

# Sebramusling (*Dreissena polymorpha*) – en fremmed art med spredningspotensial

Av Markus Lindholm

Markus Lindholm er biolog, PhD og forsker på NIVA.

## Introduksjon

Innsjøer og vassdrag fremstår økologisk som isolerte ”øyer” i landskapet, og har ofte utviklet særegne biologiske samfunn. Dette gjør dem spesielt sårbare for effekter av fremmede introduserte arter, slik vi har sett med krepsepest eller lakseparasitten *Gyrodactylus*. Det kjølige klimaet i Norge har til en viss grad beskyttet vassdragene mot invasive arter. Men flere invertebrater som er under spredning lenger sør i Europa har trolig potensial til å etablere seg også her i landet. Vi snakker om ”dørstokk-arter”, som det er grunn til å være særskilt oppmerksomme på. Kinesisk ullhåndskrabbe, som ble omtalt i forrige nummer av VANN, er en typisk dørstokk-art. En annen er sebramusling (*Dreissena polymorpha*).

## Sebramusling – Kjennetegn

Sebramusling (*Dreissena polymorpha*, også kalt sebramusling) er en 3-5 cm stor ferskvannsmusling, som både i form, utseende og forekomst ligner blåskjell. I likhet med denne produserer foten

byssustråder som gir individene godt feste på fast underlag, og som muliggjør store tettheter på små arealer, ved at de festes i lag på hverandre. Farge og mønstring er ellers variabel, men ofte er brune eller grå striper typiske (Figur 1). I en del tilfeller har arten vært forvekslet med *Dreissena bugensis*, som imidlertid har hatt en noe mer gradvis utbredelsehistorie, men som ellers har svært lik biologi. I det følgende sondres ikke mellom de to artene.

## Bakgrunn, dagens utbredelse

Sebramusling har sin naturlige utbredelse i tilløpselvene til Aralsjøen, Kasperhavet og Svartehavet. Riktignok er fossile sebramuslinger fra Pleistocen funnet også i orådet rundt Østersjøen, men dagens utbredelse har skjedd ved menneskers hjelp. En viktig spredningsvei har trolig vært kanaler mellom Donau og nedbørsfeltene som drenerer til Østersjøen og Nordsjøen, som ble bygget på begynnelsen av 1800-tallet. Arten har etter dette

spredt seg til det meste av Europa. Forekomster av sebramusling i Onega og Ladoga har vært observert gjennom 150 år, og skyldes trolig kanalbygging mot Volga/Kasperhavet. I 1990 ble det påvist store mengder sebramusling i brakkvannet i den østligste delen av Finskebukta, og det antas at denne introduksjonen stammer fra Ladoga (Gollasch & Leppäkoski 1999). En tidligere introduksjon til det samme bassenget på 1930-tallet ble vurdert å stamme fra Peipsisjøen. Ballastvann i lasteskip var sannsynligvis

vektoren som brakte arten fra Svartehavet til The Great Lakes (trolig 1986, kfr McMahon, 1996), der den har hatt en hurtig ekspansjon. Sebramusling finnes nå i de fleste større vannveier på østkysten av USA, i Great Lakes, i Mississippi samt i flere vassdrag i Midtvesten og i California. De årlige utgiftene ble i 2002 estimert til 5 mrdr USD, og var fortrinnsvis knyttet til skader på vannledninger. Tilsvarende problemer har bare unntaksvis vært rapportert fra Europa (bl.a. i et kjøleanlegg i København 1909).



Figur 1. Lag av sebramuslinger på bryggepæle (foto: D. Minchlin, Wikimedia).

Enkelte har spurt seg om de mindre dramatiske effektene i Europa kan henge sammen med at hardt bunnsstrat er mindre utbredt, noe som vanskeliggjør masseforekomster.

I Danmark finnes sebramusling i enkelte mindre vassdrag i Sjælland og på Jylland. I 2006 dukket den imidlertid opp i Knuds Sø, som er del av det betydelig større Gudenåvassdraget. Trolig var småbåt-ferdsel spredningsvektoren i dette tilfellet. Dette kan bety at arten nå kommer til å etablere seg i et større område i Danmark. I Sverige finnes sebramusling i Mälaren, Hjälmareren og i noen mindre innsjøer i Uppland knyttet til de to nevnte bassengene. De eldste rapportene er knyttet til Mälaren, der arten har vært kjent siden 1926. Det har ikke vært rapportert om betydelige negative effekter i Sverige. I Mälaren har bestandene falt sterkt tilbake etter kalde vintre med tykkere isdekke, og arten har bare langsomt maktet å bygge seg opp igjen i årene etter (Josefsson & Andersson 2001).

Arten er så langt ikke påvist i Norge.

## Habitat

Sebramusling har forholdsvis nylig evolvert fra brakkvann, og viser fortsatt fysiologiske tegn på dette (se nedenfor). Den koloniserer innsjøer og elver, men finnes også i brakkvannsområder. Arten vurderes som middels forurensningstolerant. Tabell 1 viser et utvalg grenseverdier for aktuelle relevante miljøfaktorer. Det er særlig verd å merke seg at vannkvaliteten bør være basisk, med et kalsiuminnhold  $>25$  mg/L. Arten er fortrinnsvis knyttet til fastbunn, med substrat av stein og fast fjell, eller med stabil makrofyttvegetasjon. Sebramuslinger har imidlertid også kunnet etablere seg på bløtbunn, der individene sitter sammen og danner store matter av skall. Populasjoner i elver må koloniseres fra oppstrøms kilder, siden de ikke kan bevege seg mot strømetningen. Høye tettheter kan bl.a. oppstå i reservoarer, der strømhastigheten er liten (Busch m.fl., 1995). I innsjøer er tetthetene høyest i sublittoral, på 2 til 6 meters dyp. Bysstrådene gjør

Faktor	verdier og referanse
øvre grense for salinitet	6 ‰ (Karatayev m.fl., 1998)
øvre og nedre temperaturgrense	0-33 °C (Lufarov 1965)
nedre temperaturgrense for reproduksjon*	12-15 °C (Lvova m.fl., 1994)
nedre pH-grense	7,3-7,5 (Burlakova 1998)
nedre kalsiumgrense	25-28 mg l <sup>-1</sup> (Burlakova 1998)
nedre oksygenegrense (ved +20 °C)	1,8-2,4 mg l <sup>-1</sup> (Shkorbatov m.fl., 1994)
nedre magnesiumgrense	0,32 meq/L (Hallstan m.fl., 2009)

\* *Dreissena bugensis* har blitt funnet å kunne reproducere i 9 °C og et enkelt individ har blitt funnet med modne gonader i vann ved +5 °C (Claxton and Mackie, 1998).

Tabell 1. Toleransegrenser for utvalgte abiotiske miljøfaktorer sebramusling (*Dreissena polymorpha*; etter Karatayev m.fl., 2007, og Hallstan m.fl., 2009).

det mulig for sebramusling å holde seg fast og opprettholde filtrering ved strømhastigheter opp mot 2 m/sek. Denne evnen er også årsak til at arten kan slå seg ned i rør og vannanlegg med hurtigstrømmende vann.

### Livshistorie og spredningsbiologi

Sebramuslingen reproducerer konsentrert på forsommeren, men under gunstige forhold kan det legges inn flere reproduksjonsperioder i løpet av året (Nichols, 1996). De opp mot 1 mill. eggene gir opphav til 0,1-1 mm lange pelagiske larver, som også er aktive svømmere. Hos hannene kan gonadene før gyting utgjøre mer enn 30 % av kroppsvekten (Sprung, 1991). Den pelagiske larvefasen, som ellers er uvanlig blant ferskvannsmuslinger, gir arten et høyere spredningspotensial enn de fleste konkurrerende artene. Høy reproduksjonsevne, rask populasjonsvekst og episodiske masseforekomster har preget mange av populasjonene i de invaderte områdene. Den frittstående fasen varer ofte bare 3-4 uker, men kan også opprettholdes i inntil  $\frac{3}{4}$  år, før de slår seg ned på fast substrat. Den potensielt forlengete pelagiske fasen favoriserer spredningen ytterligere og har trolig vært medvirkende til den hurtige forflytningen som har vært observert i Østersjøen. Juvenile individer kan i tillegg benytte byssustrådene til å skaffe seg oppdrift, og slik forlenge spredningsperioden også etter at den bentiske fasen har begynt. Egnet substrat i den bentiske fasen kan være fast fjell, stein, trestokker, bøyer, båtskrog, brygge-

pæler, men også vannplanter eller dyr, særlig skalldyr (figur 3). Det kan slik oppstå svært høye tettheter, der nye individer fester seg til skallet på allerede eksisterende, og det har vært målt inntil 0,3 m tykke matter av sebramusling.

### Spredningsveier

Spredning av sebramusling skjer på to ulike måter: enten i den pelagiske larvefasen, eller fastsittende gjennom passiv transport på tømmer, båtskrog eller annet. Ved høy luftfuktighet og lav temperatur kan sebramusling overleve flere uker på land (Payne 1992). Ved punktvis undersøkelser av småbåter som ble transportert til California fant Landbrukdepartementets trafikkstasjoner sebramusling i 19 tilfeller, fortrinnsvis i båtsprekker eller i påhengsmotoren. Tauverk og fiskeutstyr er også potensielle vektorer som forklarer at arten er etablert i en lang rekke innsjøer og vassdrag som er uten kontakt med de opprinnelige vassdragene i det nordøstre USA. I den kortvarige larvefasen på forsommeren er arten mobil og aktivt svømmende, og kan da også bli transportert ved hjelp av ballastvann, eller føres til nye leveområder med vannstrømmer.

### Effekter på naturmiljøet

Effekter av sebramuslinger på økosystemet er ofte komplekse, og dataene peker i ulike retninger. Flere studier har undersøkt effektene av artens filtreringsevne på pelagiske forhold og fyttoplanktonsammensetning (Nadaffi, Pettersson & Eklöv, 2010). Andre studier har fokusert på habitatendringer i littoral, knyttet til

masseoppkomst og høye tettheter av skallbanker.

Sebramuslingers filtreringsrate varierer betydelig, blant annet i forhold til størrelse, alder, vanntemperatur og sesjonets sammensetning. Karatayev m.fl. (2007) oppgir filtreringsraten til å variere mellom 20 og 120 ml/time, som gir en estimert døgnrate på mellom 1 og 10 liter. Sebramuslinger kan filtrere partikler langs et bredt størrelsesspektrum, fra 0,4 til 700  $\mu\text{m}$  (Karatayev m.fl., 2007), og det er også rapportert at arten kan utnytte DOC direkte (Roditi m.fl., 2001). Weber, Smit og Collombon (2010) oppgir at *Dreissena* filtrerer både bakterier, cyanobakterier, små partikler av detritus og fytoplankton, men at de foretrekker partikler i størrelsesorden 15 til 40  $\mu\text{m}$ . Filtreringseffektiviteten er betydelig lavere på mindre partikler (Nadaffi 2007).

Filtreringsraten tiltar hurtig fra +5 til +10 °C, men flater deretter ut, og hemmes tilsynelatende ved temperaturer over +20 °C. Arten er klart selektiv i fødevalg, og foretrekker visse typer fytoplankton, særlig diatomeer og grønnalger. Ordinært kan den ikke overleve på blågrønnalger, men partikler som mikrozooplankton, humuspartikler og bakterier kan ellers gi fødegrunnlag, og arten har vist seg robust overfor algetoksiner, noe som sannsynligvis også gir den et konkurransefortrinn i innsjøer med episodisk høye forekomster av blågrønnalger. Den høye filtreringskapasiteten har flere ganger vært angitt som årsak til økt siktedyp i innsjøer med introduserte populasjoner av sebramusling. I Lake Eire ble siktedypet doblet de

første årene etter at arten hadde etablert seg i innsjøen, og fytoplanktonbiomasse og klorofyll a-mengde ble redusert med 80-90 % (Holland 1993). Lignende effekter er observert både andre steder.

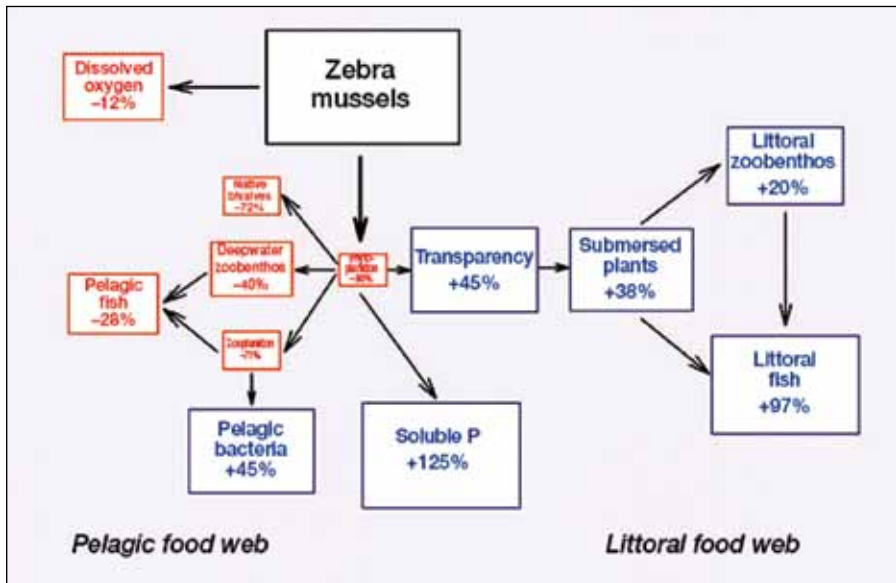
Få muslinger filtrerer partikler < 3  $\mu\text{m}$ , noe som i kombinasjon med høy filtreringsrate og stort reproduksjonspotensial gjør sebramusling til en konkurransesterk art. I USA har sebramusling lokalt ført til reduserte tettheter av flere stedegne muslingarter, både gjennom høy filtreringsrate og ved at høye tettheter har tildekket og overgrodd opprinnelige muslingkolonier.

Den høye filtreringsevnen har også gjort at sebramusling i mange sjøer har forårsaket betydelige endringer i innsjøens energiomsetning, med redusert pelagisk primærproduksjon og klorofyllmengde, og økt bentisk makrofyttvegetasjon. I mange innsjøer finnes to ulike, men potensielt stabile likevektstilstander, også ved samme innhold av næringssalter: En klarvannsfase dominert av høyere planter, og en fase med redusert siktedyp og tilsvarende lite makrofytter, men med forhøyede konsentrasjoner av fytoplankton, gjerne også blågrønnalger. Sebramusling har flere steder bidratt til å skyve innsjøen over mot en klarvannsfase (Strayer, 2009; van der Velde, Rajagopal & bij de Vaate 2010), noe som er ansett som gunstig for mange eutrofieringsutsatte innsjøer. Noen steder har dette ført til redusert diversitet blant vannfiltrerende organismer (andre muslingarter og zooplankton, kfr Ricciardi m.fl., 1998), men det har også bidratt til økt sedimentasjon av partikulært detritus,

bedre lysforhold, økt oksygeninnhold i dypere vannlag, og også økt bentisk diversitet (Burlakova 1995; Horvath m.fl., 1999).

Karatayev m.fl. (2007) oppgir at bio-massen av stedeagne bentiske invertebrater er større i tette kolonier av sebramusling enn på omkringliggende arealer. Det er imidlertid sjeldent at undersøkelser analyserer effekter på hele innsjøen, og de få undersøkelser som inkluderer større andeler av økosystemet indikerer at artstallet bunndyr i innsjøen heller gikk ned (Strayer, 2009). Store banker av

døde skall på bunnen har forårsaket endringer i bunndyrsamfunnet, og endringer i forholdet littoral/pelagial-produksjonen har trolig effekter på høyere trofiske nivåer, og kan utløse endringer også i fiskesamfunnet. Den finnes heller ikke studier som fanger opp langtids-effekter av den nye arten på innsjøens biodiversitet eller produksjon. Ifølge andre rapporter har arten ført til negative effekter for økosystem-tjeneste-funksjoner. Slik førte blant annet store mengder sebramusling i Seneca River, New York, til redusert oksygenkonsentrasjoner, noe



Figur 2. Noen effekter av sebramusling på det akvatiske økosystemet i Hudson River. Arealet av de ulike boksene er proporsjonalt med endringene som fulgte etter etableringen av *Dreissena polymorpha*. Blå bokser viser økning, røde bokser viser reduksjon. Responsen hos vannplanter ("submersed plants") er basert på netto primærproduksjon, og responsen hos fisk er basert på endringen i populasjonsstørrelse for yngel. Øvrige variabler gjelder biomasse. For zoobenthos er ikke bløtdyr tatt med. P = fosfor (fra Strayer, 2009).

som gjorde at vassdraget ikke kunne tjene som resipient for et planlagt renseanlegg (Strayer, *ibid*).

Figur 2 viser noen endringer i Hudson River etter invasjon av sebramusling. I dette vassdraget førte arten til økt innhold av løst fosfor, reduserte oksygenkonsentrasjoner og redusert pelagisk produksjon. På den annen side økte biomassen av bunndyr, makrofytter og littoral fisk, og siktedypet økte.

Endringene i den ca 100 ha store Fårup Sø i Vejle (Danmark) viste noen av de samme endringene. Innsjøen var på 1970- og -80-tallet sterkt eutrofiert, med lavt siktedyp og algeoppblomstring om sommeren, med hyppig forekomst av giftdannende blågrønnalger. Utviklingen ble ansett som negativ for innsjøen, som tidligere hadde vært del av et attraktivt rekreasjonsområde. Etter 1993 skjedde det imidlertid en uventet forbedring, etter alt å dømme forårsaket av oppkomsten av sebramusling. Blågrønnalgene uteble, siktedypet økte og makrofyttene fikk tilbake sin tidligere dominans. Bedret lystilgang økte maksdypet for bunnvegetasjonen, noe som ga en positiv feedback fordi denne også utgjør et egnet substrat for sebramuslinger. – Vejle kommune utredet i år 2000 effekten av sebramuslingene, og kom til at introduksjonen måtte vurderes som positiv for innsjøen. Selv om sebramusling ikke nyttiggjør seg blågrønnalger hadde innsjøen en populasjon av *Dreissena* på nærmere 1,3 mrd individer, noe som betyr at hele innsjøens vannvolum ble filtrert annenhver dag, der mye blågrønnalger trolig ble skilt ut og sedimentert som pseudo-

faeces. Siktedypet økte fra 1,4 til 2,3 meter, punktvis opp mot 6 meter. Eksempelet illustrerer artens potensielle evne til å omstrukturere energiomsetningen i innsjøer, med forsterket kobling fra pelagiske til bentiske subsystemer. På lignende måte har introduksjonen til de nordøstre områdene av Mälaren trolig bidratt til å motvirke effektene av økt eutrofiering, som ellers er godt dokumentert for disse bassengene (Hallstan m.fl., 2009).

Det finnes også studier som antyder at sebramusling kan ha en gunstig effekt på fiskeproduksjonen. I innsjøen Erken nord for Stockholm viste Nadaffi m.fl. (2010) at vekstraten hos abbor i ulike deler av innsjøen var positivt korrelert med tettheten av sebramusling. Også flere fuglearter ser ut til å kunne dra nytte av sebramusling, bl.a. sothøner og dykkeender, som beiter på de tette muslingkoloniene. Nyere rapporter om hekkende og overvintrende ærfugl i Sveits (Züricher See), som er muslingspesialister, vurderes som assosiert med økt fødetilgang fra sebramusling (Jensen, 2001).

Sammenfattende kan det fastslås at effektene av sebramusling bare til en viss grad har vært overlappende på de to kontinentene. De negative økonomiske virkningene i Amerika har vært betydelige, mens de i Europa later til å ha vært ubetydelige. Økosystemendringene er bare delvis undersøkt. I en del tilfeller har arten bidratt til bedret siktedyp, økt makrofytt-vegetasjon og littoralproduksjon, og redusert pelagisk produksjon. De fulle effektene av arten, feks. virkningene på hele næringskjeder, inklusive fisk, og hvordan banker av muslingskjell

i littoral endrer bunndyrfaunaen og produksjonen, har ikke vært analysert.

### Samfunnsøkonomiske effekter

Effekter av sebramusling på installasjoner og anlegg har bare i liten grad vært rapportert i Europa, der vannbruk ofte er knyttet til grunnvannskilder uten kontakt med innsjøvann. I USA har imidlertid problemene med sebramusling vært store, særlig der de har samlet seg i vannledninger, vannkraftverk, brannvern og industrielle kjøleanlegg. Så lenge det finnes organisk stoff kan koloniene godt overleve i mørke, og derfor også i rørledninger. I et kraftverk i Michigan ble det lokalt målt tettheter på opptil 700 000 individer pr m<sup>2</sup>, noe som bidro til redusert driftseffektivitet og betydelige inntektstap. Også drikkevannsforsyning har

blitt påført skader. Muslingene blir sitende også etter at de er døde, noe som har ført til vond lukt og smak. Det er ikke data tilgjengelige for effekter på vanningsanlegg innen landbruk og grøntarealer, men kolonier av sebramuslinger utgjør problemer for småbåtttrafikk enkelte steder, både ved begroing på skroget, og ved påvekst på navigeringsbøyer, som i enkelte tilfelle har sunket under vekten av skjell.

### Potensialet for kolonisering i Norge

I motsetning til andre muslinger i ferskvann har sebramusling (som fisk) liten evne til å resirkulere magnesium. Arten har forholdsvis nylig evolvert fra brakkvann til rent ferskvannsmiljø, og taper 50 % av sitt Mg etter 24 timer i deionisert vann, noe som trolig kan bidra til å dempe



Figur 3. En koloni av sebramusling har slått seg ned på vasstrukne grener i Gudenåvassdraget, Danmark (foto: M. Lindholm/NIVA).



invasjonspotensialet i enkelte vassdrag (Dietz m.fl., 1994). Med et nedre kalsiumkrav på 25 mg/l er det likevel flere innsjøsystemer i Norge som er aktuelle kandidater, særlig knyttet til kambrosilur-områdene eller områder med marin leire på Østlandet, og kalksjøer i Midt- og Nord-Norge (figur 4). Arten er tolerant for kaldtvann, og lave temperaturer kan ikke antas å være begrensende for etablering i store deler av Norge.



Figur 4. Innsjøer i Norge med kalsiumkonsentrasjoner < og > 25 mg/L. Mange innsjøer på nedre deler av Østlandet hører til denne gruppen, samt innsjøer flere steder i Nord-Norge (kartutforming: T. Pedersen, Fylkesmannen i Oppland/FMO).

Økland & Økland (1999) har vist at kalsium og pH er en nøkkelfaktor for

ferskvannsmolluskers utbredelse i Norge. Ramcharan m.fl. (1992) oppgir at  $Ca > 47$  mg/l og  $pH > 8,5$  fremmet både befruktningssrate av egg og larvers overlevelse hos *Dreissena*. Mortaliteten hos larver er nær 100 % ved  $pH < 7,3$  (Sprung 1991). Også sterkt eutrofe sjøer synes mindre egnet for *Dreissena*. Hallstan m.fl. (2009) forbedret senere Ramcharans modelleringer og identifiserte – i tillegg til pH – magnesiumkonsentrasjon som viktig begrensende faktor for artens utbredelse, med 0,32 meq/l som nedre grense.

Mange sjøer i Norge har mye hardbunn, noe som kan tenkes å lette etableringer av sebramusling. Dette tilsier at mange innsjøer i de regionene som kartet angir vil kunne ha habitater der *Dreissena* vil kunne finne et livsgrunnlag. Skal den oppnå høye tettheter må imidlertid innsjøen være mesotrof til eutrof, med betydelig pelagisk primærproduksjon. Slike forhold finnes i Norge fortrinnsvis på de lavereliggende deler av Østlandet. I slike innsjøer, der altså innholdet av Ca og Mg er høyt nok, vil sebramusling ha potensial til å danne tette populasjoner.

Å hindre introduksjon til Norge vil være et overordnet mål. Aktuelle vektormiljøer kan være campingturisme fra Øst- og Mellom-Europa, ikke minst der det tas med småbåter, gummibåter, båtutstyr eller fiskeutstyr, eller levende agn. Næringsrike innsjøer der det finnes campingplasser eller anlegg for turisme (Steinsfjorden, Bogstadvannet) vil være særlig utsatt for introduksjon av sebramusling.

## Litteratur

- Burlakova, L. 1995. The relationship between *Dreissena polymorpha* and other benthic animals. Proc. 5th int. Zebra mussel and other aquatic nuisance organisms conference, Toronto, Canada, 1995:23-29.
- Busch, D., B. Schuchardt, J. Kettler & B. Steinweg. 1995. Die Verbreitung der Muschelarten *Dreissena polymorpha* und *Congria leucocephaeata* in der Weser und ihre Eignung für ein passives Schwermetallbiomonitoring. – In: Gerken & Schirmer (utg.), *Die Weser*, s. 109-122.
- Claxton, W. T. & G. L. Mackie. 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie. *Can. J. Zool.* 76:2010-2019.
- Dietz, T., Lessard, D., Silverman, H. & J.W. Lynn. 1994. Osmoregulation in *Dreissena polymorpha*: the importance of Na, Cl, K, and particulary Mg. *Biol. Bull.* 187:76-83.
- Gollasch, S. & E. Leppäkoski (utg.). 1999. Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Hallstan, S., U. Grandin & W. Goedkoop. 2009. Current and modeled potential distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Sweden. *Biol. Invasions* 12/1:285-296.
- Holland, R. E.. 1993. Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island Area, Western Lake Erie since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research* 19:617-624.
- Horvath, T.C., K.M. Martin & G.A. Lamberti. 1999. Effect of Zebra Mussels, *Dreissena polymorpha*, on macroinvertebrates in a lake outlet stream. *American Midland Naturalist* 142:340-347.
- Jensen, F. 2001. Introduktion av arter til de ferske vande. Danish Nature Council, temarapport nr 1.
- Josefsson, M. & B. Andersson. 2001. The environmental Consequences of alien species in the swedish lakes Mälaren, Hjälmaren, Vänern og Vättern. *Ambio* 30/8:514-521.
- Karatayev, A.Y., D. Boltovskoy, D.K. Padilla & L.E. Burlakova. 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: Parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of shellfish Research* 26/1:205-213.
- McMahon, R.F. 1996, The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe, *American Zoologist* 36:339-363
- Nadaffi, R. 2007. *The invasion of the zebra mussel – effects on phytoplankton, community structure and ecosystem functions*. Dissertation, Uppsala University.

- Naddafi, R., K. Pettersson & P. Eklöv. 2010. Predation and physical environment structure the density and population size structure of zebra mussels. *Journal of the North American Benthological Society* 29/2:444-453.
- Nichols, S.J. 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia and North America. *American Zoologist* 36:311-325.
- Payne, B.S. 1992. Aerial exposure and mortality of Zebra Mussels. *US Army Corps of Engineers. Technical note ZMR-2-10*.
- Ramcharan, C.W., D.K. Padilla & S.I. Dodson. 1992. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* 49:2611-2620.
- Ricciardi, A., R.I. Neves & I.B. Rasmussen. 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology* 67:613-619.
- Roditi, H. A., N. S. Fisher, and S. A. Sannudo-Wilhelmy. 2001. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels, *Nature* 407:78-80.
- Sprung, M. 1991. Costs of reproduction: a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha*. *Malacologia* 33:63-70.
- Strayer, D.L. 2009. Twenty years of zebra mussels - lessons from the mollusk that made headlines. *Front.Ecol.Environ.* 7/3:135-141.
- van der Velde, G., S. Rajagopal & A. Bij de Vaate. 2010. *The zebra mussel in Europe*. Backhuys Publ., Weikersheim.
- Weber, A., M.G.D. Smit & M.T. Collombon. 2010. Eutrophication and algal blooms: zebra mussels as a weapon. Chapter 33 In: G. Van der Velde, S. Rajagopal & A. Bij de Vaate (Utg.): *The zebra mussel in Europe*. Backhuys Publ., Weikersheim, s. 343-348.
- Økland, J. & K. A. Økland. 1999. *Vann og vassdrag 1*. Vett og viten, Oslo.