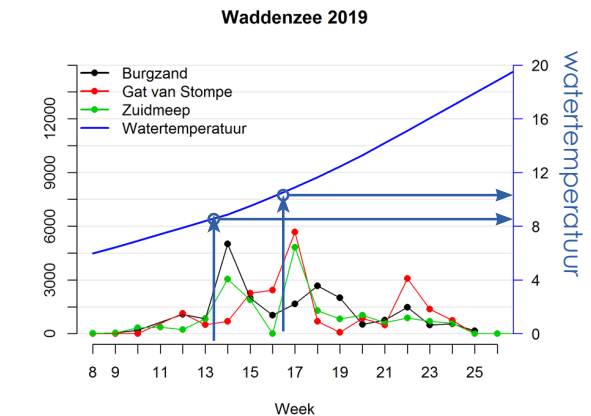
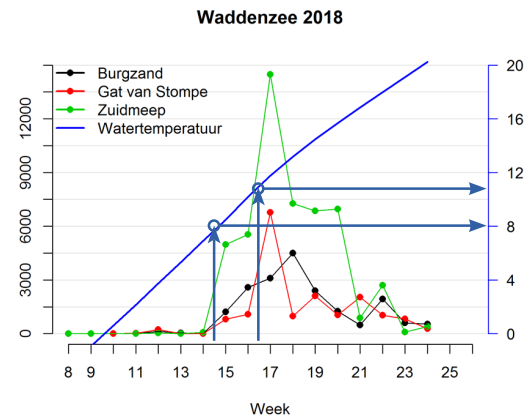
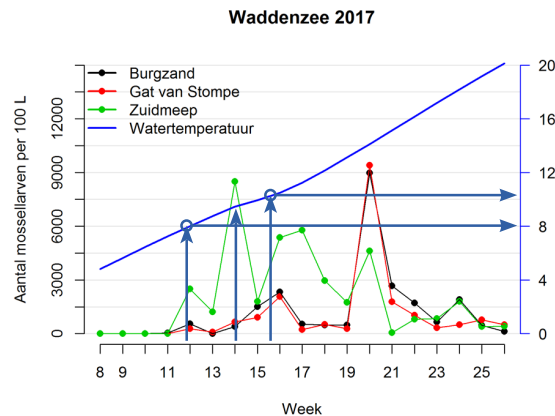


In het INNOPRO project zijn in de periode 2017-2019 door buitendienstmedewerkers van LNV vanaf week 8 tot en met week 24-26 wekelijks watermonsters van 100 liter genomen. Deze watermonsters zijn gefixeerd en opgestuurd naar het laboratorium van WMR in Yerseke, waar het aantal mossellarven in het monster geteld zijn. Hiermee is de trend in het aantal mossellarven in het water tijdens de primaire voorplantingsperiode van de mosselen in kaart gebracht. Een belangrijke vraag is hoe het aantal larven in het water en de timing hiervan zich verhoudt tot de broedval van de mosselen. Om dit te kunnen meten zijn (per april) in een ring gevatte netjes uitgehangen op dezelfde locaties als waar de monsternamen voor mossellarven plaatsgevonden heeft. Deze 'invangnetjes' zijn na een week in het water opgehaald, naar het lab van WMR in Yerseke opgestuurd en vervolgens vervangen door schone netjes. In het lab is het aantal mosselbroedjes (gevestigde mossellarven) op de netjes geteld, waarmee er dus ook zicht is op de broedval bij de bemonsterde MZI locaties.

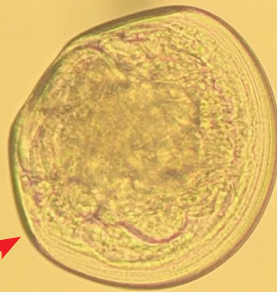
*Let op de afwijkende schaal!*



De monitoringsresultaten laten zien dat de eerste larven al vroeg in het jaar gevonden worden; in 2019 was dit in de Oosterschelde al bij aanvang van de metingen. De piek in larven in de Oosterschelde vinden we vooral als de temperatuur van het water boven ca. 9 graden gestegen is. In de Waddenzee is dit iets minder duidelijk, maar een eerste piek trad op als de watertemperatuur tussen de 8 en 10 graden viel. De timing van de eerste larven in het water lijkt dus niet aan temperatuur gerelateerd te zijn, de piek in het aantal larven wel.



		A	B	C	D	E	F	G			
		Eerste larven		Pieklarven		Eerste broed		Piekbreed		E-A	G-C
		Weeknr.	Temp (C)	Weeknr.	Temp (min-max)	Weeknr.	Temp (C)	Weeknr.	Temp (min-max)	Weken	Weken
Wadden zee	2017	12	9	13-14	8,4-10,5	18	10	20-22	15,1-18,1	6	7,5
	2018	12	2	14-17	8,7-10,4	19	15	21-23	16,8-20,9	5	6,5
	2019	10	7	13-14	9,0-11,6	16	10	19-21	10,9-14,0	6	6,5
Ooster-schelde	2017	12	8	13-14	6,6-12,1	17	11	19-20	12,2-16,2	5	6
	2018	13	5	16-17	8,4-9,7	21	15	23-24	16,8-18,6	8	7
	2019	9	6	13-14	7,8-10,3	17	11	22-24	16,4-16,7	8	9,5



Mossellarve



Asterias, Phoca en Regulus nemen de larvenmonsters op de 6 MZL locaties en zetten wekelijks "invangnetjes" voor broedval



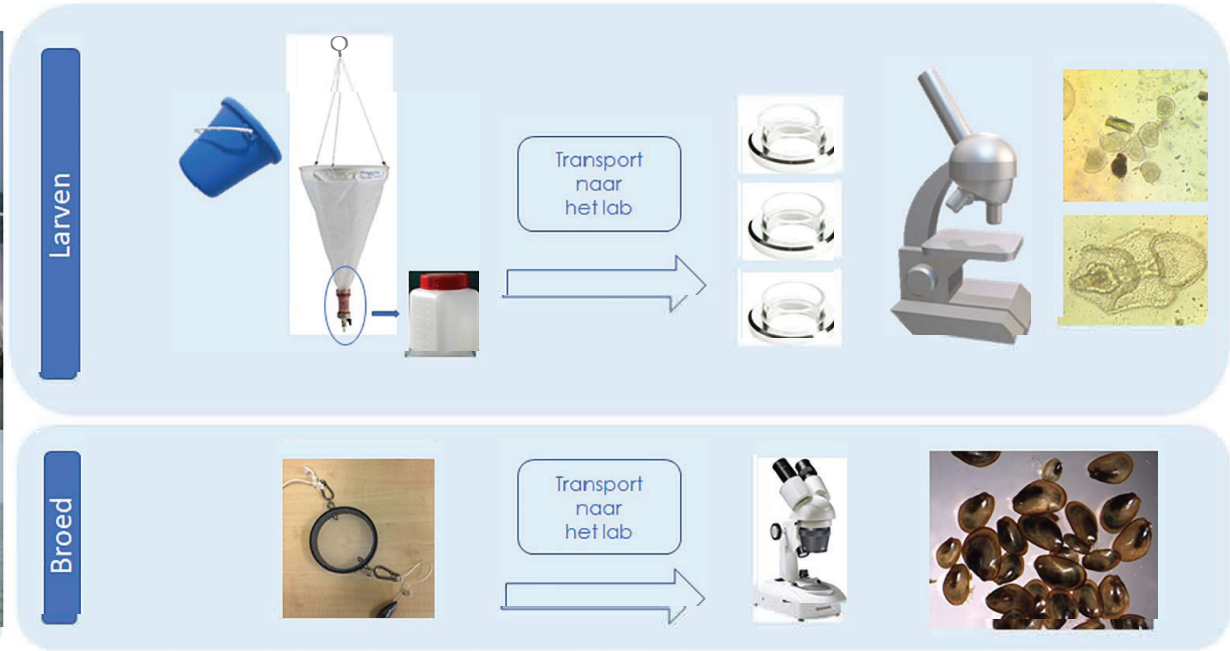
**Larven:** 100 L zeewater wordt door een 55 µm planktonnet gefiltreerd en het concentraat wordt in een 0.5 L potje gedaan

**Broed:** Per locatie wordt 1 "invangnetje" wekelijks geplaatst. Met ophalen wordt 1 schoon netje geplaatst



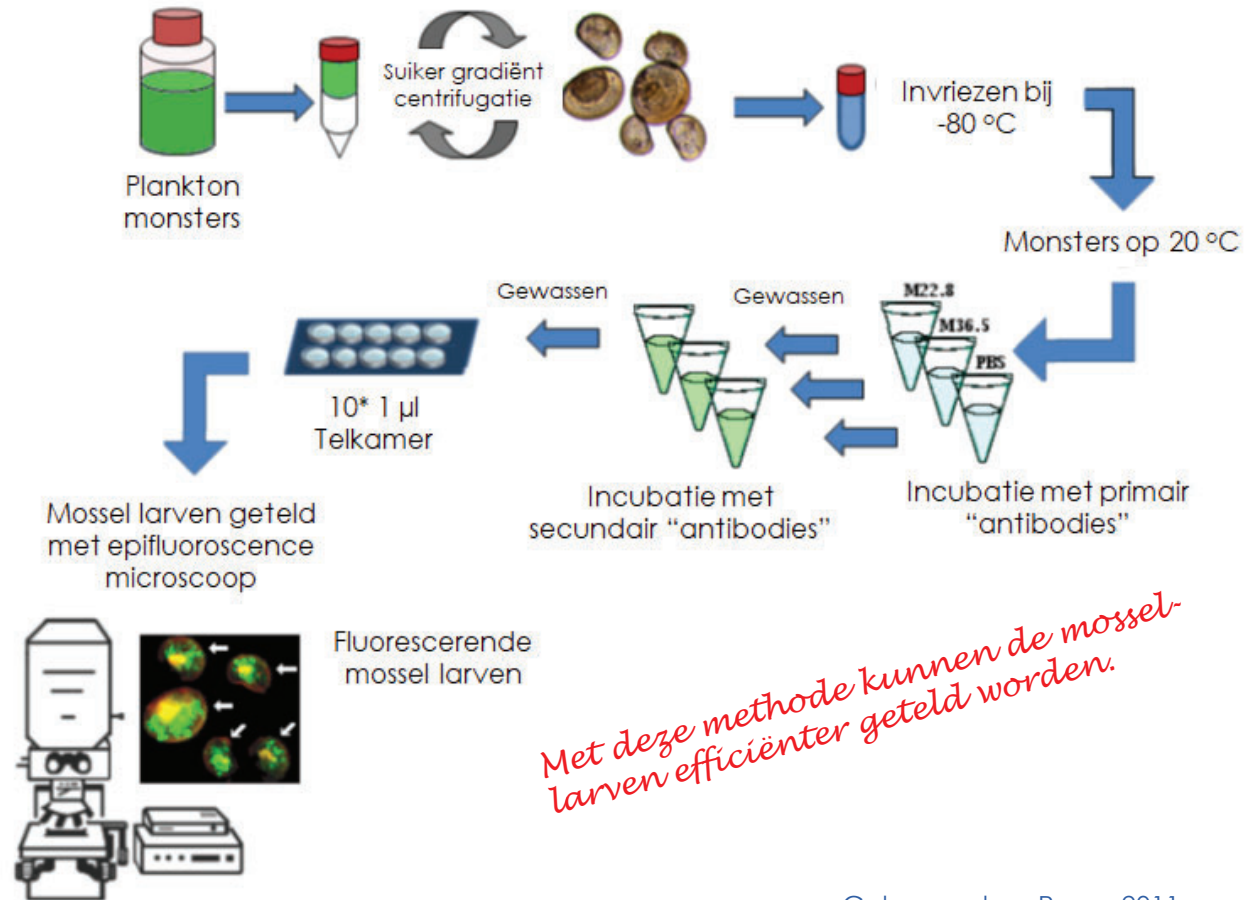
**Larven:** Per monster worden 3 submonsters van 2 ml geanalyseerd en de aantal mossel- en zeesterren larven geteld

**Broed:** Het "invangnetje" wordt in het lab gespoeld met gefiltreerd zeewater en het aantal broedjes op het net worden geteld



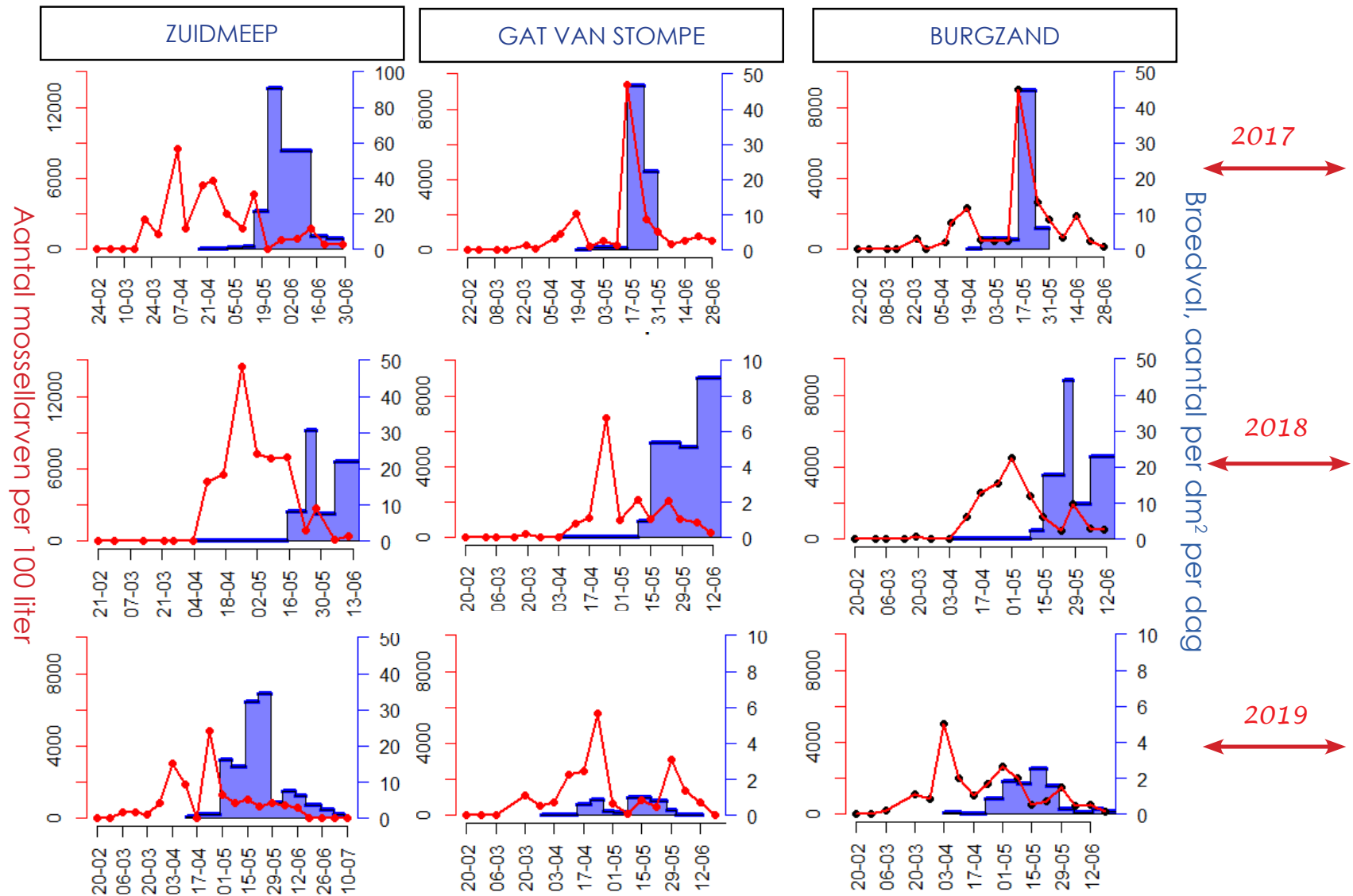
## IMMUNOLOGISCHE METHODE VOOR IDENTIFICATIE VAN MOSSELLARVEN

In INNOPRO is een nieuwe methode voor de identificatie van mossellarven getest. Deze immunologische methode is gebaseerd op het gebruik van specifieke antilichamen gericht op alleen mosselen. Dat betekent dat, als er meer schelpdiersoorten aanwezig zijn in het monster, alleen de mossellarven te zien zijn met behulp van de epifluorescentie microscoop.



Gebaseerd op Perez. 2011





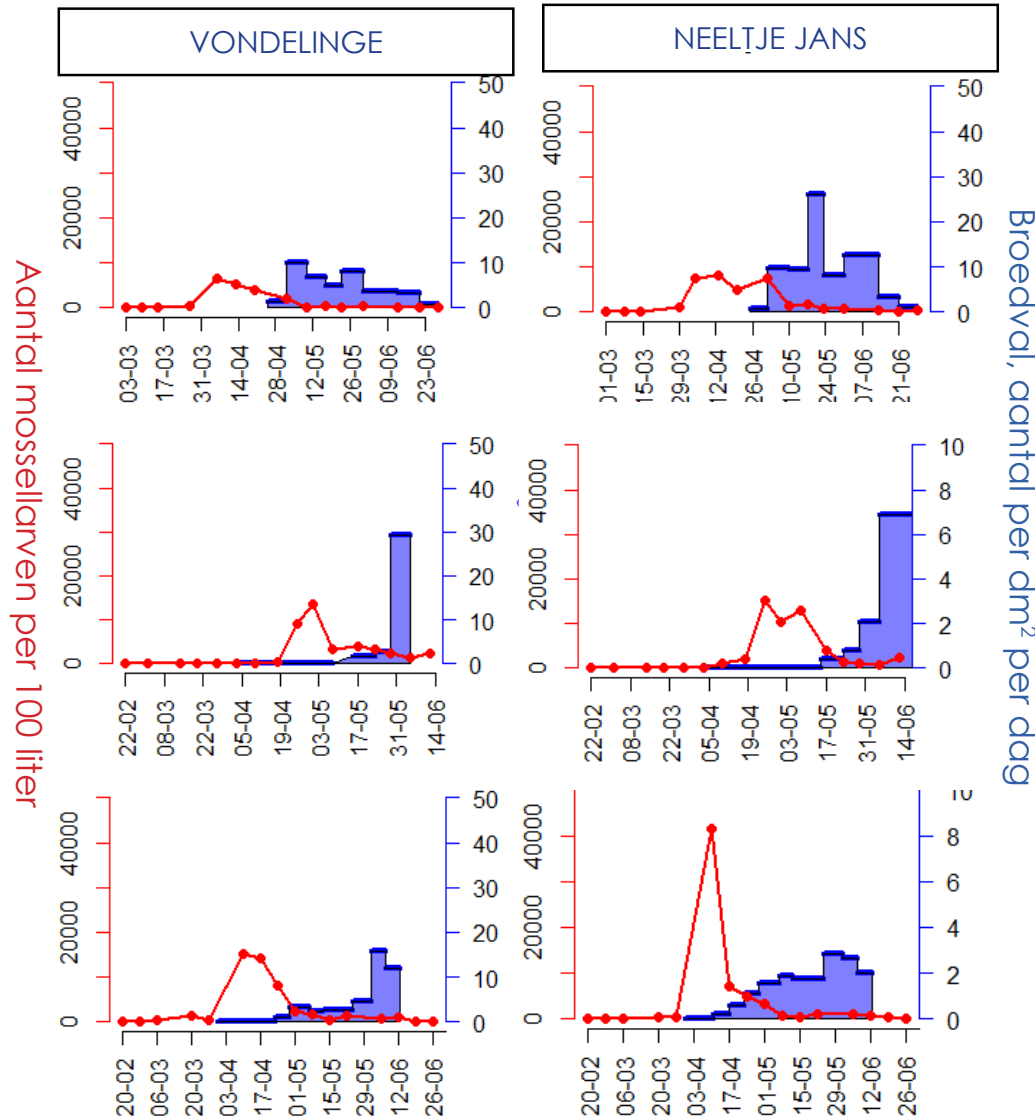
2017

2018

2019

Aantal mossaellarven per 100 liter

Breedval, aantal per dm<sup>2</sup> per dag

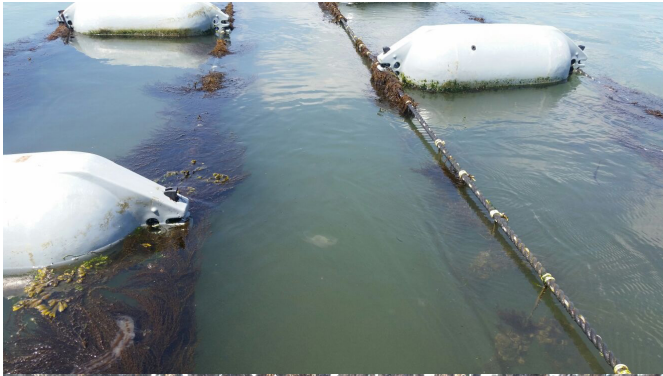


## BROEDVAL

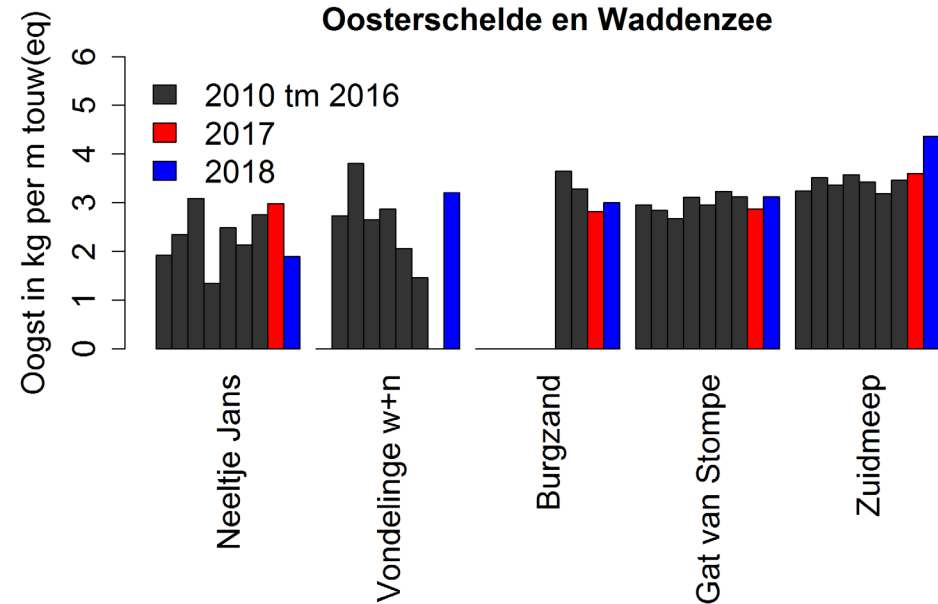
Er is beschreven dat mossellarven drie tot vier weken planktonisch (in het water zweven) zijn voor ze zich settelen (Sprung 1984), hoewel onderzoek in de Waddenzee liet zien dat dit mogelijk wel uit kan lopen tot zes weken (de Vooys 1999).

In de huidige monitoring vonden we vijf tot zes weken na de waarneming van de eerste larven op het Wad de eerste mosselbroedjes. Op de Oosterschelde was dat na vijf tot acht weken. De piek in broedval op de netjes vonden we in de regel 6,5-7,5 weken na de start van de larvenpiek. Uitzondering was de Oosterschelde in 2019 waar een relatief late broedval optrad.

- Mossellarven in water
- Mosselbroedval



Het aantal en de timing van larven in het water en van de broedval laten na twee jaar metingen (resultaten 2019 zijn bij dit schrijven nog niet bekend) nog geen duidelijk verband zien met de oogst van de MZI's. De oogst op het Wad is wat constanter dan in de Oosterschelde. Er lijkt echter weinig verschil te zijn in het aantal larven en het broedvalsucces tussen de Oosterschelde en de Waddenzee. Wellicht dat in de Oosterschelde andere factoren dan larven en broedval bepalend zijn voor het invangsucces.



**MZI-oogst** op de locaties waar in 2017-2019 ook larventellingen en broedvalmetingen uitgevoerd zijn (Capelle en Van Stralen, 2019)







# Mosselgroei-monitoring

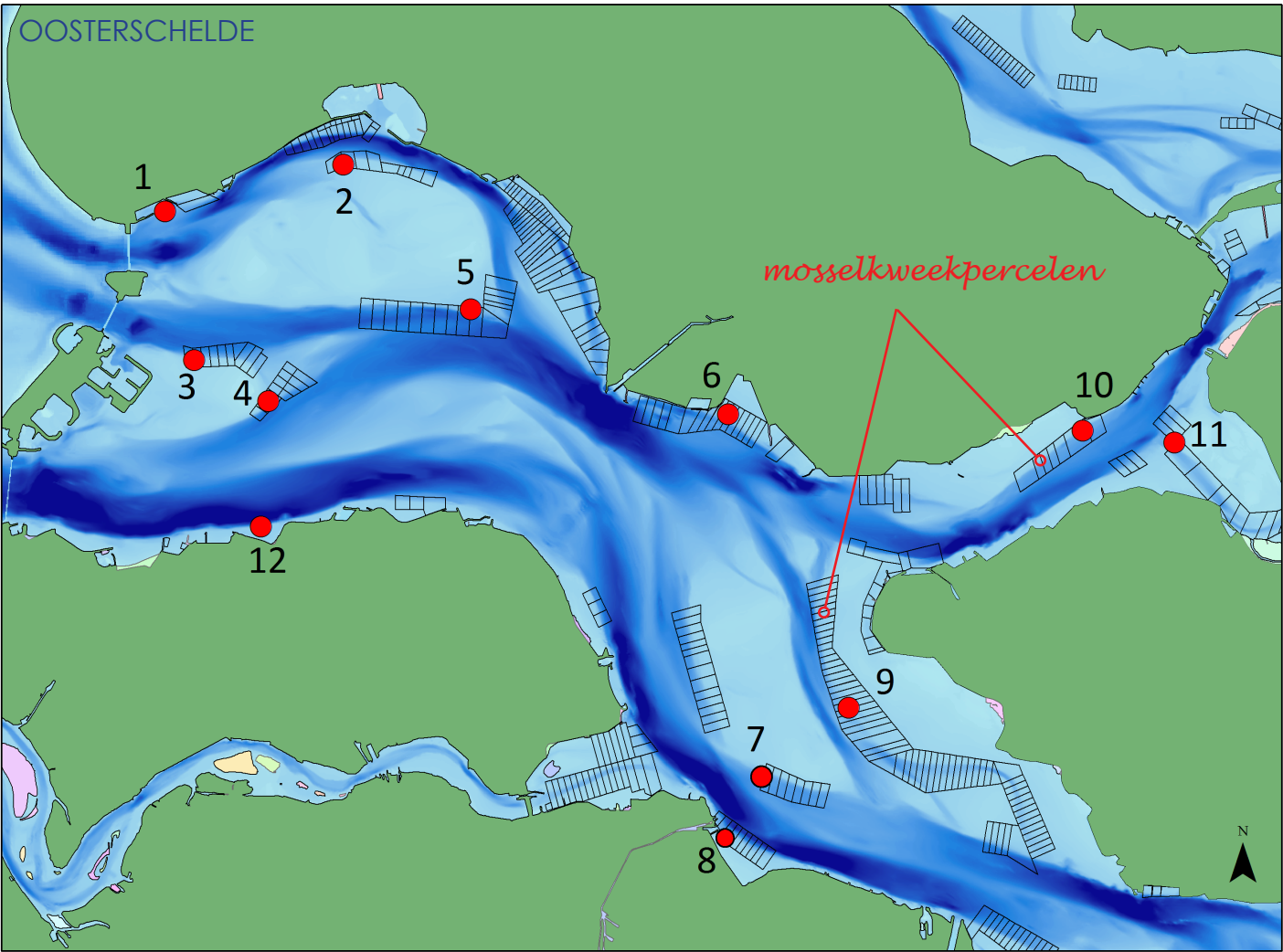
De groei van mosselen wordt sterk door de omgeving bepaald. Uiteraard is de hoeveelheid voedsel die beschikbaar is van groot belang, maar ook de kwaliteit van dit voedsel is belangrijk. De hoeveelheid voedsel die voor een individuele mossel beschikbaar is, is ook weer afhankelijk van de hoeveelheid mosselen in de omgeving (concurrentie). Het voedsel moet na opname verteerd worden. De mossel kan dit met een bepaalde efficiëntie, die afhankelijk is van bijvoorbeeld de temperatuur. Daarnaast kan de omgeving de groei remmen, zoals bij lage voedselkwaliteit, zoutgehaltes of hoge stroomsnelheden.

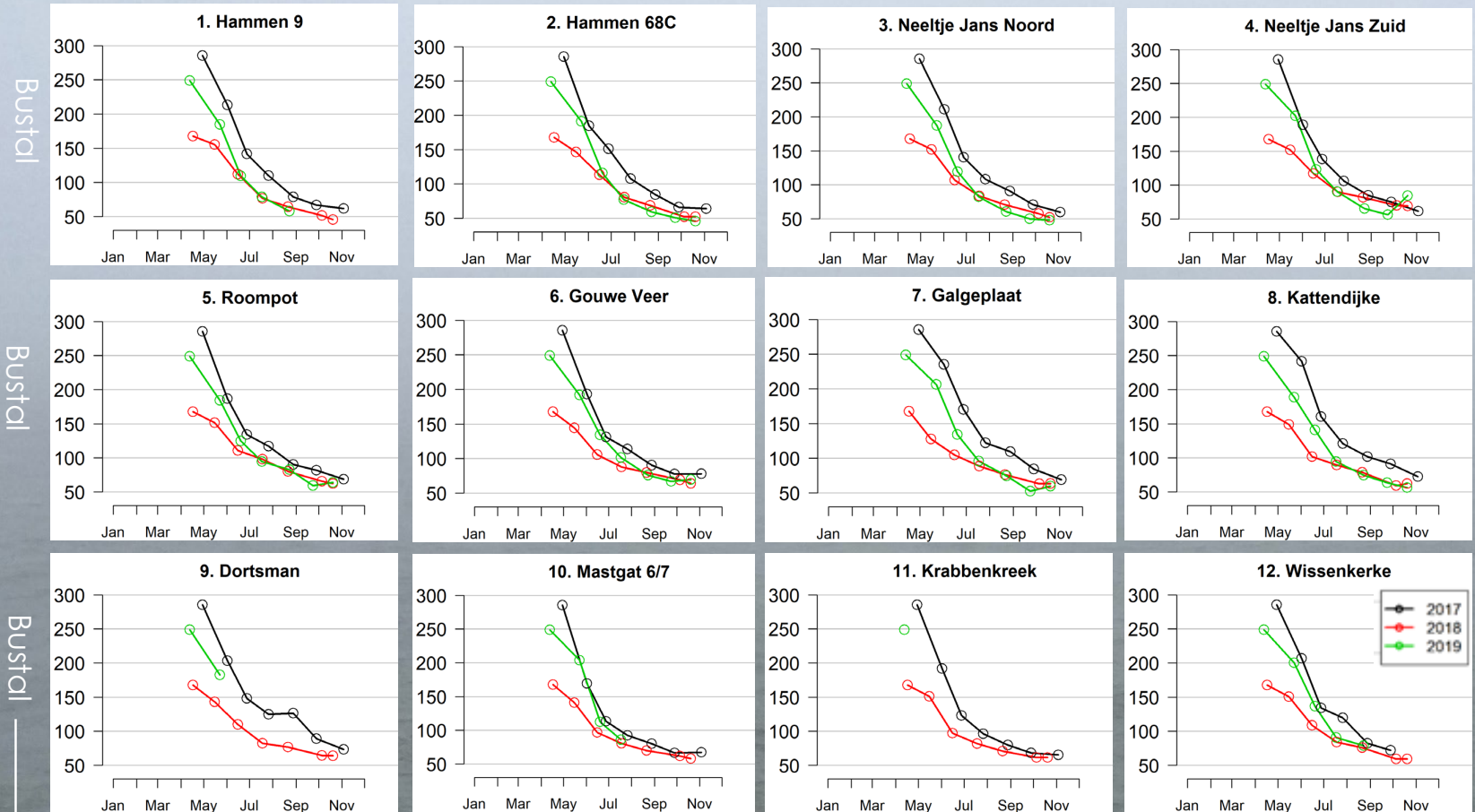
Mosselen filteren voedsel uit het water, daarmee wordt het water voedselarmer. Door aanvoer en menging van het water kan het weer voedselrijker worden. Turbulentie helpt bij het mengen van het water. De mosselen die een ruwe structuur vormen op de bodem bevorderen deze turbulentie.

Zoals elke mosselkweker uit ervaring weet is de groei en ook de overleving sterk afhankelijk van de locatie van het perceel. Gedurende de kweek verplaatsen mosselkwekers de mosselen daarom van het ene naar het andere perceel. Er zijn percelen waar de mosselen snel groeien en in korte tijd uitgroeien tot consumptiemossel. Er zijn ook locaties waar mosselen slecht groeien en waar het praktisch onmogelijk is consumptiemosselen te kweken. Hetzelfde geldt voor de overleving.

Om inzicht te krijgen in de factoren die groei en overleving op een perceel bepalen zijn in het INNOPRO project tijdens het mosselgroei seizoen metingen uitgevoerd op twaalf kweeklocaties in de Oosterschelde en twaalf kweeklocaties in de Waddenzee. Voor deze groeimetingen is hetzelfde uitgangsmateriaal (mosselzaad van 1 locatie) gebruikt, wat bovendien ook op formaat geselecteerd is. Ook de omstandigheden waarin deze mosselen gehuisvest waren (mandjes) zijn hetzelfde. Hiermee is de groei op de verschillende locaties een-op-een te vergelijken.







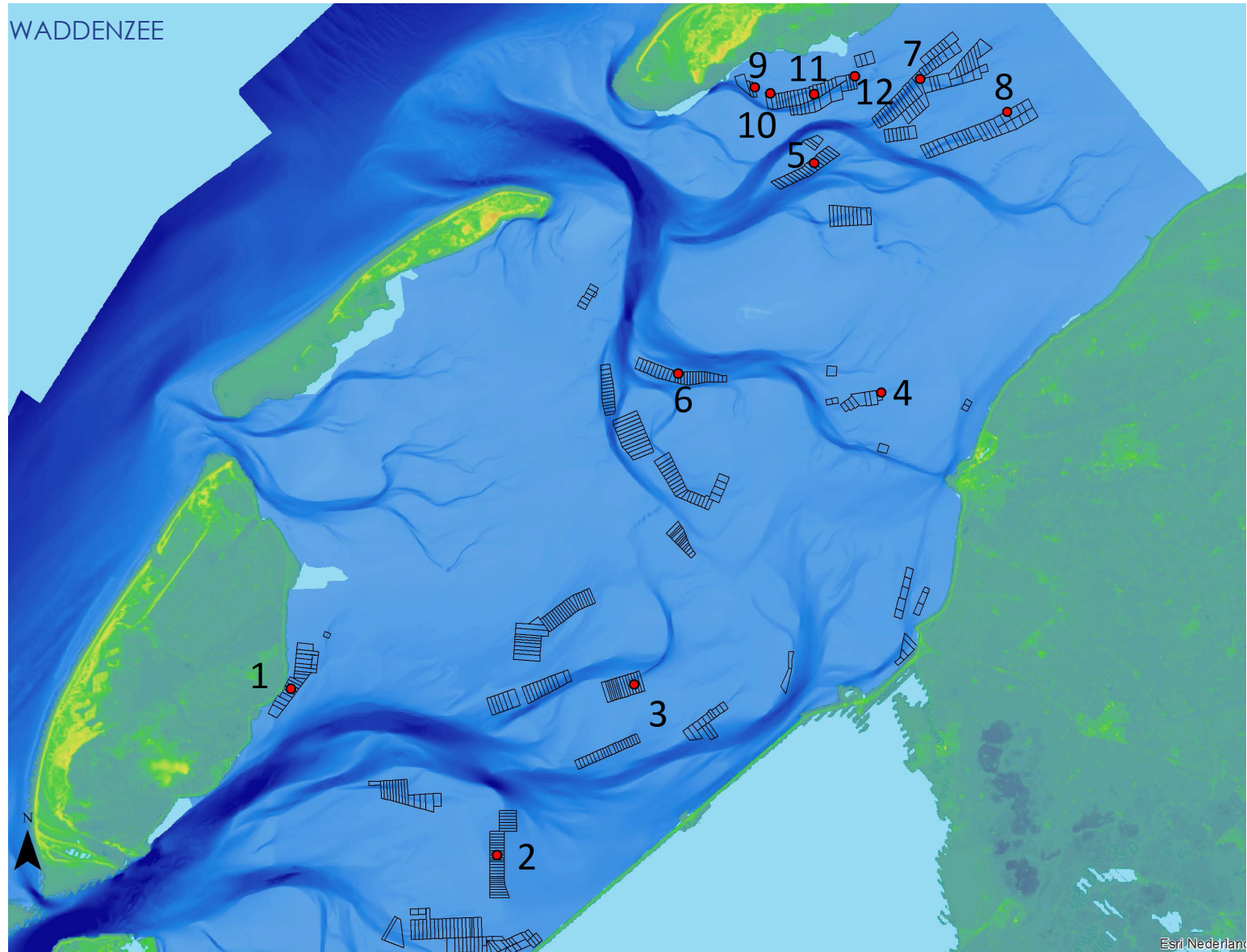
Bustal

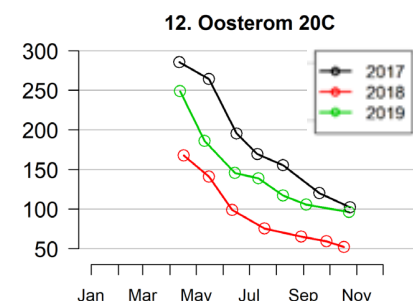
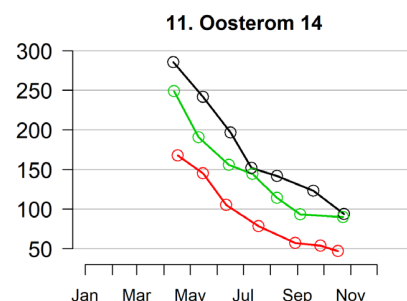
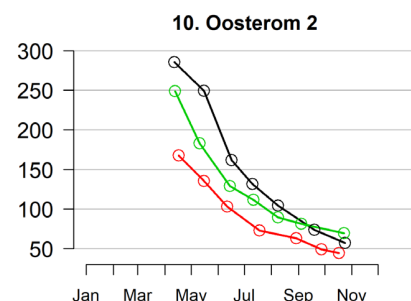
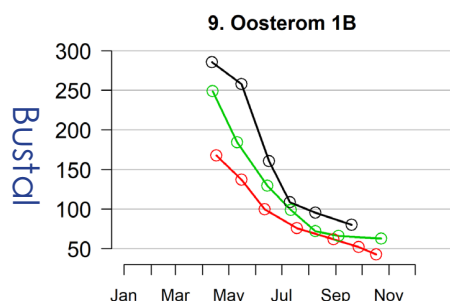
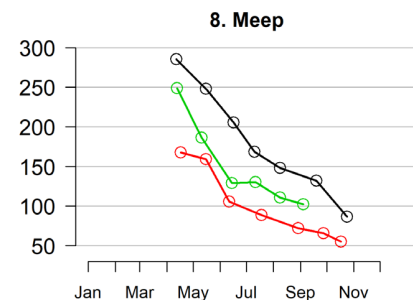
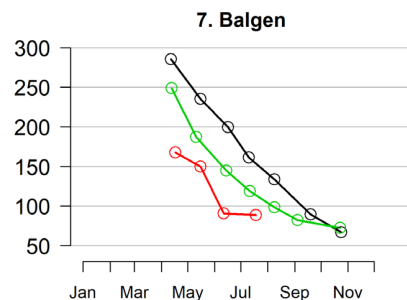
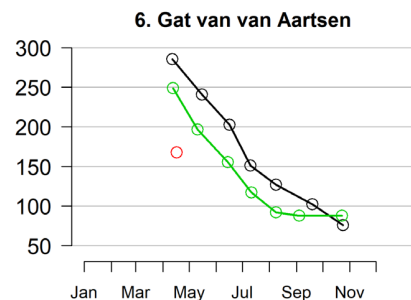
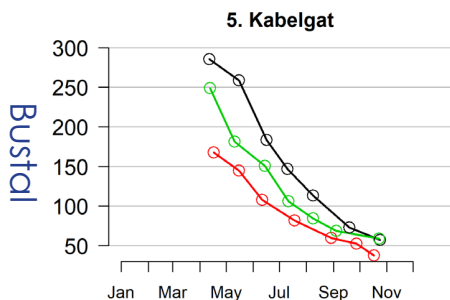
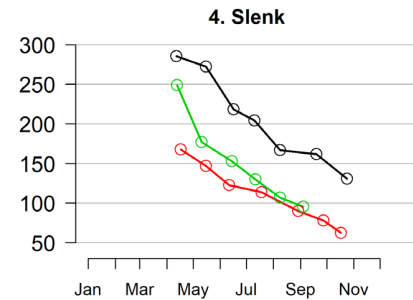
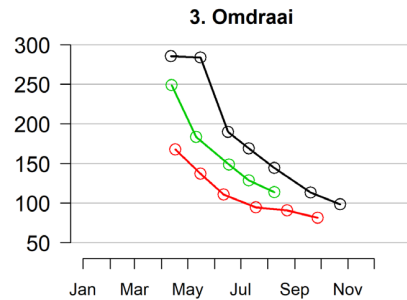
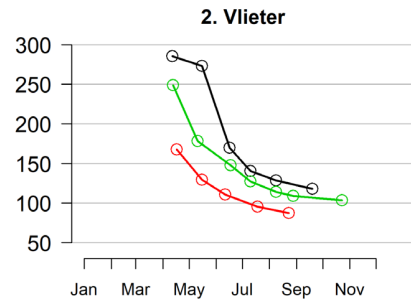
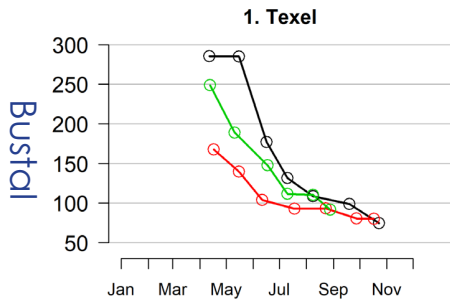
Bustal

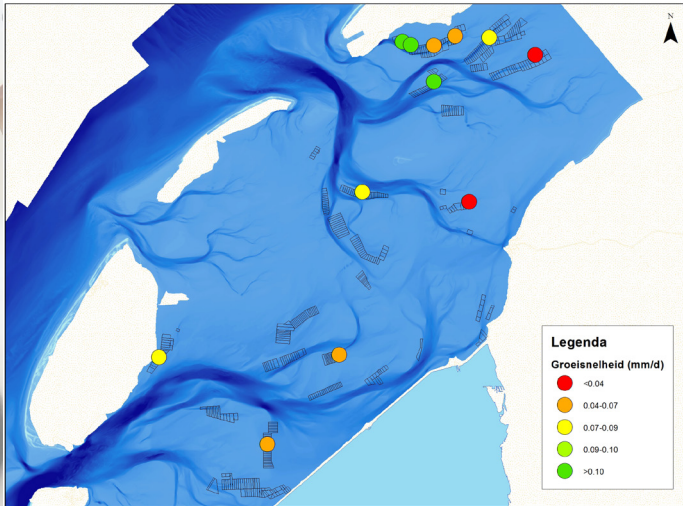
Bustal

→ *bustal is het aantal mosselen die in een conservenblik van 880 ml passen, een gangbare maat in de mosselkweek.*

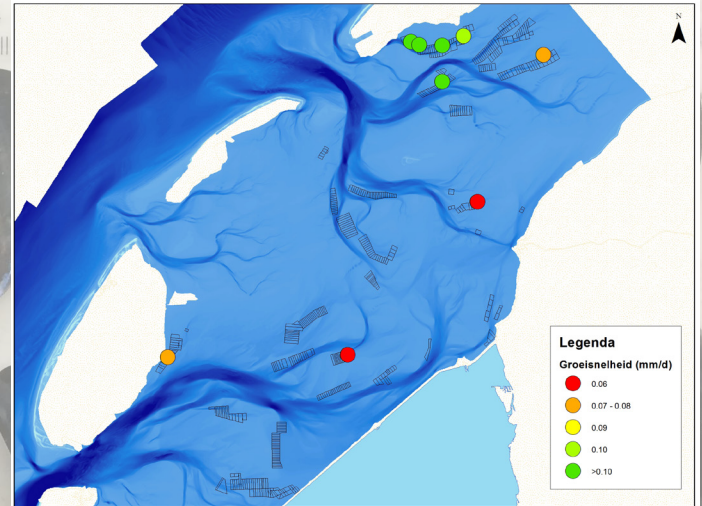
WADDENZEE



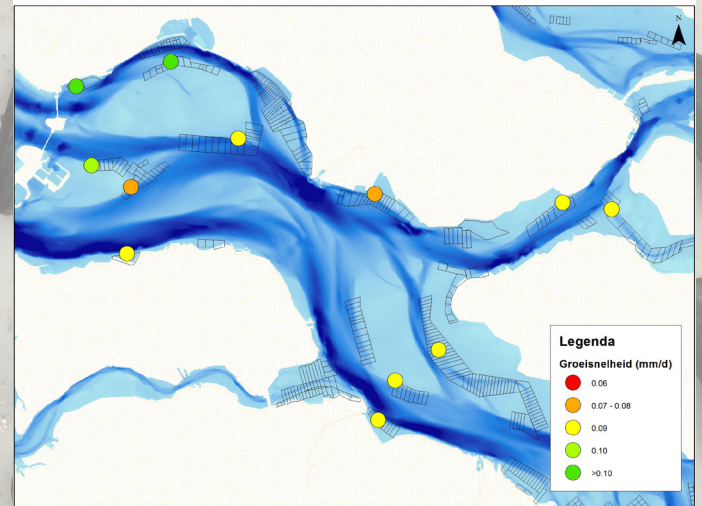
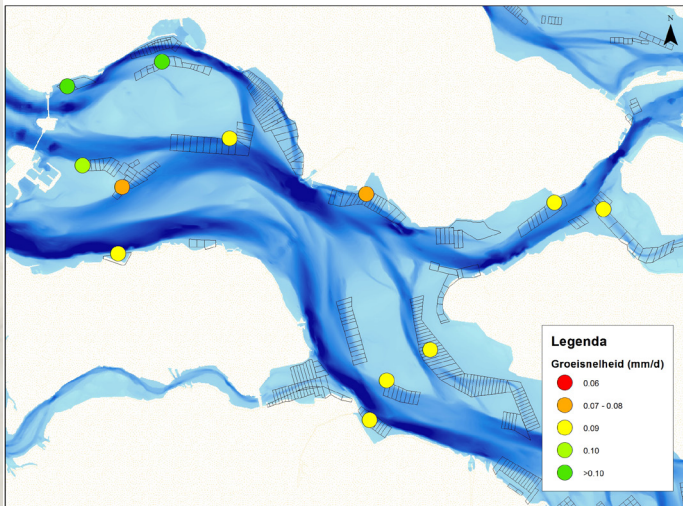


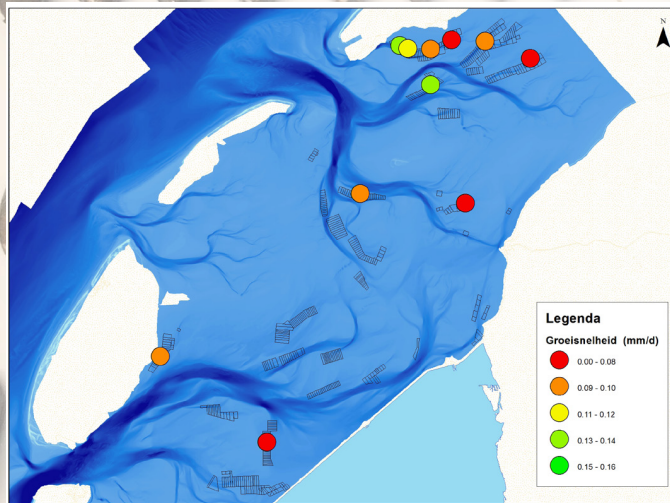


2017

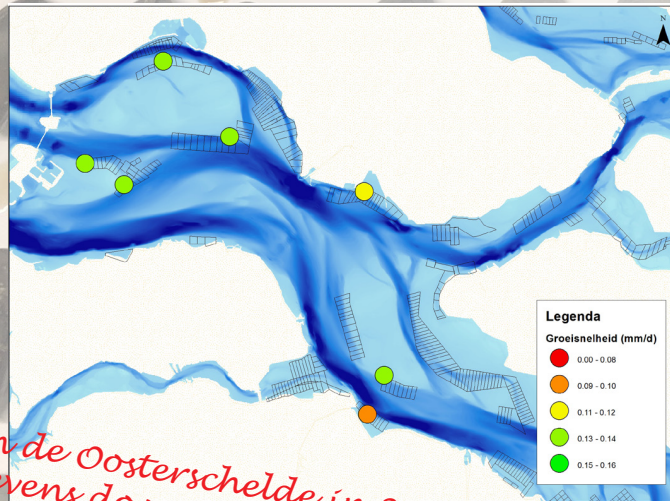


2018





**2019**



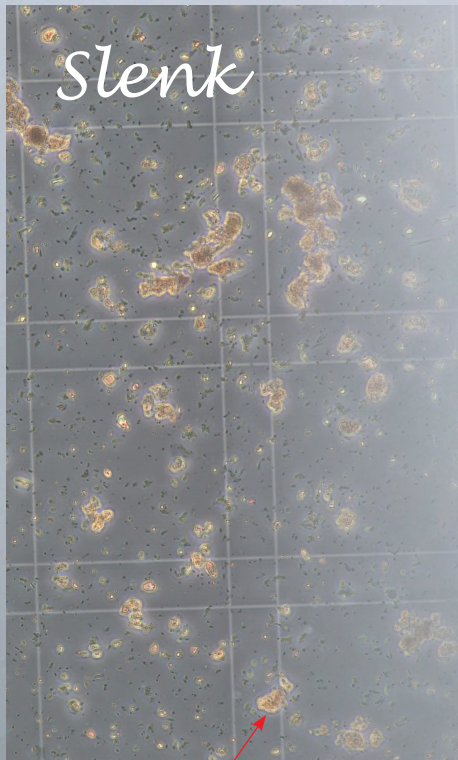
*In de Oosterschelde in 2019 minder gegevens door veel sterfte bij de mosselen*

De gekleurde bolletjes op de kaarten hiernaast geven de groei van mosselen aan in de periode april tot september/oktober. Iedere kaart geeft een apart jaar weer. Voor elk jaar is de groei in de Waddenzee een-op-een te vergelijken met de groei in de Oosterschelde. Het waren tenslotte dezelfde mosselen die uitgehangen zijn op verschillende locaties.

Tussen de jaren kunnen de patronen met elkaar vergeleken worden. De absolute groei echter niet, want elk jaar is er een andere jaarklasse mosselen uitgehangen, deze waren bijvoorbeeld niet altijd even groot.

Het valt op dat er behoorlijk wat variatie is tussen de locaties en tussen de jaren in hoe hard de mosselen groeien. De patronen hierin zijn wel vrij consistent. In de Waddenzee groeien de mosselen het beste onder Terschelling en dan vooral dicht bij de Noordzee. In 2018 was de groei daar overal goed, ook in vergelijking met de Oosterschelde. In 2017 en vooral in 2019 zien we dat de groei al heel snel minder wordt zodra we verder de percelen opgaan. Dat duidt erop dat de percelen onder Terschelling voor een groot deel van de groei afhankelijk zijn van het inkomende water uit de Noordzee en als er weinig voedsel in het water te vinden is (zoals in 2019) vindt al heel snel voedseluitputting plaats. In de grafiekjes met de bustallen zien we dat in 2019 de groei in de Waddenzee tot in juli goed was. Daarna vlakke de groei op veel locaties af. In de Oosterschelde zien we die afvlakking niet zo sterk.

In de Oosterschelde vinden we de beste percelen ook dicht bij de Noordzee. De groei in de Oosterschelde lijkt daarbij wat minder variabel dan in de Waddenzee. In de Waddenzee zien we zowel de beste (Oosterom, Kabelgat) als de slechste groeiers (Slenk, Vlieter, Omdraai).

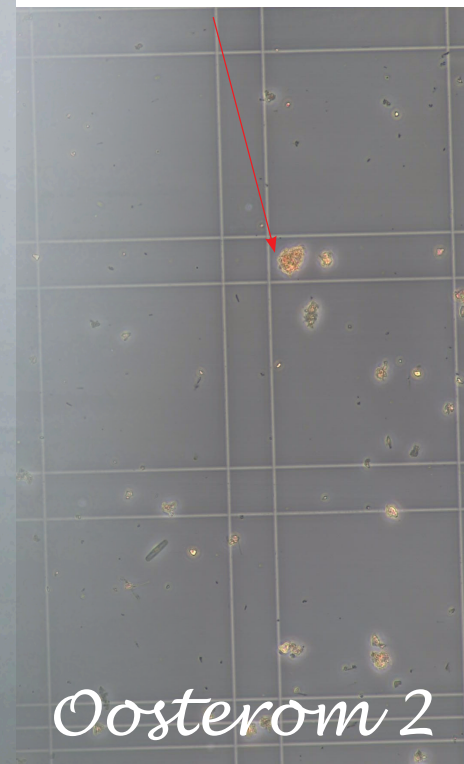
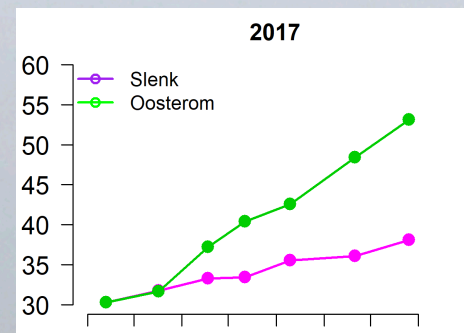


Slenk

Naast de hoeveelheid mogelijke voedseldeeltjes in het water is ook de kwaliteit van die deeltjes van belang. Hiernaast staan twee microscopische foto's van een druppel water uit de locatie met de slechtste groei (Slenk) en met een hele goede groei (Oosterom). Bij Slenk meten we veel meer chlorofyl (een maat voor de hoeveelheid voedsel) in het water, dan bij Oosterom. Onder de microscoop kunnen we echter zien dat bij Slenk veel deeltjes waarschijnlijk een slechte voedselkwaliteit hebben.



Weinig levende algen, vooral veel zwevend materiaal



Oosterom 2

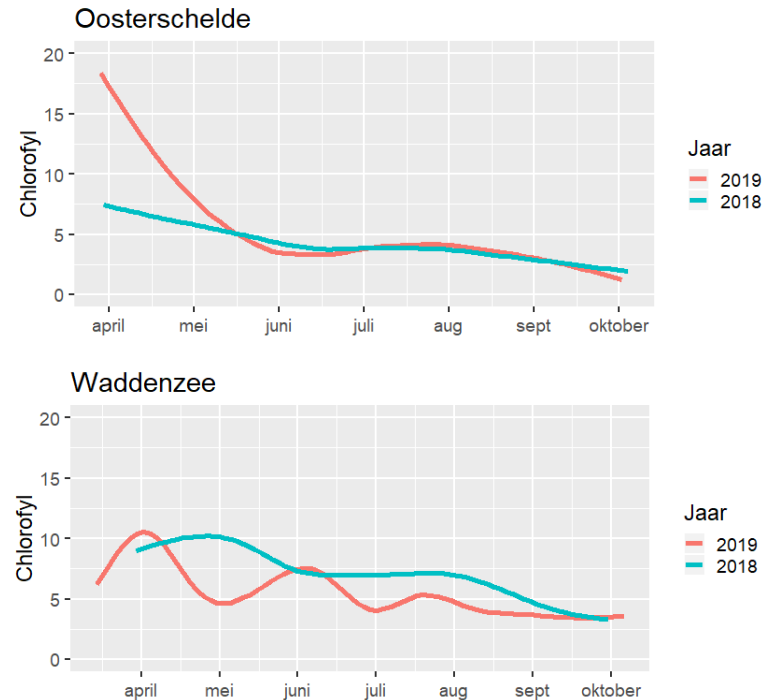




*Chlorofylmeter*

Fytoplankton is de belangrijkste bron van voedsel voor mosselen en de hoeveelheid beschikbaar voedsel is van grote invloed op mosselgroei. In het groeiseizoen van 2018 en 2019 zijn op verschillende percelen in de Oosterschelde en Waddenzee meters uitgehangen die continu de hoeveelheid chlorofyl (een maat voor de hoeveelheid fytoplankton) hebben gemeten.

Fytoplankton in Nederlandse kustwateren kent een voorjaarsbloei en dat is terug te zien in de hogere chlorofyl waarden in de periode april-mei in de grafieken hieronder. In de Oosterschelde is er in april 2019 (rode lijn) een hoge piek aan chlorofyl gemeten dat hoogstwaarschijnlijk toegekend kan worden aan *Phaeocystis* bloei. Over het algemeen is er in de Waddenzee meer voedsel aanwezig dan in de Oosterschelde. In de Waddenzee is duidelijk dat er in 2018 (blauwe lijn) meer voedsel aanwezig was dan in 2019. Dit is ook terug te zien in de groeicurves uit de voorgaande pagina's.



## VOEDSELOPNAMEN BIJ MOSSELEN

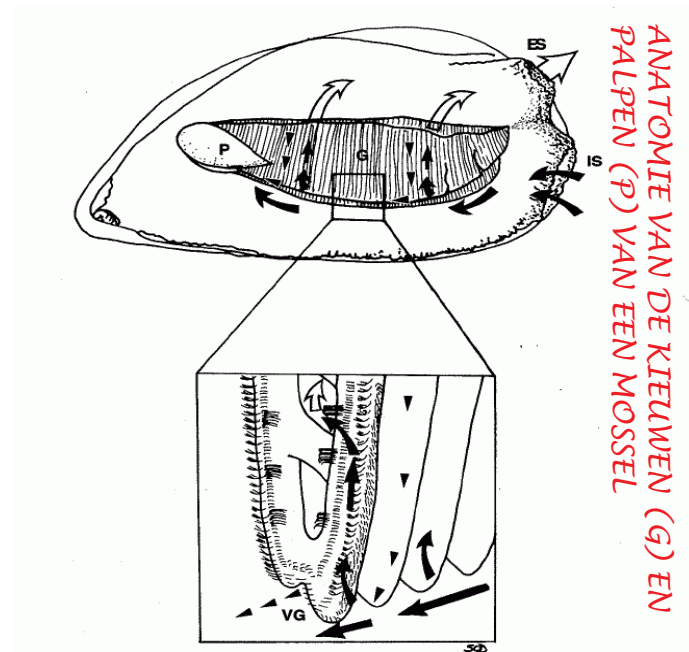
Het voedsel van de mossel bestaat voornamelijk uit eencellige algen, fytoplankton en macrofytobenthos van twee micrometer en groter. Om aan hun voedselbehoefte te kunnen voldoen moeten schelpdieren grote hoeveelheden water filtreren. Niet alles wat gefilterd wordt, is echter bruikbaar als voedsel. Het totaal van alle voedsel en niet-voedseldeeltjes wordt het seston genoemd. Het seston kan worden onderverdeeld in een totale massa aan zwevende stof, die een maat is voor de voedselhoeveelheid, en een organisch gehalte van deze zwevende stof, die een maat is voor de voedselkwaliteit. Met name in ondiepe omgevingen kan het seston erg variabel zijn in samenstelling en hoeveelheid, doordat wind en getij op de waterkolom en bodem inwerken.

Schelpdieren voeden zich met behulp van hun kieuwen en palpen. Elk individu heeft twee paar kieuwen en twee paar palpen. Deze organen vormen als het ware de scheiding tussen het verteringskanaal en de voedselomgeving (het water).

De belangrijkste taak van de kieuwen is het verzamelen en verwerken van voedseldeeltjes. Trilhaartjes op de kieuwen produceren een waterstroompje, waardoor het water binnen de schelpen verplaatst en vervangen wordt door water buiten de schelpen. De kieuwen vangen de deeltjes uit het water. Deze deeltjes worden naar de palpen getransporteerd. De palpen vormen de belangrijkste plek voor sortering van het voedsel. Bij veel input worden de niet-bruikbare deeltjes uitgescheiden als pseudofaeces en de deeltjes bruikbaar voor opname worden verder het verteringskanaal ingestuurd.

HZ studente Ilse Maas heeft een filmpje gemaakt over hoe de kieuwen en palpen van de mosselen gemeten zijn: <https://www.youtube.com/watch?v=04Lr1exin60&t=34s>

Ook op youtube: close-up van kieuwen en palpen van een filtrerende mossel: <https://www.youtube.com/watch?v=-Ni-veQ1-q00> (Ward et al. 1991)

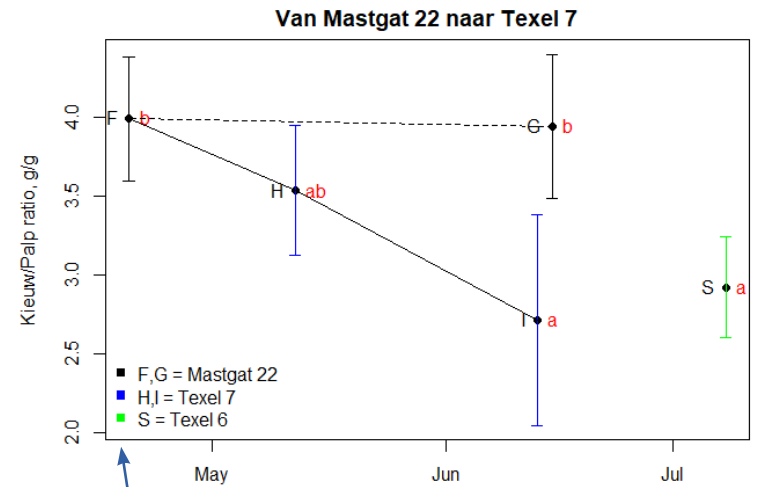
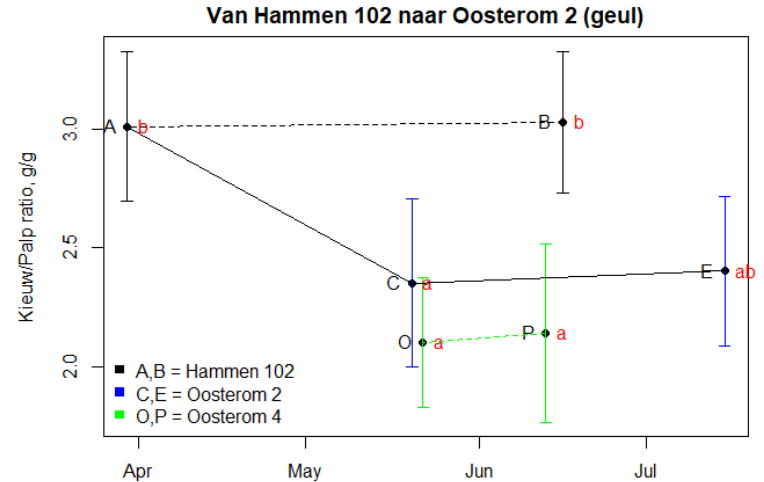


Tussen locaties die verschillen in voedselmilieu zijn verschillen waarneembaar in de gemiddelde kieuw- en palpgrrootte van schelpdieren. De grootte van de kieuwen en palpen is gerelateerd aan de voedselhoeveelheid en voedselkwaliteit. Om een zo groot mogelijke energiewinst te behalen zal er voor iedere omgeving een optimale grootte zijn van kieuwen en palpen. In omgevingen met veel zwevende deeltjes en hoge turbiditeit (waar de voedselkwantiteit hoog is, maar de voedselkwaliteit laag) hebben schelpdieren kleinere kieuwen en grotere palpen, dan op plekken met lage turbiditeit en weinig zwevende stof.

Wanneer mosselen verplaatst worden van de relatief heldere Oosterschelde naar de troebele Waddenzee kunnen daarom problemen optreden omdat de mosselen niet zijn aangepast. De mosselen zijn niet aangepast aan een troebel systeem. De relatief grote kieuwen zullen sneller verstopt raken, ook omdat de relatief kleine palpen niet aangepast zijn aan het verwerken van zoveel deeltjes waarvan een groot deel uitgescheiden moet worden als pseudofaeces. De efficiëntie van het voedselopname-apparaat neemt hierdoor af.

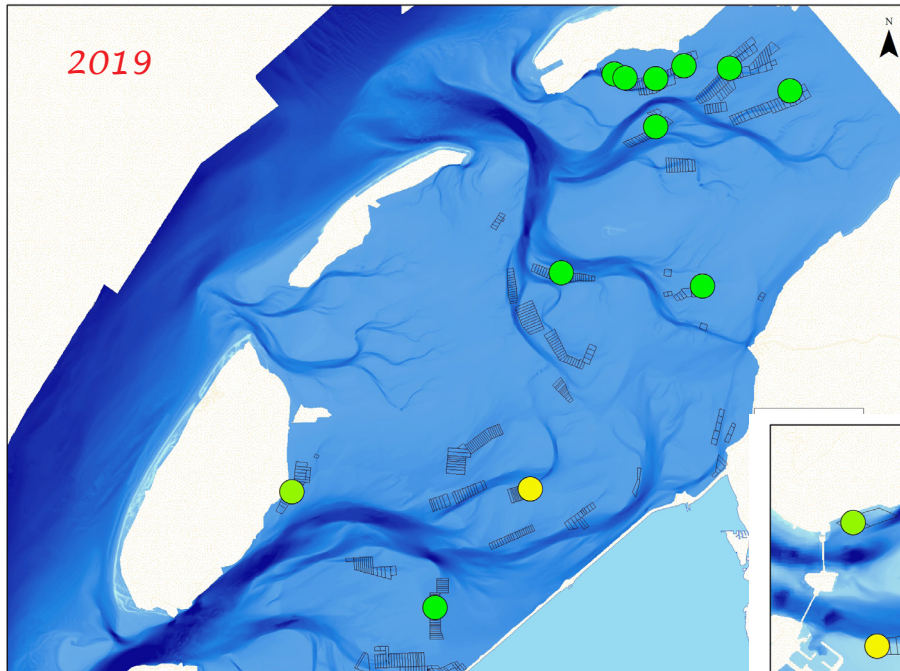
We hebben onderzocht of de kieuwen en palpen van mosselen zich aanpassen aan de nieuwe omgeving en hoe snel dat gebeurt.

De resultaten laten duidelijk zien dat de kieuwen en palpen van de mosselen zich inderdaad aanpassen na transport van de Oosterschelde naar de Waddenzee, en dit gaat ook erg snel. Binnen een paar weken tijd is de grootte van de palp ten opzichte van de grootte van de kieuw aanmerkelijk toegenomen, tot het niveau van andere mosselen in de Waddenzee.



Groen = mosselen altijd in WZ gelegen  
 Blauw = mosselen verplaatst  
 Zwart = mosselen altijd in OS gelegen

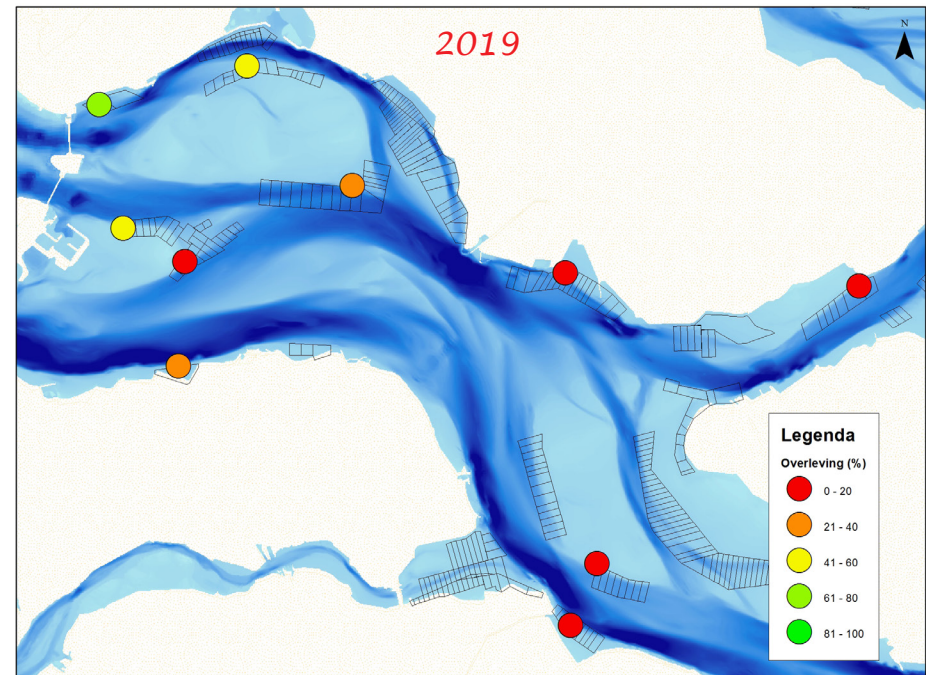




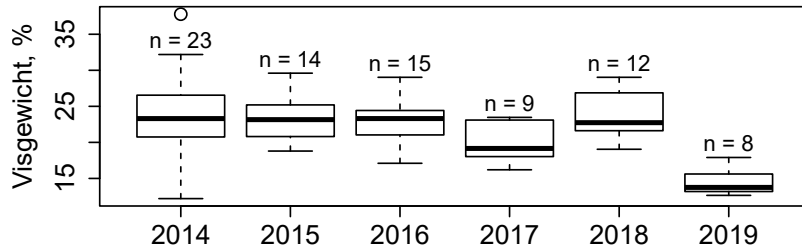
**De overleving** van de mosselen in de mandjes is goed, meestal overleven de meeste mosselen het wel tot de monstername. In het voorjaar en de zomer van 2019 was er echter sprake van een buitenge-wone sterfte van mosselen op percelen in de Ooster-schelde. Dit is ook in de mandjes terug te zien

De oorzaak hiervoor is nog niet helemaal duidelijk, hier wordt nog onderzoek naar gedaan. Er was in ieder geval sprake van een stapeling van stressvolle factoren (zoals een slechte conditie, een afwijkende en grote *Pheosystis* algenbloei).

## MONITOREN VAN DE OVERLEVING VAN MOSSELEN OP PERCELEN



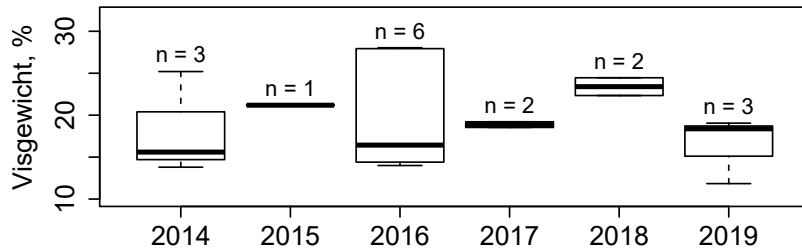
### Oosterschelde - west



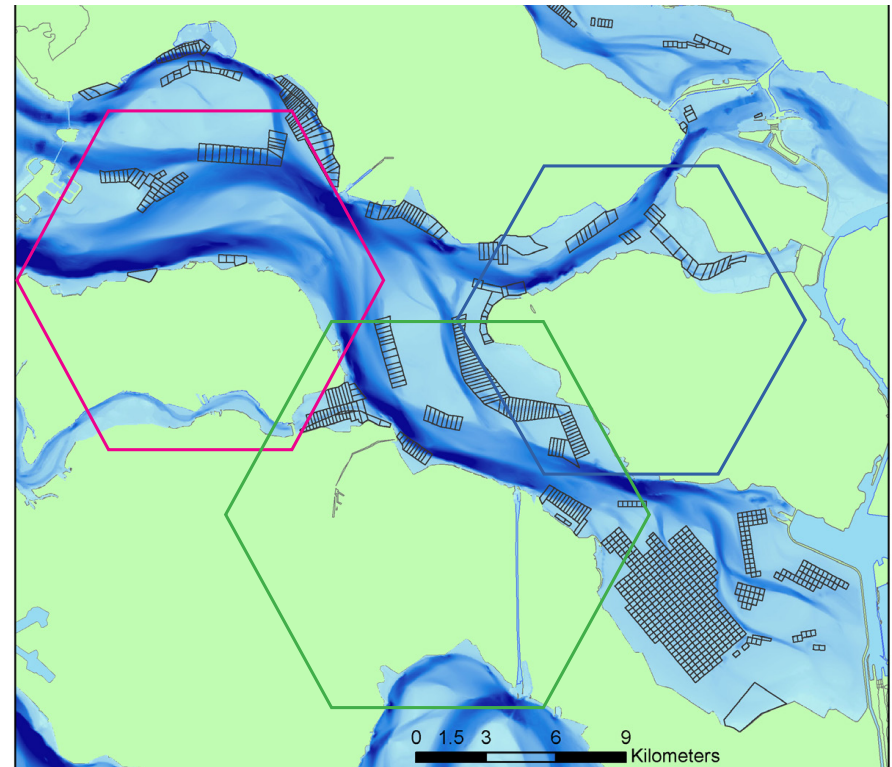
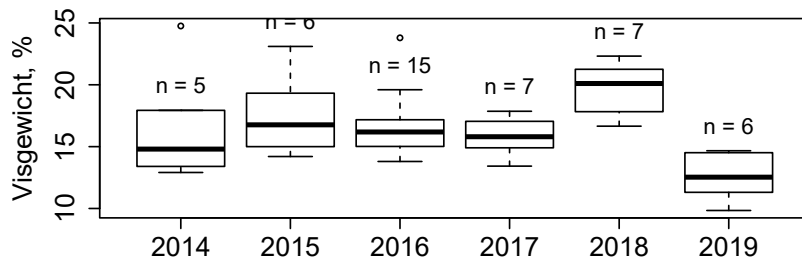
Al sinds 2014 worden met grote regelmaat mosselen van percelen doorgemeten die door de sector aangeleverd worden.

Resultaten laten zien dat 2019 een afwijkend jaar was; in het voorjaar zijn over heel de Oosterschelde extreem lage visgewichten gemeten.

### Oosterschelde - midden



### Oosterschelde - noord







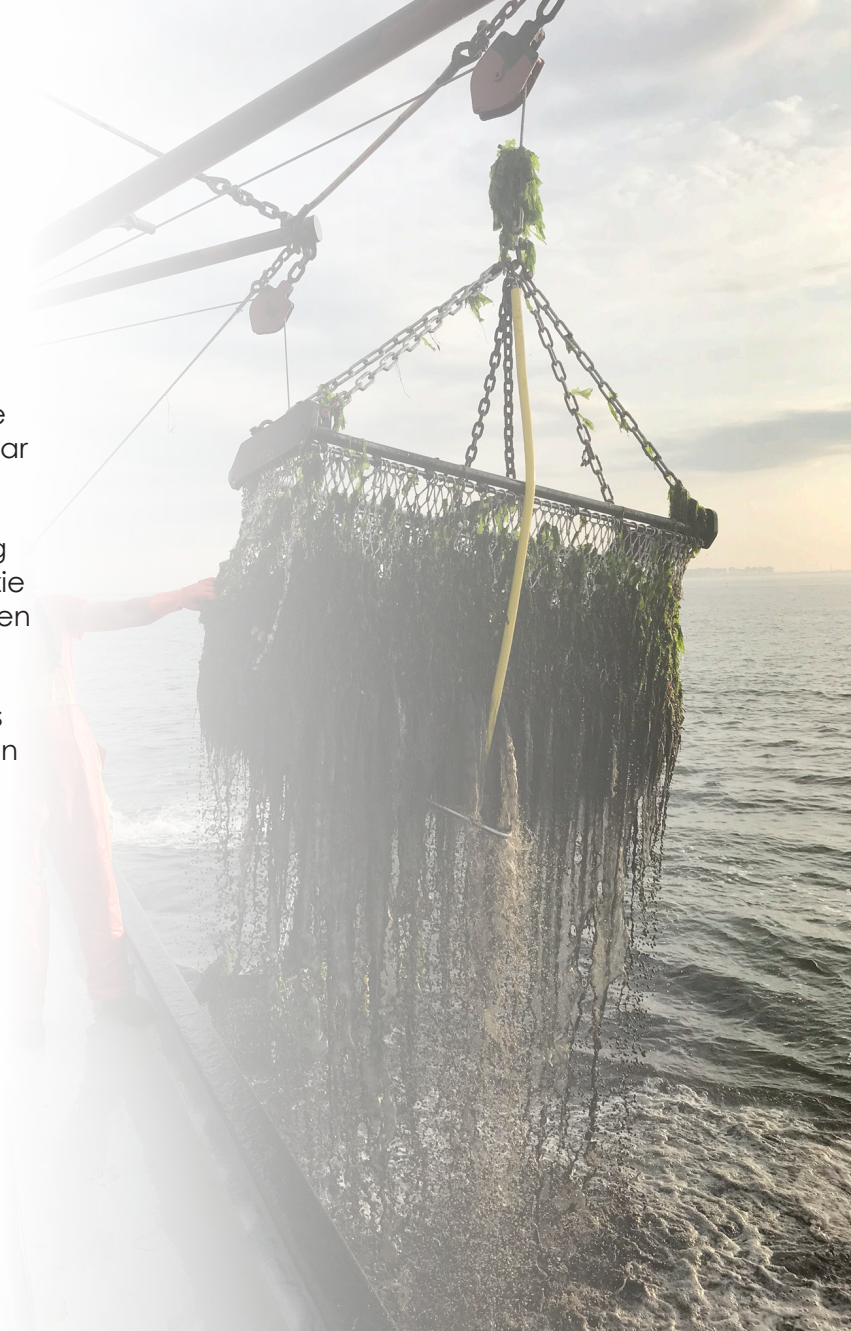


# Simulatiemodel

Vanuit de praktijk weten mosselkwekers dat er grote verschillen zijn tussen de groei en kwaliteit van de mosselen op hun percelen. Deze worden veroorzaakt door de verschillende omgevingscondities. In de kweek kan hierop worden ingespeeld door mosselen van het ene naar het andere perceel te verplaatsen.

In dit project zijn gegevens ingewonnen van de groei en ontwikkeling van mosselen op percelen in de Oosterschelde en de Waddenzee (zie hoofdstuk 1). Deze gegevens zijn geanalyseerd en gekoppeld aan een groeimodel (DEB) voor de mossel.

Met deze modelkoppeling worden de ruimtelijke verschillen in groeipotentie in kaart gebracht. De resultaten hiervan zijn vervolgens gebruikt om effecten van verplaatsingen te simuleren. Dit zijn effecten op rendement en kwaliteit van de oogst. Hiervoor is een interactieve online tool ontwikkeld.



## MODEL VOOR MOSSELGROEI

De groei van mosselen op de percelen is in belangrijke mate afhankelijk van de watertemperatuur en de hoeveelheid voedsel (algen) in het water. Hoe meer voedsel er beschikbaar is, hoe beter de groei en het percentage mosselvlees. Echter, de hoeveelheid en de kwaliteit van het voedsel varieert sterk van jaar tot jaar en per seizoen. Ook zijn er grote verschillen tussen de percelen.

Om het rendement van hun mosselzaad te optimaliseren verplaatsen de kwekers hun mosselen gedurende de kweekcyclus tussen de verschillende kweekpercelen. Slechts een beperkt areaal is geschikt voor de opkweek tot consumptiemosselen. Er wordt daarbij een afweging gemaakt tussen de verwachte groei en overleving op de betreffende percelen.

In het kader van het project is een tool ontwikkeld om de groei van mosselen op de percelen te berekenen tijdens een kweekcyclus. Deze tool maakt gebruik van de resultaten van een waterkwaliteitsmodel waarmee voor iedere dag de hoeveelheid voedsel (in termen van Chl-a) voor de verschillende locaties in de Oosterschelde is berekend. Met de tool kunnen kwekers de groei van hun mosselen berekenen als functie van de gebieden die ze gebruiken voor de opkweek van het zaad, halfwas- en consumptiemosselen.

De tool is beschikbaar onder: <https://shiny.wur.nl/innopro/>



# Mosselgroei Oosterschelde (INNOPRO)

 **WAGENINGEN**  
UNIVERSITY & RESEARCH

**Kweekgebied 1**  
26

**Moment zaaien**  
2010-09-01

**Bustal zaad:**  
30 100 200  
0 30 50 70 90 110 130 150 170 190

**Sterfte per dag (%):**  
0 0.2 1  
0 0.1 0.2 0.3 0.4 0.5 0.6 0.7 0.8 0.9 1

**Kweekgebied 2**  
5

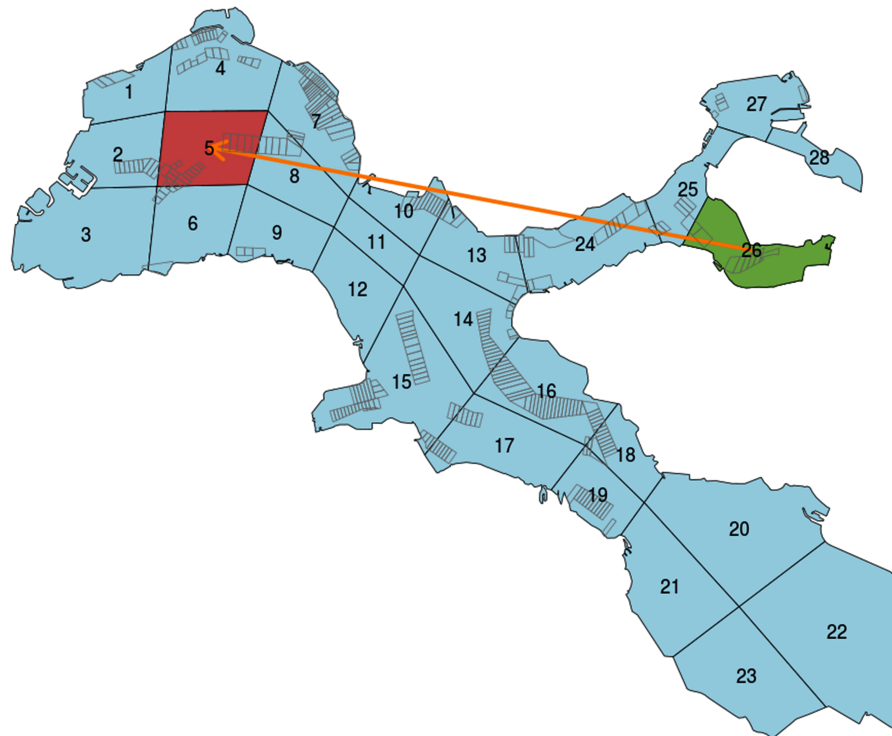
**Moment verplaatsen**  
2011-04-01

**Moment oogsten**  
2012-07-01

**Sterfte per dag (%):**  
0 0.2 1  
0 0.1 0.2 0.3 0.4 0.5 0.6 0.7 0.8 0.9 1

Vaste y-as

[Informatie](#) [Kaart](#) [Voedsel en temperatuur](#) [Mosselgroei](#) [Rendement](#)





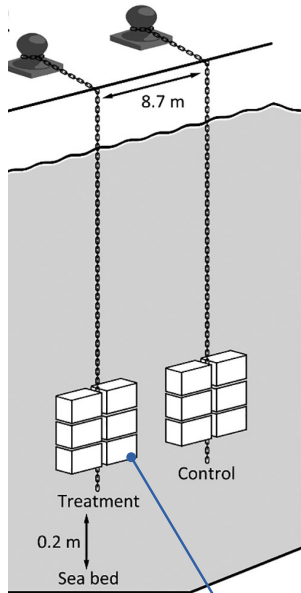
# Experimenten

De centrale vraagstelling bij het uitvoeren van experimenten en onderzoek op perceelschaal is: hoe kunnen nieuwe wetenschappelijke inzichten bijdragen aan het succes van de kweekpraktijk, gegeven de handvatten van een kweker om groei en overleving van mosselen te beïnvloeden? Met een experiment wordt onderzocht wat het effect is van een bepaalde factor of combinatie van factoren op bijvoorbeeld de groei en overleving van mosselen, door factoren te variëren of juist constant te houden. Experimenten kunnen in het laboratorium of in het veld uitgevoerd worden. Onderzoek in het veld is vaak representatiever als het gaat om kweekpraktijkcondities, maar ook lastig omdat er zoveel factoren niet te controleren zijn.

Recent onderzoek op kweekpercelen heeft laten zien dat het zaaien en met name de zaaidichtheid een belangrijke rol speelt in de groei en overleving. Na het zaaien (als de mosselen op de percelen liggen) worden grote hoeveelheden mosselen opgegeten door predatoren (vooral zeesterren en krabben). Tenslotte is er weinig bekend over de effectiviteit van vistuig dat door kwekers wordt gebruikt om mee te vissen of zeesterren te verwijderen. Daarom zijn juist op deze onderwerpen experimenten uitgevoerd met de bedoeling dat de opgedane kennis het inzicht in en de effectiviteit van de kweek verbeteren.



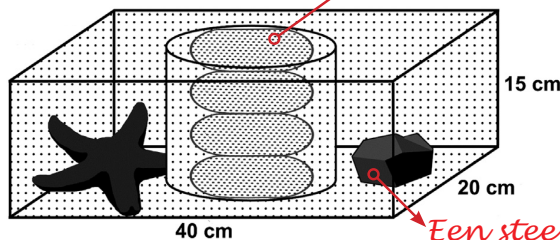
## MOSSELLARVEN 'RUIKEN' ZEESTERREN



Net als veel andere organismen zijn mosselen voor een deel van de informatievoorziening uit de omgeving afhankelijk van chemische signaalstoffen die ze oppikken uit het water. Om te testen of de mossellarven deze informatie gebruiken om geschikt substraat te vinden voor vestiging is een experiment uitgevoerd.

In het water van de Oosterschelde zijn in het voorjaar kooitjes uitgehangen, met daarin (in een 'binnenkooitje') substraat voor mossellarven om zich op te vestigen.

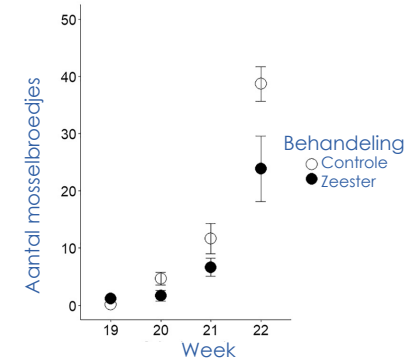
In de helft van deze kooitjes is een zeester geplaatst en in de andere helft niet. Er is gekeken of de aanwezigheid van zeesterren een effect heeft op het vestigingsgedrag van mossellarven.



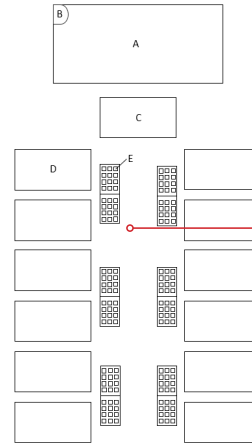
*Substraat in een binnenkooi waar de zeester niet bij kan.*

Resultaten laten zien dat mossellarven inderdaad de zeesterren 'ruiken' en zich massaal vestigen op substraat waar geen zeesterren bij in de buurt zijn.

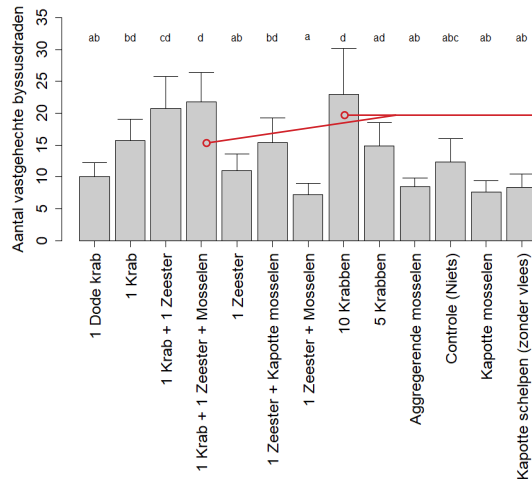
*Een steen voor het gewicht*



Ook volwassen mosselen pikken chemische signaalstoffen op uit de omgeving. Onderzoek heeft laten zien dat een mossel daarbij ook onderscheid kan maken tussen verschillende typen predatoren. Er zijn een aantal experimenten uitgevoerd waarbij gemeten is in hoeverre mosselen niet alleen de verschillende soorten signaalstoffen kunnen onderscheiden, maar ook in kunnen schatten hoe groot het 'gevaar' is dat hen bedreigt.

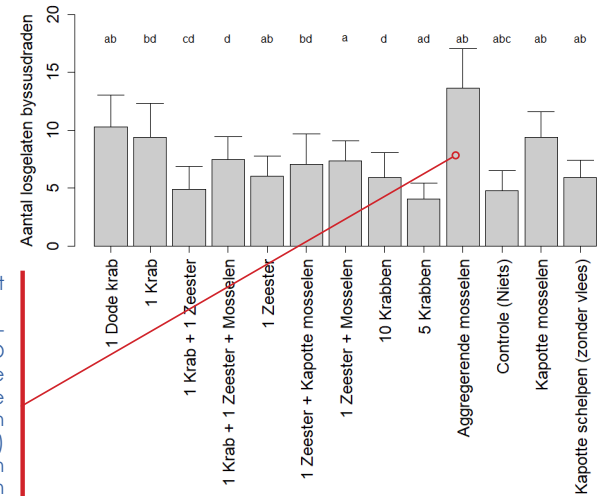


In dit experiment is Oosterscheldewater (verzameld via een koolstoffilter in bak A) met een slangenpompje (C) door een aantal bakjes heen geleid. In bak D werden de verschillende signaalstoffen gemaakt, het water stroomde hieruit naar kleine plexiglasen bakjes (E) met individuele mosselen. Hier werd na vijf dagen blootstelling het aantal gevormde byssusdraden en het aantal losgelaten byssusdraden geteld (de aanhechtig blijft achter op het plexiglas).



Mosselen reageren vooral op de aanwezigheid van krabben. Daarbij lijkt het erop dat mosselen elkaar steviger vast gaan houden als er meer predatoren zijn.

Ook interessant is het volgende: als aggregatie gestimuleerd wordt in bak D (door ze aan hevige stroming bloot te stellen), de mosselen in de kleine bakjes (E) aan de wandel gaan en elkaar op gaan zoeken.



## REACTIE VAN MOSSELEN OP BEDREIGING IS OOK AFHANKELIJK VAN SUBSTRAAT

Mosselen reageren op bedreigingen door bij elkaar te kruipen. Of dit ook optreedt als er indicaties zijn van gevaar is onderzocht in een experiment waarbij mosselen van verschillende grootte aan verschillende typen signaalstoffen zijn blootgesteld.

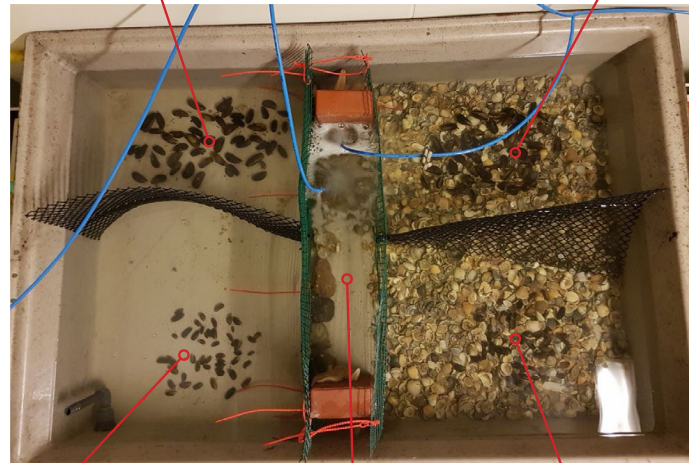
Aanwezigheid van signaalstoffen van zeesterren zorgden ervoor dat mosselen meer aggregeerden (samenkruipen).  
Waarbij:  
halfwasmosselen sterker reageerden dan mosselzaad

&

als *substraat* aanwezig is om aan te hechten kruipen de mosselen minder dicht op elkaar

*Halfwasmosselen  
zonder substraat*

*Halfwasmosselen  
met schelpsubstraat*



*Kleine mosselen  
zonder substraat*

*Kleine mosselen met  
schelpsubstraat*

*Compartiment met  
zeesterren voor de  
signaalstoffen*

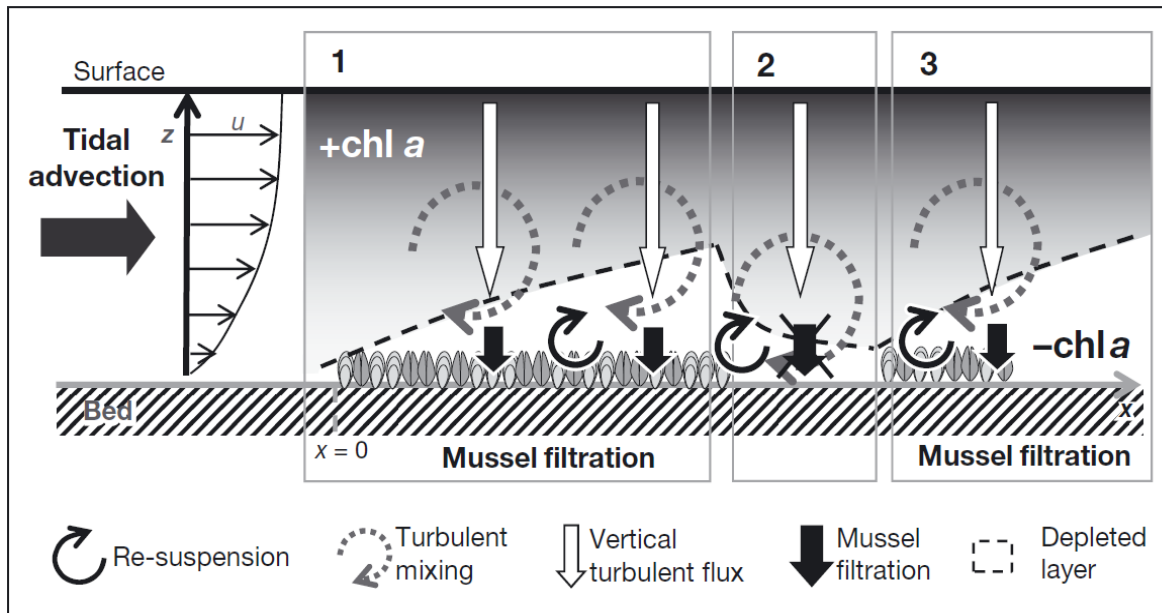
JE ZOU DUS KUNNEN ZEGGEN DAT EEN LANDSCHAP ZONDER AANHECHTINGSSUBSTRAAT DOOR MOSSELEN ALS RISICOVOLLER WORDT BELEEFD.





## PATROONVORMING BIJ MOSSELEN

Als het mosselzaad zich gaat vestigen zoeken de mosseltjes elkaar op, ze aggregeren. Mosselen kunnen zich over korte afstand verplaatsen en houden zich met hun byssusdraden -hun 'baard'- aan elkaar of aan substraat vast. Op zacht sediment vormen de mosselen zo hele banken: mosselzaadbanken. Modelstudies (zoals Van den Koppel et al. 2008) hebben laten zien dat deze mosselzaadbanken vaak geen homogene mat met mosselen zijn, maar dat de mosselbanken vaak een typisch patroon hebben. De mosselen van jonge zaadbanken liggen soms in ruggen loodrecht op stroming of wind. Het zijn vooral deze processen die verantwoordelijk zijn voor deze patronen en de mosselen hebben daar ook voordeel bij. Mosselen filteren het water en grote concentraties mosselen, zoals bij een mosselzaadbank, putten het water uit. Het voedsel in het water dat over de mosselbank stroomt neemt dan ook al snel af. Hierdoor ontstaat lokaal voedseltekort, waardoor er op zo'n plaats geen mosselen meer voor kunnen komen. Door de ruggen met mosselen komt er echter ook meer turbiditeit in het water, waardoor de waterlagen sneller mengen en voedsel weer beschikbaar komt. Door het samenspel van deze processen kunnen dus typische patronen met mosselbulten ontstaan.



Hiernaast een plaatje uit een artikel van Saurel et al. (2013).

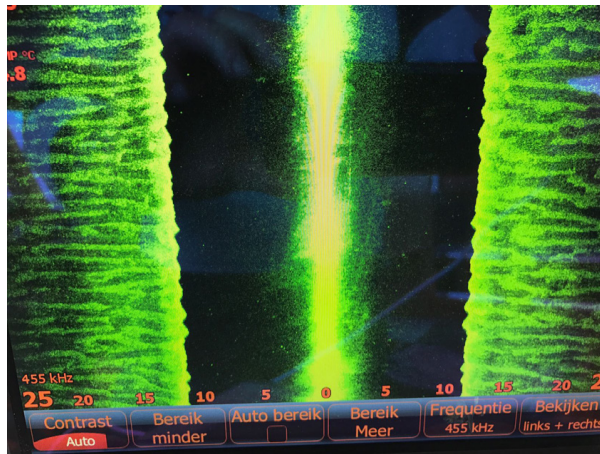
De 'depleted layer' is de grenslaag waar door filtratie het voedsel uit verdwijnt. Door turbulentie treedt er weer menging op waardoor er weer voedsel voor de mosselen beschikbaar komt.

In het midden (2) is een stuk zonder mosselen, daar mengt het voedselarme water weer waardoor er na het kale stuk weer voedsel beschikbaar is voor de mosselen. Dit is een belangrijk concept in het begrijpen van ruimtelijke patronen in mosselbanken.

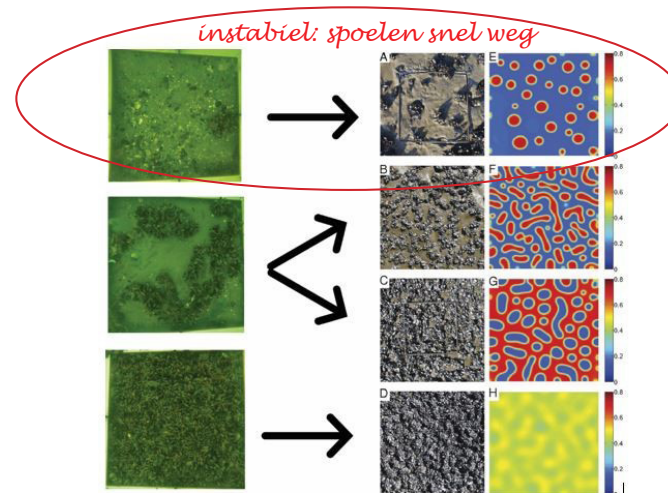
Tussen de mossels zelf vindt ook patroonvorming plaats. Op zacht sediment kruipen de mosselen naar elkaar toe en houden elkaar vast. Hierdoor zijn ze beter beschermd tegen vraat door bijvoorbeeld krabben, maar ook tegen wegspoeling. De patronen die mosselen vormen zijn afhankelijk van de dichtheid. Bij een lage dichtheid vormen de mosselen klompjes, als de dichtheid toeneemt vormen ze strengen en bij hoge dichtheden een uniforme mat. Een mosselkweker heeft dus invloed op de patronen van de mosselen door de dichtheid waarmee hij de mosselen verspreidt.

Met een camera is de verandering in patronen op een mosselperceel in kaart gebracht. Dit gebeurde in het najaar niet lang na het zaaien en in het daaropvolgende voorjaar. Uit de resultaten blijkt dat er na het zaaien inderdaad verschillende patronen gevormd waren bij verschillende dichtheden. Lage dichtheden bleken minder stabiel te zijn want in het voorjaar waren de mosselen die in klompjes lagen veelal verdwenen. Bij de hoge dichtheden treedt door concurrentie verlies op. Optimaal bleken de dichtheden waarbij de mosselen in strengen lagen.

Proeven in een stroomgoot bevestigen dit beeld. Mosselen in strengen zijn veel stabielere dan mosselen in klompjes (lage dichtheden).



*Op dit 'side scan sonar' beeld (M. Padmos Bru 36) van een sublitorale zaadbank is een duidelijk patroon te zien als banden met mosselen loodrecht op de stroming.*



## WEGSPOELEN VAN MOSSELZAAD EN HET EFFECT VAN SUBSTRAAT

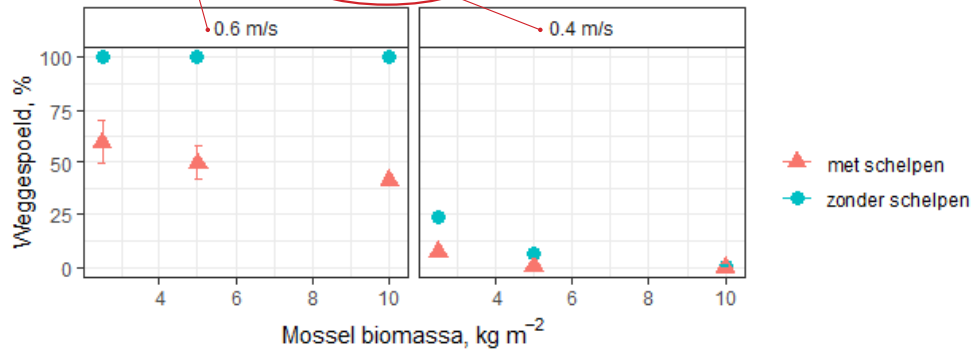
Mosselkwekers weten dat de opkweek van mosselzaad en vooral MZI-zaad vaak goede resultaten geeft op gruisige grond. Dat wil zeggen: percelen waar veel dood schelpmateriaal (zoals van kokkel-, ensis- en mosselschelpen) ligt, waar de mosselen zich aan vast kunnen hechten met hun byssusdraden. Deze kennis is door mosselkwekers ook wel toegepast door (kokkel)schelpen met MZI-zaad mee te zaaien, overigens met wisselend resultaat.

In de stroomgoot van het NIOZ in Yerseke is getest wanneer mosselen wegspoelen en wat het effect van substraat hierop is (in de vorm van schelpmateriaal).

*De stroomgoot is een lange ovale goot waarin je de stroomsnelheid van het water precies in kunt stellen. Je kunt dan dus heel goed meten bij welke stroomsnelheden er effecten op gaan treden.*



*Dit is een hoge en gemiddelde stroomsnelheid voor mosselpercelen*



Uit de resultaten blijkt dat kokkelschelpen vooral bij de hoge stroomsnelheid voor stabiliteit zorgden. Zonder schelpen spoelden alle mosselen, met schelpen bleef de helft liggen.

We konden ook goed zien dat bij een toenemende dichtheid van de mosselen ook de stabiliteit toeneemt. Naarmate een mosselklomp groter wordt, wordt hij zwaarder en spoelt hij minder makkelijk weg. Dit zien we ook op mosselpercelen na een storm, dan zijn vooral de mosselen op de plekken waar ze wat dikker lagen, blijven liggen.

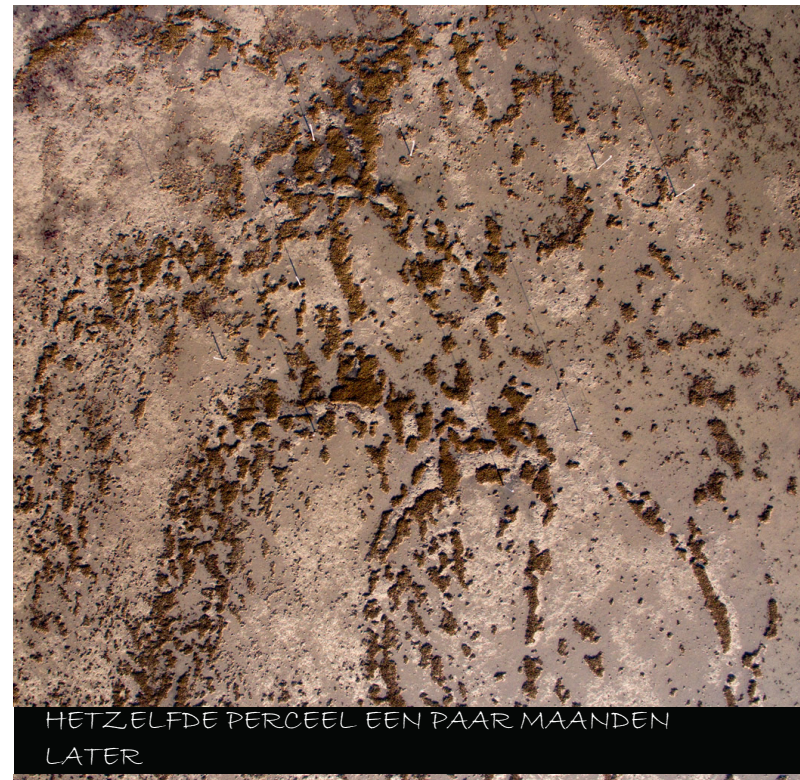


*Beeld van uitgezaaide mosselen met schelpen en zonder schelpen als extra substraat*

In het veld is getest of de resultaten uit de stroomgoot zich ook naar een perceel laten vertalen. Daarvoor hebben we op een droogvallend perceel proefvakken gemaakt die we met de hand ingezaaid hebben met mosselzaad. Op de helft van de vakken hebben we kokkelschelpen bijgemengd met het mosselzaad. Na vijf weken bleek dat als er geen schelpmateriaal aanwezig was de mosselen zich aan elkaar gingen hechten. Waar wel schelpmateriaal aanwezig was hechtten de mosselen zich daaraan. Doordat schelpengruis een stabiel substraat is – het beweegt niet- , bleek de hechtingskracht van de mosselen aan de schelpen meer dan twee maal zo groot dan daar waar de mosselen zich aan elkaar moesten hechten. Ten tweede bleek dat doordat de mosselen naar elkaar toe kropen, de mosselen zich zonder schelpen sterker concentreerden. Dat had tot gevolg dat de dichtheid van de mosselklompjes na het zaaien 2.5 maal zo hoog werd in de vakken zonder kokkelschelpen. Tenslotte bleek dat in de vakken zonder dood schelpmateriaal 36% van de mosselen uit het vak verdwenen waren, in de vakken met dood schelpmateriaal was dit 12%. Omdat we op enige afstand gaas rond de vakken gezet hadden (o.a. als bescherming tegen krabben en vogels), konden we uitrekenen dat 95% van dit verlies te wijten was aan wegspoeling.

## ZAAIDICHTHEDEN

Uit experimenten bleek dat vooral de verspreiding van het zaad een belangrijke factor is in de overleving van mosselen na het zaaien (Capelle 2017). Door de huidige zaaietechniek wordt het zaad in zaaisporen geconcentreerd. De dichtheid in de zaaisporen is voor de overleving meer bepalend dan de dichtheid op het perceel.

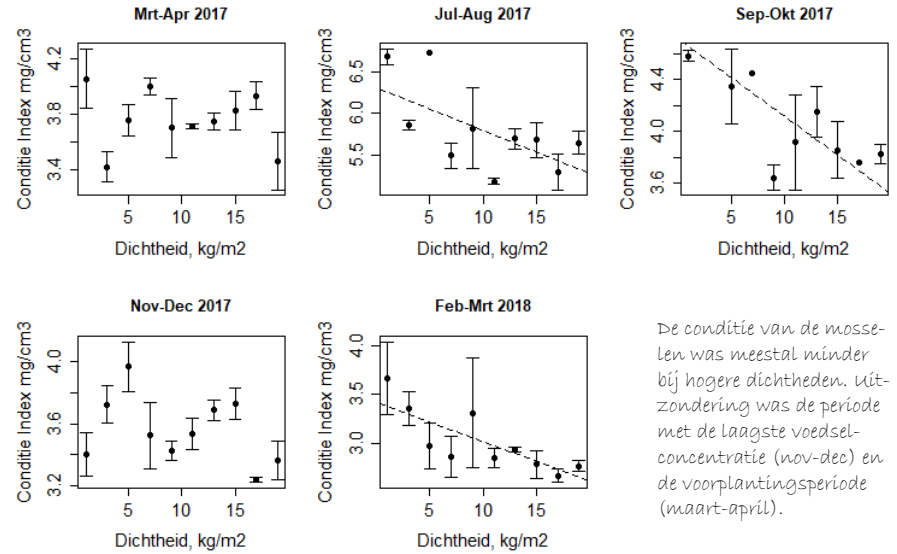


## EFFECT VAN DICHTHEID OP KLEINE SCHAAL

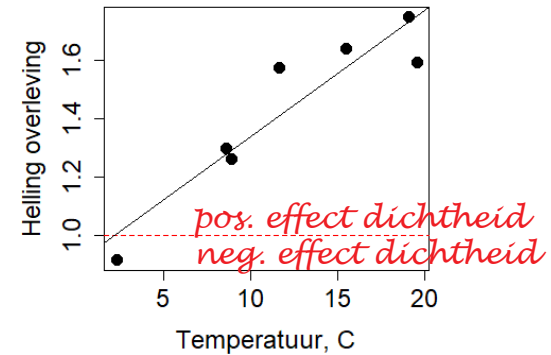
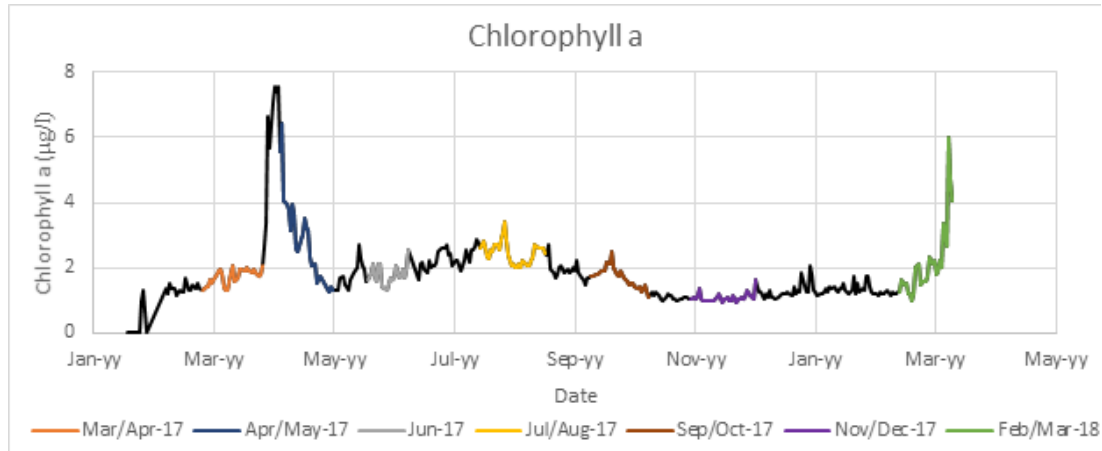
In de Oosterschelde is een proef uitgevoerd waarbij mosselen in tien verschillende dichtheden, van laag ( $1\text{ kg/m}^2$ ) tot hoog ( $19\text{ kg/m}^2$ ) met een tussenstap van  $2\text{ kg/m}^2$ , in kooitjes zijn geplaatst. Dit gebeurde op een locatie die alleen bij extreem laag tij droogvalt. De groei en overleving van het mosselzaad is na ca. vier weken gemeten. Dit experiment is gedurende een jaar vijf keer herhaald. Hiermee is onderzocht of we op deze kleine schaal effecten van dichtheid konden meten en wat het effect is van het seizoen waarin uitgezaaid wordt.



De resultaten laten een positief effect zien van temperatuur (seizoen) op de dichtheidsafhankelijke processen. In het algemeen betekent dit dat bij hogere temperaturen de mosselen beter overleven in hogere dichtheden. Alleen bij lage temperatuur (rond 0°C) vonden we een negatief effect van dichtheid op de overleving. Misschien komt dit omdat bij hogere temperaturen de mosselen actiever zijn, waardoor ze elkaar beter weten te vinden. Dit zien we ook terug in de ruimtelijke patronen: bij hogere temperaturen kruipen de mosselen inderdaad meer bij elkaar. Voor de overleving lijkt op deze kleine schaal de facilitatie (elkaar helpen) belangrijker te zijn voor de overleving dan competitie om beschikbaar voedsel.



De conditie van de mosselen was meestal minder bij hogere dichtheden. Uitzondering was de periode met de laagste voedselconcentratie (nov-dec) en de voorplantingsperiode (maart-april).





## EFFECT VAN DICHTHEID OP GROTE SCHAAL

Experimenten worden om praktische redenen vaak op kleine schaal in het lab of in het veld uitgevoerd. De vraag is echter altijd hoe de mechanismen die daarmee ontdekt worden zich op grotere schaal manifesteren. Zeker onder omstandigheden waarbij er veel interactie is met de omgeving, zoals ook op een mosselperceel.

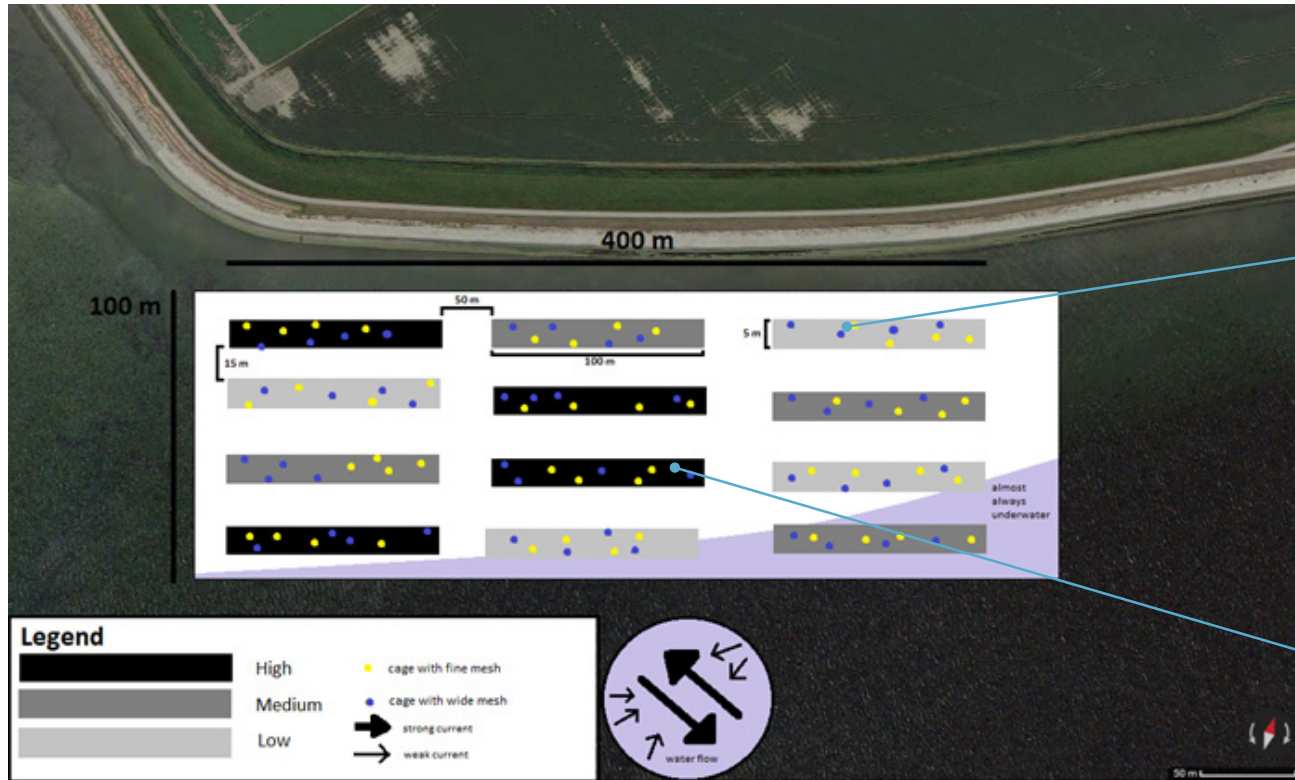
Om die reden is er een groot experiment (met 24.000 kg mosselzaad) uitgezet op een mosselperceel in de Noordtak van de Oosterschelde.

*In de eerste instantie was de bedoeling dat het hele experiment ook bij laag water nog onder water zou blijven staan. Door een logistieke fout zijn echter de voorste banen droogvallend. Met als resultaat dat vogels zich te goed deden aan deze mosselen (alleen buiten de kooien, want in de kooien komen ze niet). De andere banen zijn wel goed terecht gekomen en vallen deels alleen met extreem laag water droog.*



Predatie wordt gevolgd met behulp van een groot aantal camera's





Mosselen zijn in banen van 100 meter lang en ca. 5 m breed in 3 dichtheden, namelijk laag (2.5 kg/m<sup>2</sup>), midden (5 kg/m<sup>2</sup>) en hoog (7.5 kg/m<sup>2</sup>), neergelegd.

Op elke baan zijn 8 kooien (doorsnede 3 m) geplaatst, per baan 4 kooien met een fijne maas en 4 kooien met een grove maas. De fijne maas zorgt voor minder doorstroming dan de grove maas en beide kooien beschermen tegen predatie. In totaal zijn dus 96 kooien geplaatst.

# RESULTATEN

BOVEN DE 3 KG/M<sup>2</sup> WORDEN DE MOSSELEN EEN MAT, HOE HOGER DE DICHTHHEID HOE DICHTER DE MAT EN HOE MEER LAGEN DE MOSSELEN VORMEN



VERSCHIL IN CON-  
DITIE VAN DE MOS-  
SELEN WERD NIET  
TUSSEN DE BEHAN-  
DELINGEN GEVON-  
DEN, MAAR WEL OP  
DE KLEINE SCHAAL.  
MOSSELEN DIE  
BOVENOP ZATEN  
HADDEN EEN BETE-  
RE CONDITIE DAN  
MOSSELEN DIE ZICH  
ONDEROP IN DE MOS-  
SELLAGEN BEVON-  
DEN

DE DICHTHEID VAN VIJF KILOGRAM PER VIERKANTE  
METER WAS HIER DE OPTIMALE DICHTHEID BINNEN DE  
MOSSELBANEN. BIJ LAGERE DICHTHEIDEN WAS ER  
VEEL VERLIES DOOR WEGSPOELING, BIJ HOGERE DICH-  
HEDEN VORMDEN DE MOSSELEN MEER LAGEN, WAT  
OP TERMIJN, DOOR VOEDSELCOMPETITIE WEER EFFECT  
HEEFT OP DE CONDITIE VAN DE MOSSELEN.

ONDER DE 3 KG/M<sup>2</sup> ORGANI-  
SEREN DE MOSSELEN ZICH IN  
'KLOMPJES'

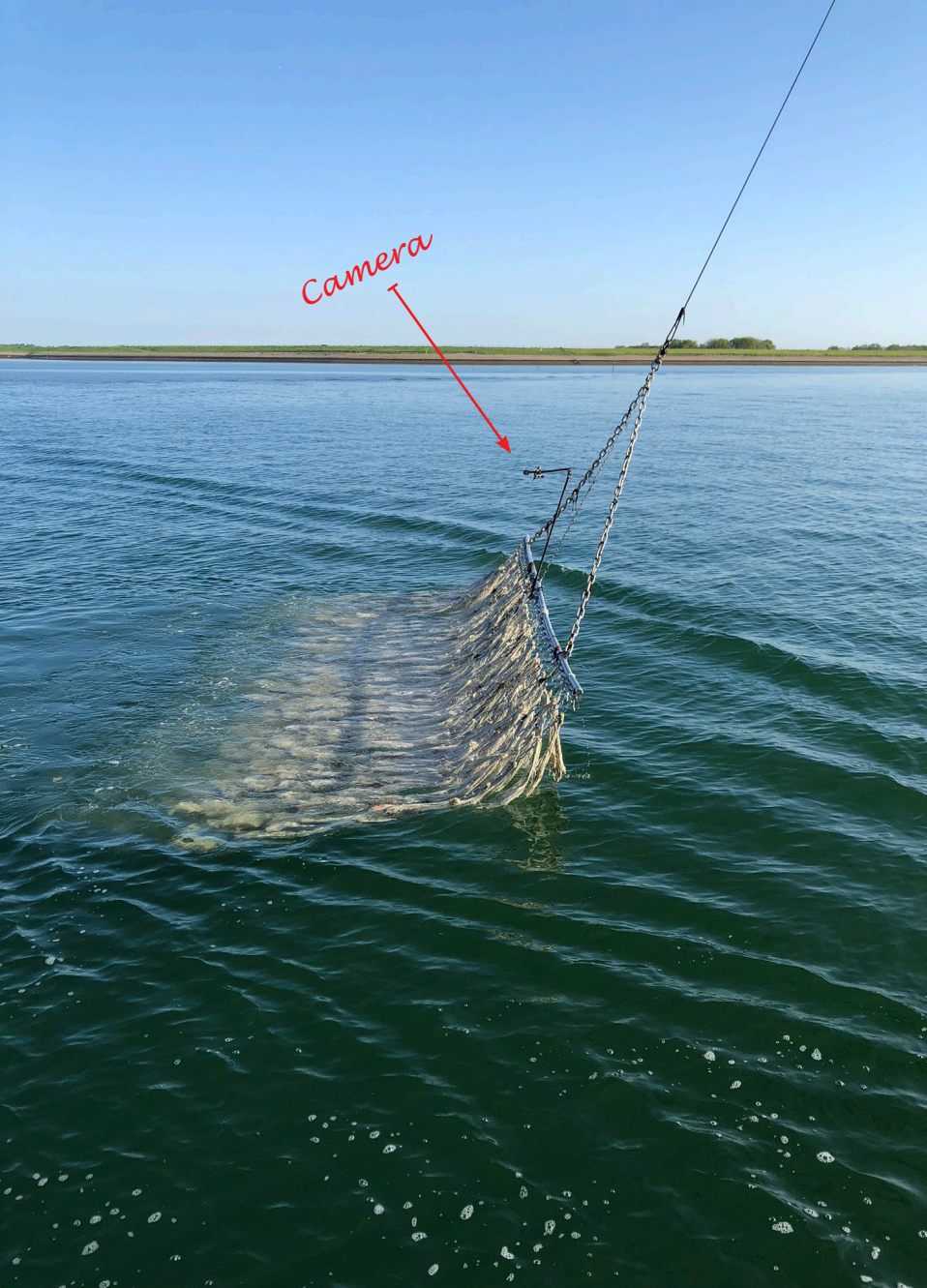


DEZE  
KLOMPJES  
SPOELN  
GEMAKKE-  
LIJK WEG.  
HET VERLIES  
WAS HIER  
DAN OOK HET  
HOOGST.

*Helaas is door een stormachtig voorjaar -  
het grootste gedeelte van het experiment  
(en de mosselen) weggespoeld. Waardoor  
het experiment vroegtijdig afliep en er  
alleen over de winter gemeten is.*

# Vistuigen





## ZEESTERRENDWEIL

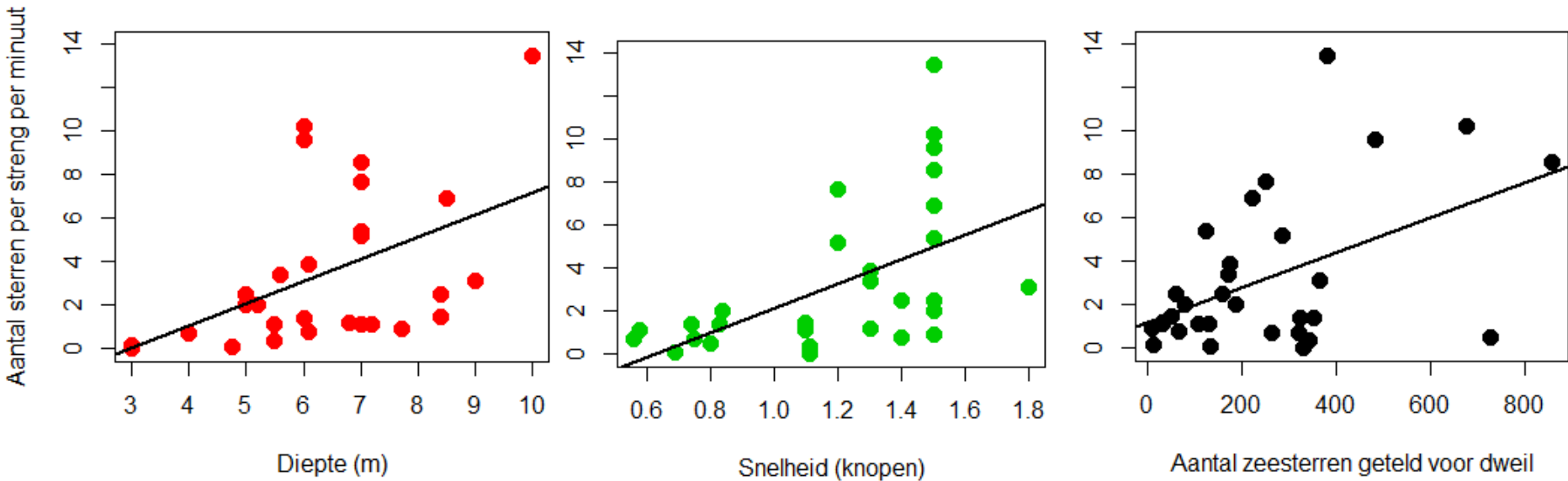
De zeesterrendweil wordt gebruikt om predatie door zeesterren (*Asterias rubens*) op de mosselen tegen te gegaan. Dit blijkt een goede en bruikbare methode. Maar zou het gebruik van de zeesterrendweil nog efficiënter kunnen? Met deze vraag is er onderzoek uitgevoerd.

Met een onderwatercamera zijn opnames gemaakt en hiermee is de vangstefficiëntie van de zeesterrendweil onder zo veel mogelijk omstandigheden berekend. Er zijn 31 verschillende slepen over heel de Oosterschelde opgenomen en geanalyseerd. De resultaten zijn erg divers en op basis van deze data is het nog lastig aanbevelingen te doen.

Als er bekeken wordt hoeveel zeesterren er per tijdseenheid gevangen worden door de dweil, zijn een aantal parameters significant. Dat is de snelheid tijdens het vissen, de hoeveelheid zeesterren op het perceel en de diepte. Al deze parameters laten een positief verband zien met het aantal gevangen zeesterren.

Vissen bij een hogere snelheid zorgde niet voor een hogere vangstefficiëntie (d.w.z. het werkelijk aantal zeesterren ten opzichte van de hoeveelheid op het perceel), maar door sneller te varen werd per tijdseenheid meer oppervlakte bestreken.

*De hoeveelheid draad, de snelheid en het aantal zeesterren voor de dweil laten een positieve relatie zien met de hoeveelheid gevangen zeesterren.*

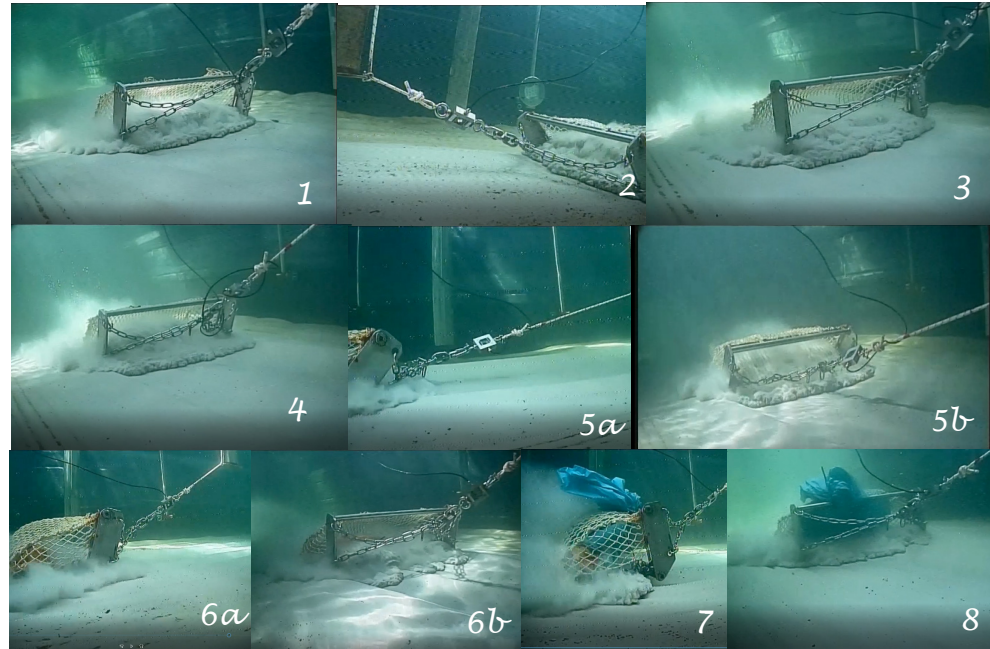


*Beelden van de zeesterrendweil zijn te zien op: <https://tinyurl.com/s8rdews>  
Wat opvalt is dat de stang vaak dwars tussen de mosselen op het perceel heenrammelt.  
We weten niet of de mosselen hier ook last van hebben.*

# MOSSELKOR

Over het functioneren van een mosselkor tijdens het vissen bestaan verschillende meningen. Hoe functioneert een volle of lege kor, wanneer moet je veel of weinig draad geven en hoe vist het nog effectief? Dit is lastig in het veld te meten. Daarom zijn er op 2 juni 2017 testen uitgevoerd met een schaalmodel van een mosselboxkor (1:4) in het VIC\* te Stellendam. Hier bevindt zich een betonnen bak van 50 meter lang met zandbodem, waar de mosselkor doorheengetrokken kan worden. Hierbij kan de trekkracht en treksnelheid per sleep ingesteld worden en er zijn 4 camera's die de gehele sleep filmen.

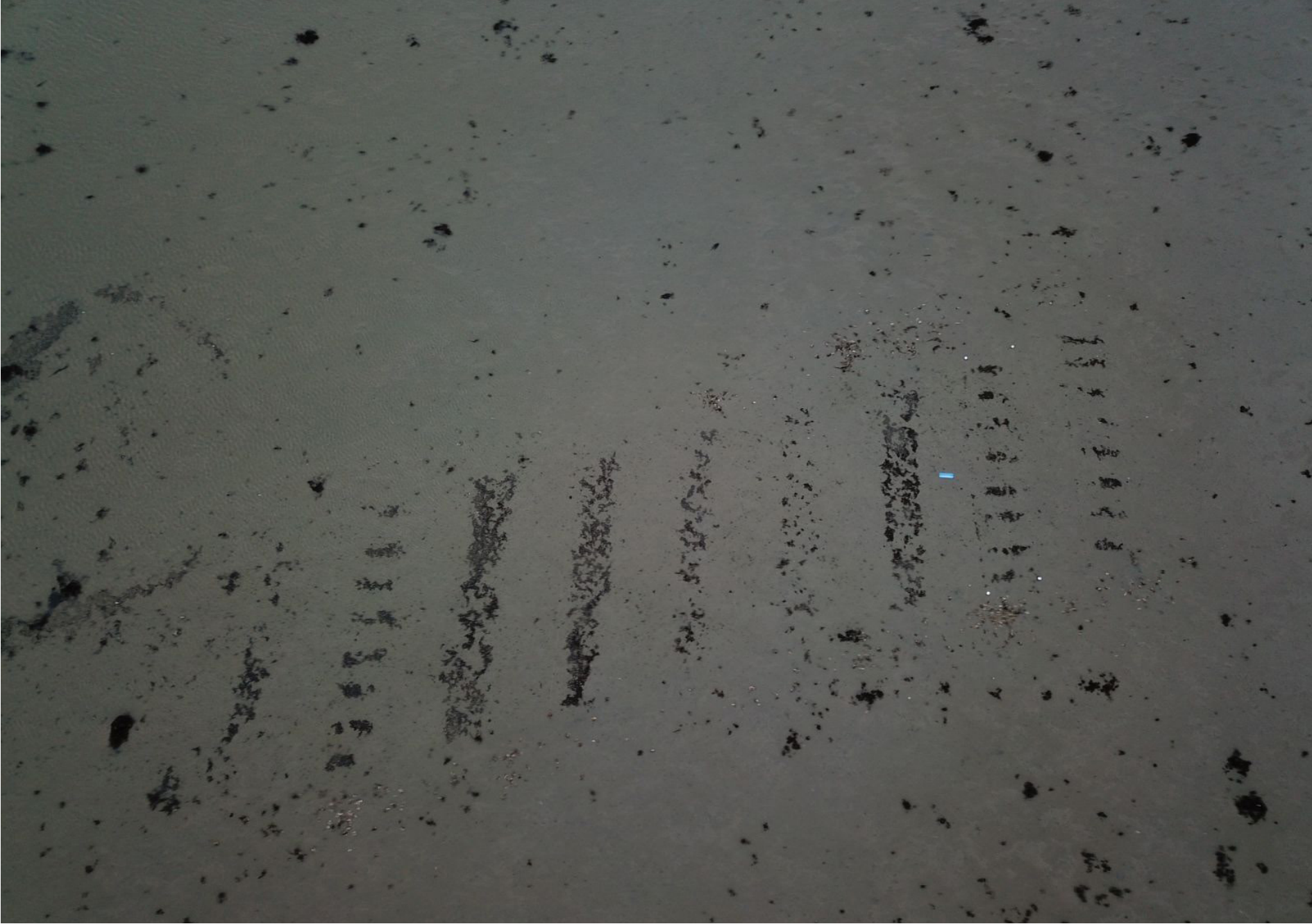
In totaal zijn hier 8 verschillende instellingen getest.



- 1 - Trekkraft: 18kg, sleepsnelheid 2.5 mijl, boxkor: leeg
- 2 - Trekkraft: 22kg, sleepsnelheid 2.5 mijl, boxkor: leeg, 1 schalm doorgehaald
- 3 - Trekkraft: 23kg, sleepsnelheid 3 mijl, boxkor: leeg
- 4 - Trekkraft : 29kg, sleepsnelheid: 2,5 mijl, boxkor: leeg. 30cm extra visdraad
- 5 - Trekkraft: 34kg, sleepsnelheid: 2.5 mijl, boxkor: leeg, trekpunt 30cm laten zakken
- 6 - Trekkraft: 32kg, sleepsnelheid 2.5 mijl, boxkor: gevuld met 15kg (gelijk aan 960kg), trekpunt 40cm verhoogt
- 7 - Trekkraft: 29kg, sleepsnelheid 2.5 mijl, boxkor: gevuld met 15kg stenen en vulling (weerstand) met plasticzak (gelijk aan 960kg)
- 8 - Trekkraft: 29kg, sleepsnelheid 2.5 mijl, boxkor: gevuld met 15kg stenen en vulling (weerstand) met plasticzak (gelijk aan 960kg), 30 cm meer visdraad dan bij 7.

TE ZIEN IS DAT BIJ MEER VISDRAAD OF EEN LAGER TREKPUNT DE BOXKOR IETS NAAR VOREN KIEPT (4 EN 5) EN ALS DE KOR ZICH VULT (7) DEZE LOS KOMT VAN DE BODEM. DIT BETEKENT DAT ALS DE BOXKOR ZICH VULT ER MEER DRAAD GEVIERD MOEST WORDEN OM BODEMCONTACT TE BLIJVEN HOUDEN.

\*<https://visserij-innovatiecentrum.nl/>





Zeesterren zijn zeer effectieve predatoren van mosselen. Een groep zeesterren kan op termijn een mosselbank of mosselperceel consumeren.

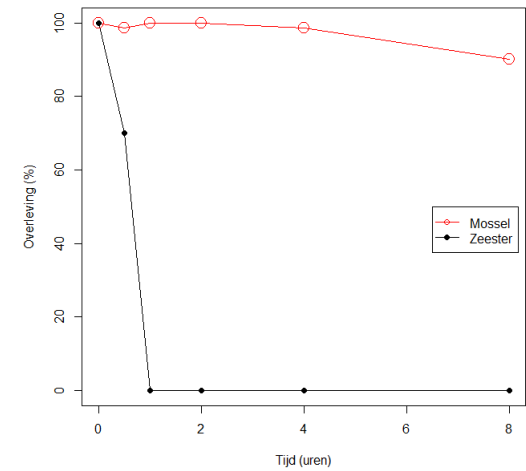
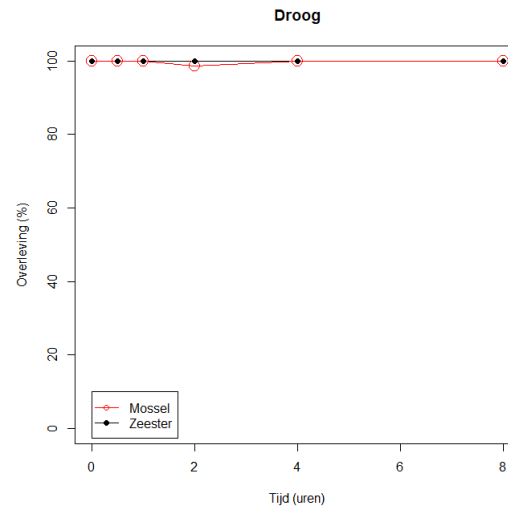
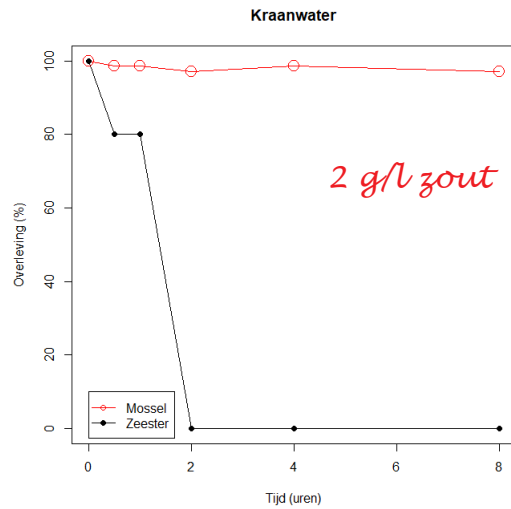
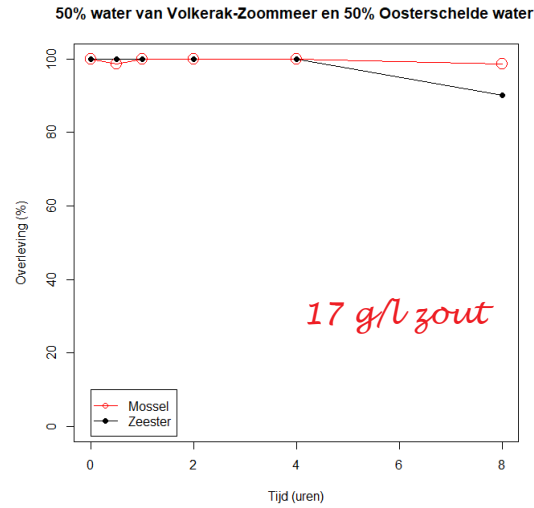
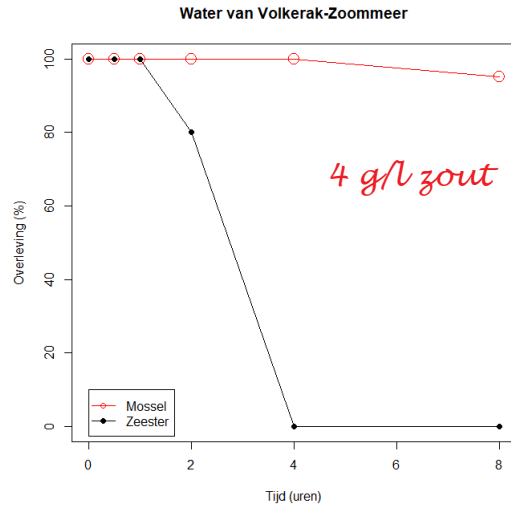
Mosselkwekers proberen daarom de mosselen tegen de zeester te beschermen. Een van de meest gebruikte maatregelen (naast de dweil) is het verzoeten. Hierbij worden in een ruim mosselen en zeesterren onder zoet water gezet. Zoet water (vaak afkomstig uit IJsselmeer of Volkerak) heeft minder effect op mosselen (die sluiten hun schelp), dan op zeesterren die geen schelp hebben. Zeesterren overleven blootstelling aan zoet water dus minder goed. Andere methodes zijn bestrooien met zout en droog laten liggen in het ruim

## BESTRIJDING VAN ZEESTERREN



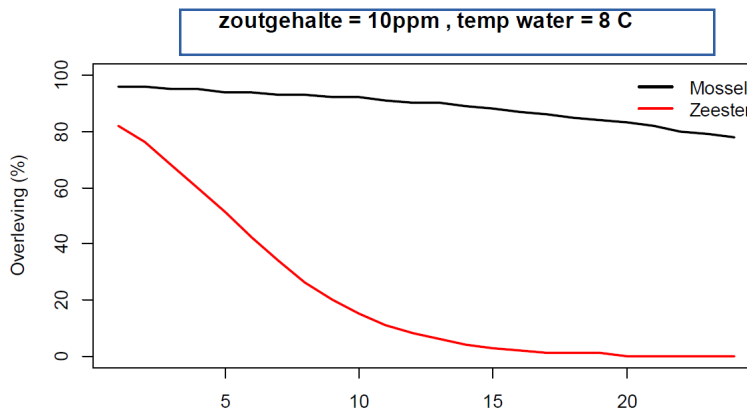
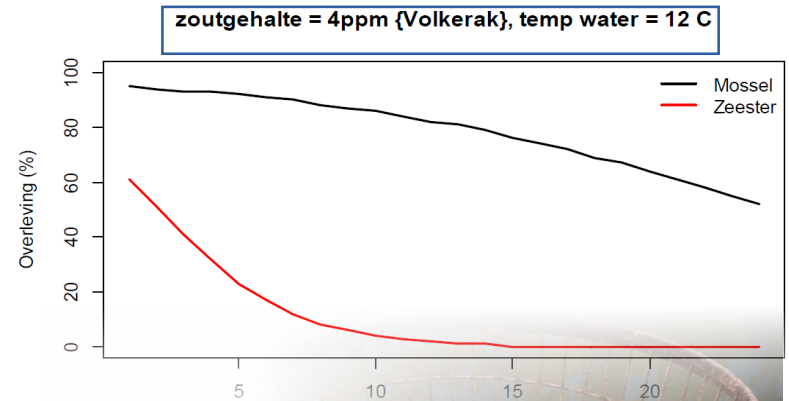
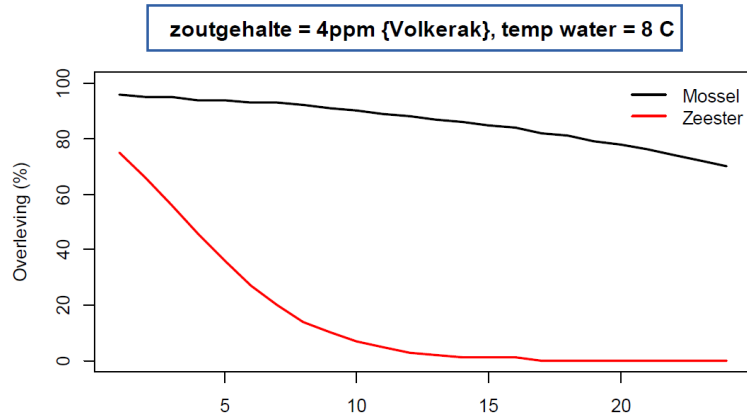
Overleving van zeesterren en overleving van mosselen is getest door beiden verschillende behandelingen over verschillende periodes te geven. Daarna zijn ze weer (voor 24 uur) in stromend zout water gebracht, waarna de overleving is vastgesteld.

Voor deze proef zijn **MZI mosselen** gebruikt: direct van de lijnen



## ONDER ZOET WATER ZETTEN VAN MOSSELEN EN ZEESTERREN

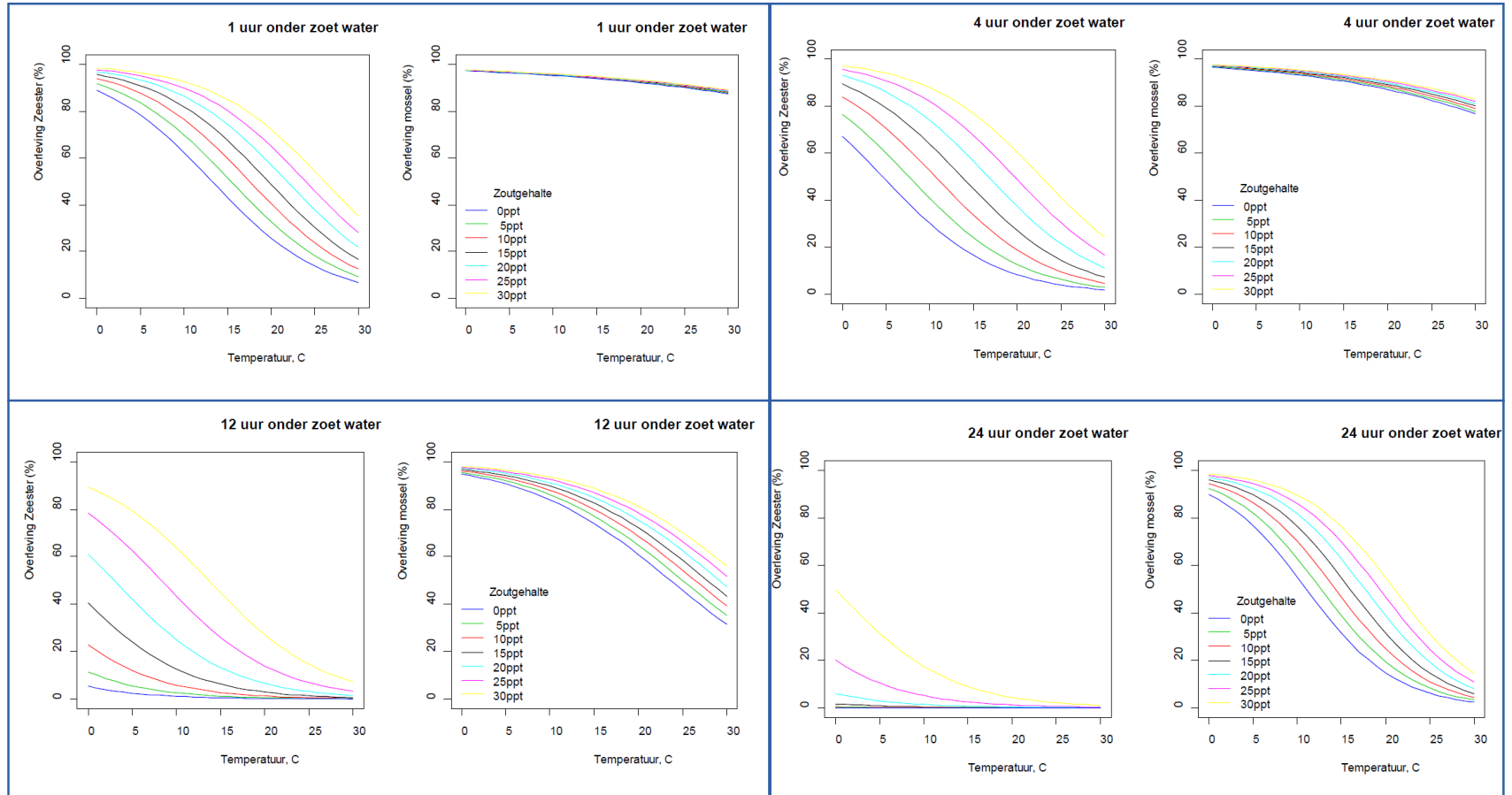
Er zijn verschillende experimenten uitgevoerd naar de optimale tijd om mosselen en zeesterren onder zoet water te zetten. Hierbij is gekeken naar temperatuur, grootte van de mosselen en tijd van het jaar. Uit al deze resultaten blijkt dat in feb-mei (voorplantingsperiode) mosselen heel gevoelig zijn en dat daardoor de overleving van de mosselen ook lager is. In andere periodes van het jaar zijn mosselen nauwelijks gevoelig voor lang onder zoet water staan. Hieronder resultaten met zeesterren en **consumptiemosselen** uit de periode feb-mei.



Tijd onder zoet water (uren)



Voor overleving van zeesterren met **halfwasmosselen** in het voorjaar is een model gemaakt



*Overleving van mosselen en zeesterren is 24 uur na blootstelling gemeten. Soms zagen mosselen en zeesterren er direct uit het zoete water nog redelijk uit, maar bleek dat ze het de dag erna niet overleefd hadden.*

## VERSTIKKING VAN MOSSELEN DOOR BROKKELSTERREN

De laatste jaren veroorzaken grote aantallen brokkelsterren (*Ophiothrix fragilis*) schade aan de mosselen. Dit is voornamelijk op enkele percelen vlakbij de Oosterscheldekering. De brokkelsterren kruipen op de mosselen, waardoor deze verstikken. Er is onderzocht of er een methode ontwikkeld kan worden die brokkelsterren kan verwijderen zonder dat dit negatieve invloed heeft op de kwaliteit van de mosselen en op de waterkwaliteit.

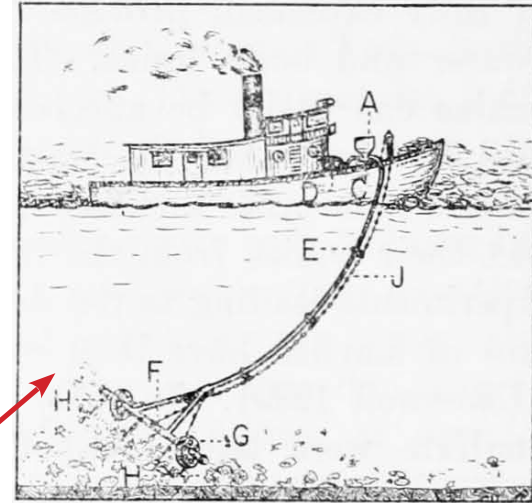
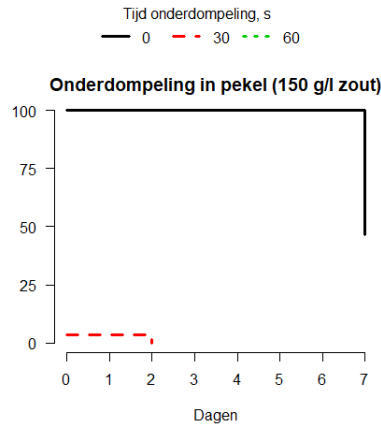
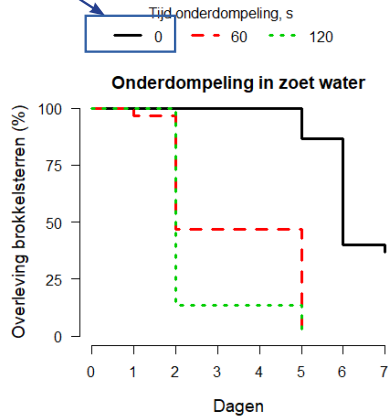
Er is een labexperiment uitgevoerd waarbij mosselen en brokkelsterren aan dezelfde behandeling zijn blootgesteld. Na blootstelling zijn ze weer in zeewater geplaatst en is de overleving van mosselen en brokkelsterren hierna nog zeven dagen gemeten.

Bij alle geteste behandelingen (te zien in de figuren op de volgende pagina) was de overleving van de mosselen rond de 100%, behalve bij de besproeiing met azijn, daar was de overleving van de mosselen bij de hoogste dosis maar 15%.

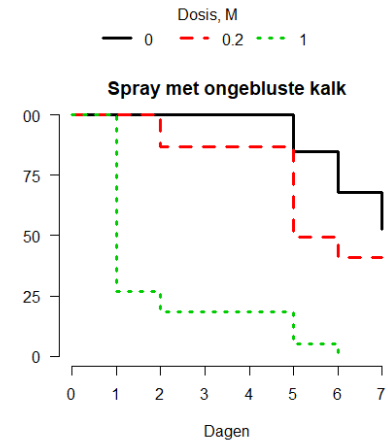
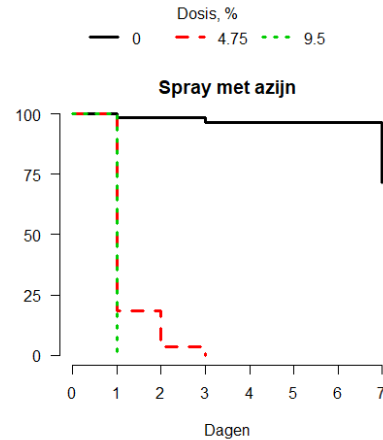
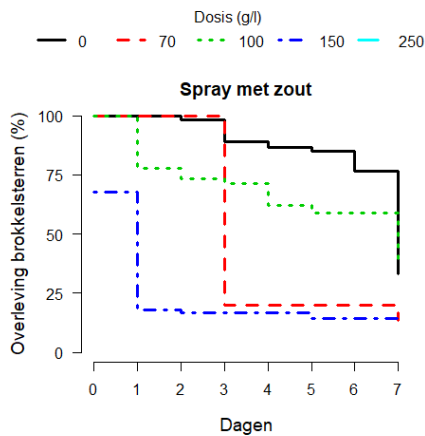
Onderdompeling met zout water (5x zo zout als zeewater) blijkt het meest effectief in het bestrijden van de brokkelster. Ook onderdompeling in zoet water werkt goed. Dit moet echter aan boord gebeuren. Sprayen (wat eventueel onder water uitgevoerd kan worden) is het meest effectief met azijn, maar daar kunnen de mosselen ook niet goed tegen. Ongebluste kalk werkt ook goed, vooral in een wat hogere concentratie. Sproeien met ongebluste kalk is in de VS jarenlang gebruikt om zeesterren op oesterpercelen te bestrijden.



CONTROLE



*In de jaren veertig van de twintigste eeuw werden oesterpercelen in de VS onderwater besproeid met ongebluste kalk om zeesterren te bestrijden.*



## DIGITAAL DATA OPSLAAN - [PROFMOS.NL](https://www.profmos.nl)

Iedere kweker houdt een logboek bij met wat er op de percelen gebeurt en wat de groei en overleving van de mosselen is. Soms met pen en papier en soms digitaal.

Bijna alles kan tegenwoordig online en met de smartphone. Dat geldt ook voor het logboek. Er is daarom een digitaal dataplatform ontwikkeld, waarbij iedere kweker en/of bedrijf in een eigen afgeschermd omgeving relevante data veilig in kan voeren, op kan slaan en in kan zien.

Dit platform bestaat uit een website waarin een overzicht per periode of per perceel weergegeven kan worden. Ook is er een blokje beheer waarin schepen, gebruikers, percelen en vakken toegevoegd kunnen worden. Zo kunnen bedrijven met meerdere schepen meerdere kwekers gegevens laten invoeren en inzien. Het invoeren van kweekgegevens zoals vissen, verzaaien of het leveren aan de veiling gaat met behulp van een app voor de smartphone. Maar ook handelingen zoals het verzoeten tegen zeesterren of het nemen van een monster kan ingevoerd worden. Dit kan al direct tijdens het vissen.

The screenshot shows the PROFMOS web application interface. On the left is a dark blue sidebar with navigation options: OVERZICHT, Per periode, Huidige partijen, BEHEER, Schepen, Gebruikers, Percelen, and Vakken. The main content area is divided into two sections for 'Perceel Archipel 140' and 'Perceel Archipel 141'. Each section contains data for different 'Vak' (plots) with columns for 'GEZAAID' and 'GEOOGST'.

Perceel	Vak	Datum	GEZAAID	GEOOGST
Perceel Archipel 140	Vak boven	21 november 2019	85 mTon	- mTon
			97 Bustal	- Bustal
	Vak onder	19 oktober 2018	10 mTon	- mTon
			5 Bustal	- Bustal
	Vak precies groot genoeg	26 oktober 2018	5 mTon	- mTon
			56 Bustal	- Bustal
Perceel Archipel 141	Vak test	16 november 2018	5 mTon	- mTon
			55 Bustal	- Bustal
	Vak overig	19 oktober 2018	105 mTon	20 mTon
			10 Bustal	15 Bustal

Om te zorgen dat de tekst voor de gebruikers relevant is en de knoppen intuïtief, is elk stapje afgestemd met een groepje mosselkwekers. Het proces bleek best een uitdaging, omdat elke kweker zijn eigen logica en terminologie bezigt.

*Naar verwachting zal de ontwikkeling van het digitaal platform en app in 2020 afgerond worden.*





# Conclusie

Sterk afhankelijk van de natuurlijke omgeving waarin de mosselkweek plaatsvindt doorlopen de mosselen op de percelen de mosselkweekcyclus, die bestaat uit de **oogst van het zaad**, het **zaaien**, **onderhoud en uitgroei** op de percelen en de **oogst**.

## OOGST VAN HET ZAAD

De traditionele manier om aan het uitgangsmateriaal (moselzaad) van de mosselkweek te komen, bestaat uit het vissen van natuurlijke moselzaadbanken. Deels vindt deze activiteit nog plaats in de sublitorale (altijd onder water) delen van de Waddenzee en sporadisch in de Zeeuwse Delta. Sinds een tiental jaar is er een sterke toename in het aandeel moselzaad afkomstig van moselzaadinvanginstallaties (MZI's).

Hiermee worden mossellarven die vrij in het water zweven ingevangen. Uit larventelling blijkt dat de larven massaal voorkomen in het water als de watertemperatuur aan het oppervlak tot boven 9°C stijgt. Na deze piek van larven vonden we de eerste broedval op het substraat na 5-6 weken in de Waddenzee en na 5-8 weken in de Oosterschelde. De piek in broedval op het substraat vond in de meeste gevallen 6,5-7,5 weken na de piek in larven plaats.



Het project 'INNOvatie en Rendementsverbetering mossel PROductie (INNOPRO)' had tot doel mogelijkheden voor rendementsverbetering in de kweek van mosselen in de bodemcultuur inzichtelijk te maken. In het projectvoorstel is afgesproken dat het resultaat van het project bestaat uit rapportages over de onderzoeksresultaten, de inzichten die deze opleveren over het kweekrendement en de factoren die hierop van invloed zijn. Op basis daarvan kan de mosselkweker nagaan welke kweektechnische maatregelen kunnen worden toegepast om het kweekrendement te verbeteren. Er zal hiervoor ook een gebruiksvriendelijk simulatiemodel ontwikkeld worden.

## ZAAIEN

De geoogste of geviste mosselen worden uitgezaaid op de mosselpercelen. De dichtheid (aantal mosselen per oppervlakte) waarin de mosselen uitgezaaid worden heeft effect op de verdere groei en overleving van de mosselen. Na het zaaien kruipen de mosselen actief naar elkaar toe en vormen patronen die ervoor zorgen dat de mosselen beter overleven. Bij te lage dichtheden zijn de mosselen daarom kwetsbaarder voor wegspoeling door stroming of golven en worden een gemakkelijker prooi. Als er grover substraat aanwezig is, zoals lege schelpen hechten de mosselen zich daar aan. Deze schelpen fungeren als ankertjes en zorgen ervoor dat de mosselen minder snel wegspoelen. De voedselbeschikbaarheid op een locatie bepaalt hoeveel groei er op een perceel gerealiseerd kan worden. Doordat mosselen naar elkaar toe kruipen neemt echter ook de mosseldichtheid toe. Hierdoor gaan de mosselen elkaar meer concurreren. Het is voor de kweek dus zaak om de optimale dichtheid te vinden. Zowel op perceelschaal, waarbij geldt dat een lage dichtheid vaak betere groei en overleving genereert (Capelle, 2017). Maar ook voor de kleinere (vierkante meter) schaal waar dun zaaien juist tot meer verlies leidt en dikker zaaien tot minder groei en overleving. Na zaaien bevindt zich namelijk op een mosselperceel een mozaïek van plekken met mosselen en plekken zonder mosselen. Op de plekken waar mosselen liggen zijn dichtheden waarbij de mosselen aaneengesloten strengen vormen het meest stabiel, dat begint ongeveer boven de  $3 \text{ kg/m}^2$ .

## OP DE PERCELEN

Elk perceel is uniek met betrekking tot de grondslag, stroming, diepte, etc. Ruimtelijk patronen in de groei van mosselen laten een aantal duidelijke gradiënten zien. Zowel in de Oosterschelde als in de Waddenzee zien we dat dichterbij de Noordzee de groei hoger is. We vinden ook een duidelijke gradiënt over een perceelblok: onder Terschelling nam de groei sterk af naarmate we vanaf de Noordzeekant het perceelblok opgaan. Dit wijst op voedseluitputting. In 2019 zagen we dit effect het sterkst, wat erop wijst dat het inkomende Noordzeewater weinig voedsel bevatte. In de Waddenzee neemt de groei ook sterk af richting de Afsluitdijk. Het lijkt erop dat dit voor een belangrijk deel met de voedselkwaliteit te maken heeft. De overleving van de mosselen is ook gemeten, daarbij valt vooral op dat in de Oosterschelde in 2019 een hoge sterfte plaatsvond. De oorzaak hiervan is waarschijnlijk een combinatie van op-eenvolgende ongunstige factoren. Onderhoud van de mosselen op de percelen vindt onder andere plaats door het verwijderen van soorten die mosselen eten. Dweilen van zeesterren is een effectieve methode, uit het onderzoek leek de vangst per uur hoger te zijn als er iets harder gevaren werd tijdens het dweilen. Het behandelen van mosselen en zeesterren met zoet water is eveneens een effectieve methode waar de mosselen meestal goed mee om kunnen gaan. In het voorjaar, tijdens de voortplanting, waren de mosselen hier echter wel een stuk gevoeliger voor en zou de behandeling zo kort mogelijk moeten duren om mosselsterfte te voorkomen. Omdat de kwaliteit van de percelen verschilt, worden mosselen vaak tussen percelen verplaatst. We vonden hierbij dat mosselen zich erg snel aanpassen aan een nieuwe omgeving. Er is tevens een tool beschikbaar waarmee het effect van het verplaatsen van mosselen op groei en rendement gesimuleerd kan worden.

## OOGST

Het vissen van mosselen gebeurt met een mosselkor. Er is onderzoek uitgevoerd naar de effectiviteit van deze kor. Een gevulde kor functioneerde daarbij anders dan een lege kor en kwam eerder los van de bodem. Er is ook een applicatie ontwikkeld waarin de kweekcyclus op een overzichtelijke manier inzichtelijk gemaakt kan worden.



## HOE VERDER?

Opbouwen van basiskennis over larven en broedval, of groei en overleving van mosselen geeft informatie over het systeem en veranderingen daarbinnen. Deze 'vinger aan de pols' is zeker gezien de toename van extremen in omgevingscondities belangrijk. Sommige van de gevonden patronen zijn met de huidige kennis nog lastig te verklaren. Zoals bijvoorbeeld rondom de sterfte in de Oosterschelde en de hoge variatie in groei in de Waddenzee. Hier is nader onderzoek wenselijk. In het onderzoek is ook kennis opgebouwd die aanknopingspunten biedt voor technische optimalisatie. Hierbij lijkt vooral winst te halen rondom het zaaien van de mosselen en rondom de verschillende vistechieken. De volgende stap is om deze ecologisch/biologisch kennis die opgedaan is in dit project te vertalen naar innovaties in de sector.

## MET DANK AAN

Addy Risseeuw (PO mossel) als initiator en vinger aan de pols in dit project. BRU40 BV en Marinus Padmos die het als aanvrager mogelijk heeft gemaakt om dit project in te kunnen dienen.

De vaste begeleidingsgroep bestaande uit de volgende mosselkwekers: Marinus Padmos, Serge Schot, Jacco van Stee, Johnny Steketee en Jos Steketee. Ook dank voor de input van: Julien Barbe, Kees van Damme, Teun Hoogerheide, Peter Zoetewij en Marnix van Stralen die een of meerdere keren bij de besprekingen aanschoven.

LNV, met Niels van Ultzen, Hans van der Hoek en Bert van der Veen van ms Phoca : Nico Laros, Theo van Malsem en Eelke Sybren Dijkstra en bemanning van ms Asterias; Gert-Jan van Veen en bemanning van ms Luctor en Harry Heidekamp en bemanning van ms Regulus, voor het nemen van de monsters voor larventellingen en groeimonitoring.

Jesse van der Pool, Pim van Dalen en Wouter Suykerbuik van Wageningen Marine Research die een groot deel van het praktisch werk hebben uitgevoerd. Henrice Jansen heeft deze rapportage gereviewd.

De mensen van het NIOZ, waar is meegedacht en input geleverd door Johan van den Koppel, Long Jiang, Karline Soetaert, Lennart van IJzerloo en studenten Jasper ter Veld, Kasper Hlebowicz, Flavia Schlichta en Brenda Cornellissen.

Tony van der Hiele en Niels Wagenaar (ook als student) en de studenten van de HZ: Pim Drenth, Jesse van der Pool, Briar Hunting, Loes de Jong, Tein Krielen, Phiel de Koeijer, Lisa Bakker, Pietro Bortoluzzi, Amelia King, Ruby Chen en Diana Neascu.

Meinard Tiessen, voor de input vanuit Deltares.

Richard Martens (Sparc advies) voor begeleiding en advies met betrekking tot projectmanagement.



# Publicaties INNOPRO

## WETENSCHAPPELIJK

Bertolini, C., Capelle, J. J., Timmermans, K., Bouma, T. J., van de Koppel, J., & Derksen, G. C. H. (2019). Timing it right: Non-consumptive effects on prey recruitment magnify overtime. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 513, 47-54

Bertolini, C., Cornellissen, B., Capelle, J., van de Koppel, J., & Bouma, T. J. (2019). Putting self-organization to the test: labyrinthine patterns as optimal solution for persistence. *Oikos* 128, 1805–1815.

Bertolini, C., Hlebowicz, K., Schlichta, F., Capelle, J. J., van de Koppel, J., & Bouma, T. J. (2019). Are all patterns created equal? Cooperation is more likely in spatially simple habitats. *Marine Ecology*, 00:e12572. <https://doi.org/10.1111/maec.12572>.

Bertolini, C., Capelle, J. J., Ter Veld, J.W.D. van de Koppel, J., & Bouma, T. J. (2020) Understanding scales of density-dependency towards an effective use of resources in mussels aquaculture, submitted.

Capelle, J. J., Leuchter, L., de Wit, M., Hartog, E., & Bouma, T. J. (2019). Creating a window of opportunity for establishing ecosystem engineers by adding substratum: a case study on mussels. *Ecosphere*, 10(4)

Jiang, L., Gerkema, T., Wijsman, J. W., & Soetaert, K. (2019). Comparing physical and biological impacts on seston renewal in a tidal bay with extensive shellfish culture. *Journal of Marine Systems*, 194, 102-110.

## RAPPORTEN

Capelle, J. (2017). Methodeontwikkeling INNOPRO: Gebruik cameratechnieken op sublitorale mosselpercelen : in een case studie naar van effecten meezaaien schelpmateriaal op overleving en verspreiding MZI zaad in de Waddenzee. (IMARES rapport; No. C061/18). IJmuiden: IMARES Wageningen UR.

Wijsman, J.W.M. Dynamic Energy Budget (DEB) model Blue mussels (*Mytilus edulis*): technical report INNOPRO project. (2019) No. C009/19. Wageningen Marine Research

Wijsman, J.W.M. DEMO: Dynamisch EcosysteemModel voor de Oosterschelde. Versie 1.0, Wageningen University & Research rapport C010/20.

Trouwborst R.J. (2019) Meetmethodes ontwikkelen en testen: stroomsnelheid en stromingsrichting. Management of Innovation, Kapelle

Tiessen, M (2020), Afschatten van de verversing van de Oosterschelde met Noordzee water, Deltares, Memo 5 februari 2020

## STUDENTENRAPPORTEN

Catch efficiency of mussel harvest equipment, June 2017 (Pim Drenth & Niels Wagenaar), HZ University of applied sciences

Mussel aggregation and density in relation to mussel performance on patch scale. Juni 2017 (Jesse van der Pool), HZ University of applied sciences

Seasonal variation of condition index and its effect on mussel vitality during freshwater treatment, December 2017 (Briar Hunting), Waterloo University

Mussel density in relation to mussel performance on patch scale. Januari 2018 (Loes de Jong, Rein Krielen & Phiel de Koeijer), HZ University of applied sciences

Understanding mussel aggregation and density and density on patch scale. Mei 2018 (Niels Wagenaar), HZ University of applied sciences

Methods of preventing suffocation of mussel by brittle stars on mussel culture plots in the Eastern Scheldt, Juni 2018 (Lisa Bakker & Pietro Bortoluzzi), HZ University of applied sciences

Use of Salt barriers to reduce brittle star presence on mussel culture plots in the eastern scheldt. December 2018 (Amelia King), Waterloo University

Effects of Substrate Shape on Mussel Self-Organization and Predation in Soft-Substrate Environments, December 2018 (Amelia King), Waterloo University

The effect of *Mytilus edulis* reproduction on the ability to handle stress. BSc final thesis July 2018 (Ruby Chen), Waterloo University

The magnitude and difference of the induced response in blue mussels, *Mytilus edulis*, in relation to dose and different chemical cues, December 2019 (Diana Neascu), Waterloo University

*Publicaties zijn in te zien op: <https://tinyurl.com/tngfeml>*

# Bibliografie

Capelle, J. J. 2017. Production efficiency of mussel bottom culture. Wageningen University, Wageningen.

Capelle, J. J., and M. R. van Stralen. 2019. Invang van mosselzaad aan MZI's; Resultaten 2018. C019/18, Wageningen Marine Research Wageningen UR (University & Research centre), Yerseke.

de Vooy, C. G. N. 1999. Numbers of larvae and primary plantigrades of the mussel *Mytilus edulis* in the western Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 41:189-201.

Loosanoff, V. L., and J. B. Engle. 1942. Use of lime in controlling starfish, US Fish and Wildlife Service.

Pérez Estévez, D. 2011. Incorporación de técnicas de inmunodetección en la monitorización de larvas de mejillón en las aguas costeras gallegas. Universidade de Vigo, Vigo.

Saurel, C., J. K. Petersen, P. J. Wiles, and M. J. Kaiser. 2013. Turbulent mixing limits mussel feeding: direct estimates of feeding rate and vertical diffusivity. *Mar Ecol Prog Ser* 485:105-121.

Sprung, M. 1984. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17:283-293.

Van De Koppel, J., J. C. Gascoigne, G. Theraulaz, M. Rietkerk, W. M. Mooij, and P. M. J. Herman. 2008. Experimental evidence for spatial self-organization and its emergent effects in mussel bed ecosystems. *Science* 322:739-742

van Oostenbrugge, J., N. Steins, A. Mol, S. Smith, and M. Turenhout. 2018. Mosseltransitie en natuurherstel: sociaal-economische draagkracht en ontwikkelingen Nederlandse mosselsector, 2008-2017. Wageningen Economic Research.

Ward, J., P. Beninger, B. MacDonald, and R. Thompson. 1991. Direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. *Marine Biology* 111:287-291.

Wijsman, J. W. M., T. Schellekens, M. Van Stralen, J. J. Capelle, and A. C. Smaal. 2014. Rendement van mosselkweek in de westelijke Waddenzee IMARES Wageningen UR, Yerseke.



