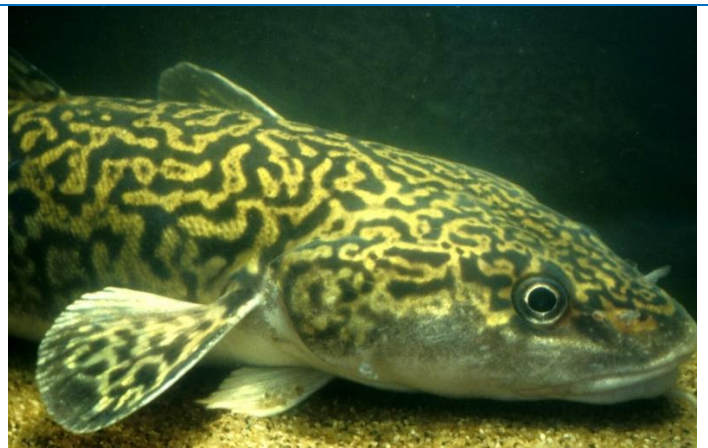


Functies van land-waterovergangen voor vissen



Statuspagina

Titel	Functies van land-waterovergangen voor vissen
Samenstelling	Sportvisserij Nederland Postbus 162 3720 AD Bilthoven
Telefoon	030 605 8400
E-mail	info@sportvisserijnederland.nl
Homepage	www.sportvisserijnederland.nl
In opdracht van	Vogelbescherming Nederland Postbus 925 3700 AX Zeist
Auteur(s)	W.A.M. van Emmerik & J. Quak
E-mailadres	emmerik@sportvisserijnederland.nl
Begeleiding	L. Bruinzeel, Vogelbescherming Nederland
Bijzonderheden	Dit project wordt mede mogelijk gemaakt door de Postcodeloterij, project 'Meer IJsselmeer'
Aantal pagina's	92
Trefwoorden	Oever, litoraal, meren, vissen, land-waterovergang, larven, voedselecologie
Versie	definitief
Datum	22 april 2020

Bibliografische referentie:

W.A.M. van Emmerik & J. Quak, 2020. Functies van land-waterovergangen voor vissen. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

© Sportvisserij Nederland, Bilthoven

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyrighthouder.

Sportvisserij Nederland is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede schade welke voortvloeit uit toepassing van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Sportvisserij Nederland.



Inhoudsopgave

Voorwoord.....	5
Samenvatting	7
1 Inleiding.....	8
1.1 Aanleiding	8
1.2 Onderzoeksvraag/doel	9
1.3 Afbakening	9
1.4 Werkwijze.....	9
2 Visecologie en land-waterovergangen	10
2.1 Vissoorten van meren en plassen	10
2.2 De levenscyclus van vissen	17
2.3 Populatie dynamica van vissen	19
2.4 Belang van juveniele levensstadia.....	19
2.5 Vishabitat en variatie in deelhabitats.....	19
2.6 Nutriënten en productie.....	20
2.7 Samenstelling visgemeenschappen	25
2.7.1 Biomassa visgemeenschap.....	25
3 Meren en oevers in historisch perspectief	27
3.1 Historische waterhuishoudkundige situatie meren.....	27
3.2 Vissen in de historische situatie.....	28
3.3 Historie waterkwaliteit en vissen.....	29
4 Kenmerken land-waterovergangen van meren en belang voor vissen	31
4.1 Heterogeniteit oeverhabitat in ruimte en tijd	31
4.2 Diepte en steilte talud	31
4.3 Peildynamiek	34
4.4 Watervegetatie en andere structuren	39
4.5 Wind-, stroming en golfwerking.....	42
4.6 Waterbodem	43
4.7 Connectiviteit.....	45
4.8 Temperatuur.....	46
4.9 Zuurstofgehalte.....	46
4.10 Doorzicht.....	47
4.11 Voedselrijkdom (nutriënten)	48
4.12 Voedselinteracties (prooi, predatie, competitie)	49
4.13 Overige factoren.....	49
4.14 Achteroever Koopmanspolder als voorbeeld	50
5 Karakteristieke vissoorten meren en plassen en relatie met de oeverzone	53
5.1 Functies van de oeverzone voor vissoorten	53
5.2 Biologie en habitateisen snoek	54

5.3	Biologie en habitateisen kwabaal	59
6	Habitats en voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis.....	63
6.1	Inleiding	63
6.2	Habitat: variatie en complexiteit.....	65
6.3	Habitats en voedsel	66
6.4	Ontogenie.....	67
6.5	Tijd en ruimte	68
7	Conclusies en aanbevelingen.....	71
	Begrippenlijst	73
	Verwerkte literatuur	75
	Bijlagen	79

Bijlage 1: Habitatgeschiktheidsgrafieken Snoek

Bijlage II: Habitatgeschiktheidsgrafieken Kwabaal

Bijlage III: Voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis

Bijlage IV: Voedseltypen vislarven en juveniele vis

Voorwoord

Het IJsselmeer, Markermeer en de Randmeren waren voor de aanleg van de Afsluitdijk onderdeel van een overwegend brakke binnenzee; de Zuiderzee. Een zeer rijk gebied met natuurlijke land-water en zoet-zout overgangen. Het zuidelijk deel, de zgn. Kom, had een overwegend zoet karakter. Na de afsluiting - waarmee het IJsselmeer en de Waddenzee als gescheiden gebieden ontstonden, werd het IJsselmeer een zoetwatermeer met - vooral na de inpolderingen - overwegend harde randen van stortsteen. De dynamiek verdween, het peil strak gereguleerd. Zachte en graduele land-water overgangszones en verbindingen met het achterland verdwenen grotendeels, terwijl deze zo belangrijk zijn voor het ecologisch functioneren van een meer.

Het IJsselmeer, Markermeer en de Randmeren (het IJsselmeergebied) vormen samen het grootste zoetwatermeer van West-Europa en zijn niet alleen voor het onderwaterleven belangrijk. Gelegen op de Oost-Atlantische trekroute is het ook voor vele vogels, zoals de zwarte stern en visdief een cruciale broed-, voedsel- en rustplek. De vis- en vogelstanden zijn helaas drastisch afgenomen.

Gelukkig kunnen we het tij keren! In het IJsselmeergebied vinden er veel ontwikkelingen plaats om het systeem ecologisch te verbeteren binnen de randvoorwaarden van waterveiligheid en zoetwatervoorziening. Zo werkt Vogelbescherming Nederland met steun van de Nationale Postcode Loterij aan een viertal voorbeeldprojecten om, zonder aan de dijken te tornen, toch zachte land-waterovergangen te ontwikkelen met voor- en achteroevers en de nodige visverbindingen. In dat kader heeft zij Sportvisserij Nederland gevraagd onderzoek te doen naar de betekenis van land water overgangen. In eerste instantie voor vissen, maar wanneer de visstand verbetert, zullen visetende vogels daar onmiddellijk van profiteren. Sportvisserij Nederland en Vogelbescherming Nederland zijn partners van de Coalitie Blauwe Hart Natuurlijk waarin we als natuurorganisaties onze krachten bundelen voor een gezond en vitaal IJsselmeergebied.

Dit onderzoeksrapport geeft een belangrijke onderbouwing van het belang van zachte, graduele land-water zones voor vis. Dit soort zones zijn essentieel als paai- en opgroeigebied van vis en een belangrijke aanvulling voor het voedselweb. Voor visetende vogels, die vaak een functie hebben als toppredator in het voedselweb, wordt hiermee hun voedsel veiliggesteld. Maar de functie van land-waterovergangen is veel breder dan alleen vis en visetende vogels. Denk aan de Grote karekiet die haar laatste broedlocaties in oeverzones in het IJsselmeergebied vindt (Zwarte Meer). De soort is afhankelijk van grote insecten om haar jongen te voeren en stevige waterrietstengels om haar nest in te bouwen. Wanneer we meer zachte land-waterovergangen in het IJsselmeergebied kunnen ontwikkelen, ontstaat er voor deze ernstig bedreigde rietvogel meer broedgelegenheid. Tot slot zijn zachte land-waterovergangen die in verbinding staan met het achterland niet alleen van belang voor de in- en uitstroom van vis, maar ook voor uitwisseling van belangrijke nutriënten. Meer oeverzone-leefgebied en een sterker voedselweb resulteert in een

gezonder systeem en een robuustere vis- en vogelstand.

We zijn Sportvisserij Nederland dankbaar voor de inzichten die zij ons geeft met dit onderzoek en roepen iedereen op deze ter harte te nemen en samen met ons verder te bouwen aan een robuust en veerkrachtig IJsselmeergebied. Dit komt niet alleen de natuur ten goede, maar biedt ook kansen voor recreatieve mogelijkheden en economische ontwikkeling.

Leo Bruinzeel
Ecoloog bij Vogelbescherming Nederland
Project 'Meer IJsselmeer'

Samenvatting

De laatste jaren groeit het aantal signalen uit zowel monitoring, als uit de wereld van de sport- en beroepsvisserij, dat visstanden afnemen dan wel veranderen. Voor veel Rijkswateren zoals het IJsselmeer en het Markermeer is sprake van langjarige, negatieve trends voor een aantal vissoorten, onder meer in termen van totale biomassa en populatie-opbouw. Een afnemende visstand is een negatieve ontwikkeling voor de natuurwaarden, het functioneren van het ecosysteem en de visserij-functie. Zo is in het IJsselmeer-Markermeer het sportvisserijgebruik afgenomen met meer dan 90% en bleek het in 2015 noodzakelijk de beroepsvisserij op schubvis drastisch te verminderen.

De grote veranderingen in de visstanden worden vaak toegeschreven aan de afname van nutriënten door sanering van de waterkwaliteit. Dat is maar ten dele waar. Belangrijke negatieve factoren zijn ook het verdwijnen van dynamiek (natuurlijk peil), de verbinding met essentiële habitats zoals ondergelopen oeverlanden en het verdwijnen van deze habitats (landbouw, ruilverkavelingen e.d.).

Land-waterovergangen zijn van grote betekenis voor het goed functioneren van aquatische ecosystemen. Ecosysteemprocessen worden mede gestuurd vanuit deze overgangen. Een goed functionerend voedselweb, in combinatie met een grote habitatheterogeniteit, vormen de sleutels tot optimale paai- en opgroeiomstandigheden voor veel vissoorten. Inrichting en beheer van land-waterovergangen, dient gebaseerd te zijn op met name de eisen vanuit de voedsel生态学 van larvale en juveniele vissen. De beschikbaarheid van met name zoöplankton in tijd en ruimte en beschutting tegen predatie is hierbij verbonden aan de **ontogenetische ontwikkeling**¹. Veel vissoorten hebben levensstrategieën ontwikkeld die in essentie verbonden zijn met land-waterovergangen, in combinatie met een natuurlijk peilregiem. Vegetatie in verschillende vormen en dichtheden, in combinatie met (zeer) ondiepe zones, is hierbij essentieel. Land-waterovergangen bieden zo van nature een lapjesdeken ('patchwork') van habitats. Migratiemogelijkheden naar en tussen deze habitats zijn hierbij eveneens noodzakelijk: het primaire doel van migratie is het bereiken van dergelijke habitats.

Dit rapport belicht de rol die land-waterovergangen spelen in het leven van zoetwatervissen. De focus ligt hierbij op meren en plassen.

¹ Vetgedrukte woorden zijn opgenomen in de begrippenlijst

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

De Nederlandse wateren waren ooit buitengewoon visrijk, dankzij hun ligging in een voedselrijke Delta van grote rivieren, land-water- en zoet-zoutovergangen,loedvlaktes en meren met een natuurlijk waterpeil. De laatste jaren groeit het aantal signalen dat de visstand afneemt. Voor veel Rijkswateren zoals het IJsselmeer en het Markermeer is dit verschijnsel aangetoond met negatieve trends voor een aantal vissoorten en/of de totale biomassa in de laatste twaalf jaar (De Graaf et al. 2016) en heeft geresulteerd in een breed gedeeld beeld van deze situatie (STIJ, 2016). Een afnemende visstand betekent een afname van natuurwaarden in bredere zin. Er is bijvoorbeeld te weinig voedsel voor visetende vogels als de stern en visdief beschikbaar. Ook is er een negatieve ontwikkeling voor de sport- en beroepsvisserij. Voor het IJsselmeer heeft dit bijvoorbeeld geleid tot een grote afname van het sportvisserijgebruik (Van Aalderen & Verspui, 2013).

Oorzaken voor afnemende visstanden kunnen gezocht worden in de afname van de voedselrijkdom van het water, uitbreiding en verbetering van de rioolwaterzuivering, overbevissing, invasieve exoten zoals de **quaggamossel**, microverontreinigingen, maar ook het uitvallen van en het achterblijven van het herstel van natuurlijke processen zoals een natuurlijke peilfluctuatie en het gebrek aan geleidelijke land-water-overgangen.

Dit rapport gaat over de rol die land-waterovergangen spelen in het leven van de zoetwatervis. Veel wateren hebben om verschillende redenen onnatuurlijke, harde of abrupte land-waterovergangen. Dit kan een knelpunt vormen voor de visstand, de biodiversiteit en het verdere aquatische ecosysteem omdat geleidelijke / natuurlijke land-water-overgangen en ondiepe oeverzones veel functies hebben (Vadeboncoeur et al. 2011). Voor vissen hebben ondiepe **litorale** zones doorgaans een belangrijke functie voor de voortplanting en opgroei, als schuilplaats en foerageerplek.

Kennis van de relaties tussen larvale en juveniele vis en habitats is beperkt in verhouding tot die van volwassen vis. De overleving van de jongste stadia (**rekrutering**) naar opvolgende stadia vormt de bepalende factor voor de omvang en samenstelling van visbestanden. De aanwezigheid van voedsel en geschikte habitats zijn voor jonge vis van levensbelang. In dit rapport wordt een extra verdiepingsslag gemaakt in de (voedsel)ecologie van deze stadia.

Vogelbescherming Nederland heeft Sportvisserij Nederland gevraagd de relatie tussen land-waterovergangen en vissen op een rij te zetten. Deze deskstudie vormt een onderdeel van het door de Nationale Postcode Loterij gefinancierde project 'Meer IJsselmeer' van Vogelbescherming Nederland.

1.2 **Onderzoeksvraag/doel**

Doel van deze deskstudie is het beantwoorden van onderstaande vraag:

- Wat is bekend over de relatie land-waterovergangen in meren en plassen met het voorkomen van, de **abundantie** van en de productie van vissen?

1.3 **Afbakening**

- Dit rapport gaat over stilstaande wateren – met nadruk op (grotere) zoete meren (met name Rijksmeren) en specifieke aandacht voor het IJsselmeer
- Diepe wingaten blijven (grotendeels) buiten beschouwing.
- Er is gefocust op de vissen van grote meren/plassen met als indicator-soorten snoek en kwabaal.

1.4 **Werkwijze**

Literatuuronderzoek

- Er is gezocht in/met: ASFA, Adlib, Google Scholar, Google en ResearchGate.
- Zowel artikelen in internationale wetenschappelijke tijdschriften als boeken en 'grijze' literatuur (rapporten) zijn meegenomen.
- Er is geselecteerd op Nederland/Europese literatuur (beperkt andere gematigde streken van het noordelijk halfrond).
- De gebruikte trefwoorden zijn:
 - in het Engels: fish en lakes met (combinaties van) land-water, (ecotones), land-aquatic, lit(t)oral, land-water interface, (near)shore (habitat), habitat, flood plain, flooded, water-level management/fluctuation, wetland(s), yield, production
 - in het Nederlands: vis en meren in combinatie met land-waterovergangen, ecotoon/ecotonen, lit(t)oraal, oever(zone), peilfluctuatie, nutriënten, habitatgeschiktheid, kwabaal, snoek, productie, reproductie, opgroei en wetland.
 - Voor de informatie over larvale en juveniele voedsel生态学 is hoofdzakelijk gebruik gemaakt van een review van Nunn et al. (2012).

2 Visecologie en land-waterovergangen

Hoofdstuk 2 geeft een overzicht van de ecologie van de belangrijkste vissoorten in Nederlandse meren. Per vissoort wordt een kennismakingsportret geschetst en worden de belangrijkste fases in het leven van deze vissen beschreven. De levenscyclus van vrijwel alle vissoorten wordt gekenmerkt doordat de opeenvolgende levensstadia (van ei tot **adult**) verschillende eisen stellen aan het leefgebied. Deze eisen kunnen zeer uiteenlopen tussen de stadia. Vissen nemen in ruimte en tijd verschillende leefgebieden/habitats in en gedurende hun leven moeten al deze gebieden bereikbaar zijn om zich goed te kunnen ontwikkelen.

2.1 Vissoorten van meren en plassen

In deze paragraaf worden de meest karakteristieke vissoorten van meren en plassen en hun leefwijze kort geïntroduceerd.

Aal (Paling)



De aal is een (**katadrome**) trekvis en heeft een doorgang van zee naar binnenwater en omgekeerd nodig om zijn levenscyclus te kunnen voltooien. In het zoete water leven alen op de bodem, onder stenen, in de modder of in spleten. Paling ondergaat voor de voortplanting een metamorfose tot zogenaamde schieraal en trekt naar de Atlantische Oceaan, waar de paaiplaatsen waarschijnlijk in de Sargassozee liggen. De doorzichtige, wilgenbladvormige larven migreren met de Golfstroom mee naar de Europese kust. Boven het continentaal plat transformeren ze tot "glasaal" en trekken het zoete water in, waar ze gepigmenteerd raken en opgroeien; ze heten dan rode aal. Na een verblijf van een aantal jaren in het zoete water worden de alen geslachtsrijp.

De aal is vooral 's nachts en in de schemering actief en kruipt overdag weg en verbergt zich in de bodem of onder obstakels. De soort komt verspreid door Nederland in een groot aantal watertypen voor. De paling is gevoelig voor onder meer barrières op de trekroute, beschadiging in waterkrachtcentrales en gemalen, vervuiling en overbevissing.

Baars



De baars komt in heel Nederland voor in stromende en stilstaande wateren die enigszins helder zijn, liefst met een harde bodem. Volwassen dieren hebben een voorkeur voor diepere, grotere wateren. De baars paait in het vroege voorjaar in ondiep water, boven waterplanten, boomwortels, dode takken of stenen en zet de eieren af in brede linten van meerdere eitjes breed. De jonge baars eet over het algemeen ongewervelde dieren en gaat pas wanneer hij meer dan 11 cm lang is over op het eten van vis.

Blankvoorn



De blankvoorn is een zeer algemeen voorkomende scholenvis die zich vooral ophoudt langs begroeide oevers van stilstaande en traag stromende wateren. Hij prefereert daarbij de wat diepere waterlagen. De blankvoorn past zich gemakkelijk aan en komt ook (vaak massaal) in andere watertypen in Nederland voor. De soort paait van eind april tot mei in ondiep water, waarbij de eieren bij voorkeur worden afgezet op waterplanten. Indien er geen waterplanten voor handen zijn worden de eieren ook op andere structuren afgezet. De blankvoorn eet zowel ongewervelden als plantaardig materiaal en **detritus**.

Brasem



De brasem is een vis die voor zijn voedsel de bodem omwoelt met zijn uitstulpbare bek. Het is in Nederland één van de meest algemene vissoorten. Het is een soort van trage laaglandrivieren, en wat grotere stilstaande wateren, zoals meren en plassen. Hij kan zich ook redden in troebele, geëutrofeerde wateren. Brasems leven in kleine groepjes. Conditioneel goede brasems komen voor in helder, plantenrijk water. Als paaisubstraat dienen meestal waterplanten, maar bij afwezigheid worden de eieren ook afgezet op andere harde obstakels welke zich in het water bevinden. De brasem is daarom niet gebonden aan de aanwezigheid van waterplanten.

Driedoornige stekelbaars



De driedoornige stekelbaars heeft trekkende en standpopulaties. De individuen in standpopulaties blijven een stuk kleiner dan trekkende exemplaren. De niet-migrerende populatie van de driedoornige stekelbaars is in sterke mate afhankelijk van water met afwisselend begroeiing met vegetatie en open stukken. Het mannetje maakt tussen de planten op de bodem een nest van stukjes plant. Na de eiafzetting bewaakt het mannetje het nest en later ook nog de jongen. De standpopulatie komt voor in tal van zoetwatertypen zoals sloten, de oeverzone van meren en plassen en in beken, mits er begroeiing is. In het IJsselmeer worden soms grote scholen trekkende driedoornige stekelbaarzen aangetroffen.

Karper



De karper is **omnivoor** en vindt zijn voedsel door in de bodem te woelen met zijn uitstulpbare bek. Het is van oorsprong een soort van langzaam stromende rivieren en afgesloten rivierarmen. In Nederland komt de karper in bijna alle watertypen voor, met de name de grotere wateren. De karper heeft voor de voortplanting een hoge watertemperatuur nodig (meer dan 18°C). De karper vertoont paaiactiviteit in het late voorjaar. De paai vindt meestal plaats in met zachte vegetatie begroeide ondergelopen gebieden of in waterplantenrijke oeverzones. Soms worden echter ook andere materialen als paaisubstraat gebruikt. Het historische voortplantingssucces van de karper in Nederland is vanwege de gemiddeld lage watertemperatuur en effectieve predatie door snoek meestal gering. Lokaal hoge **abundanties** kunnen voorkomen in wateren met een relatief hoog chloridegehalte: in deze wateren ontbreekt de snoek als predator.

Kolblei



De kolblei leeft in traag stromende of stilstaande, bij voorkeur met planten begroeide wateren. In meren blijft deze soort meestal in de buurt van de begroeide oeverzone. Over het algemeen verblijft hij dicht bij de bodem, vaak in gemengde scholen met brasems. De kolblei paait in mei en juni, doorgaans in groepen. Als paaisubstraat gebruikt de soort bij voorkeur vegetatie. De kolblei komt in ons land vooral voor in de rivieren en grote meren en plassen.

Kwabaal



De kwabaal heeft een voorkeur voor heldere koude zuurstofrijke, stromende wateren of meren. De soort mijdt een slikbodem en prefereert zand- of grindbodems. De kwabaal is een nachtdier, overdag bevindt hij zich in een schuilplaats op de bodem, onder stenen, ingevallen hout of in holle oevers. De soort paait in de winter stroomopwaarts in beken of boven ondergelopen oevers van meren en plassen. Een paaisubstraat van fijn zand heeft de voorkeur van de kwabaal, hoewel ook soms boven andere substraten gepaaid wordt.

De kwabaal is gevoelig voor verstuwing en normalisatie van beken en peilbeheersing in plassen, temperatuurverhoging en verlaging van het zuurstofgehalte.

Meerval



De Europese meerval is een vis die zeer groot kan worden (2,5 m). Het is een solitair levende vis van langzaam stromende of stilstaande grotere wateren met een zachte bodem. Hij is 's nachts actief en schuilt overdag onder overhangende oevers, boomstronken of andere beschutte plaatsen. De meerval prefereert hogere temperaturen- en paait pas bij een watertemperatuur van meer dan 18°C. De eieren worden in ondiep water afgezet in een kuil, in een nest van planten/wortel materiaal of soms aan los gespoelde boomwortels of op ondergelopen land. Het mannetje bewaakt de eieren.

De meerval is gevoelig voor aanleg van oeververdedigingen, kanalisatie, bedijking en zware vervuiling.

Pos



De pos is een voornamelijk bodembewonende vis en zoekt daar ook zijn

voedsel. De pos paait tussen maart en mei, bij voorkeur op plaatsen met een schone grindbodem, soms bij waterplanten. De pos verdwijnt wanneer de bodem met een laag bagger bedekt raakt, of wanneer stratificatie ontstaat en de onderste lagen van het water zuurstofloos worden.

Hij komt in Nederland het meest voor in grote wateren, zoals meren en plassen en grote rivieren, maar ook wel in kleinere wateren.

Rivierdonderpad



De rivierdonderpad is van origine een vis van ondiep, met zuurstof verzadigd, stromend water met een zand-, grind-, of steenbodem. Schuilgelegenheid in de vorm van stenen, takken en boomwortels is heel belangrijk. Rivierdonderpadden zijn 's nachts actief en liggen overdag onder en tussen stenen. Ze hebben geen zwemblaas, en zakken wanneer ze niet zwemmen snel naar de bodem.

De soort komt ook voor in de ondiepe oeverzone van grote meren, rivieren, kanalen met een stenen oeverbeschoeiing, basaltblokken of puin. De rivierdonderpad is honkvast en paaimigratie vindt niet of nauwelijks plaats. Hij paait vroeg in het voorjaar en zet de eieren af aan de onderkant van stenen, waar een hol is gemaakt. Het mannetje bewaakt de eieren.

Ruisvoorn



De ruisvoorn komt voor in helder stilstaande of langzaam stromend, niet te diep water, met veel oevervegetatie en onderwaterplanten. Hij zwemt vlak onder het oppervlak en eet zowel beestjes, zoals insecten en slakjes, als planten. In de periode mei-juni worden eieren in ondiep water afgezet op de waterplanten. In Nederland komt de ruisvoorn in bijna alle watertypen voor. De ruisvoorn is gevoelig voor watervervuiling, verwijdering van watervegetatie en eutrofiëring.

Snoek



De snoek is een soort van het stilstaande of langzaam stromende water. De soort paait vroeg in het voorjaar in ondiep water, bij voorkeur boven ondergelopen grasland of anders in oeverzones met riet en onderwaterplanten. Jonge levensstadia van snoek schuilen voor predatoren (vaak van eigen soort) in vegetatierijke oeverzones, oudere exemplaren (> 60 cm) die niet meer gevoelig zijn voor predatie komen meer op het open water voor. De snoek komt in Nederland algemeen voor in alle verschillende watertypen. Hij komt nooit in grote dichtheden voor omdat hij zijn eigen bestand op bovenomschreven wijze reguleert.

Omdat de snoek primair een zichtjager is, is hij ook gevoelig voor een afname van de helderheid van het water. Daarnaast is hij bijzonder kwetsbaar voor verlies aan geschikte paai- en opgroeiplaatsen en het verdwijnen van waterplanten.

Snoekbaars



De snoekbaars is net als de snoek een roofvis, maar heeft in verhouding een minder grote bek dan de snoek en is daardoor meer beperkt in de voedselkeus.

De soort is nogal lichtschuw: hij houdt zich op in de diepere en duistere gedeelten van grotere meren en langzaam stromende rivieren, of in ondiepere troebele wateren in de buurt van opvallende bodemstructuren (stenen, boomwortels, steile hellingen e.d.). De snoekbaars wordt in Nederland vooral in meren, plassen, kanalen en rivieren waargenomen. De soort paait vanaf eind april en zet de eieren af in een nest dat door het mannetje wordt gemaakt op een bodem van grind, zand mergel of klei of op plantresten of boomwortels. De snoekbaars heeft een wisselend broedsucces, aangezien het broed gevoelig is voor koude perioden in voorjaar en zomer en dan slecht groeit.

Spiering



Bij de soort spiering bestaan er twee vormen: De zogenaamde **anadrome** spiering moet kunnen trekken tussen zout en zoet water. Er zijn echter ook standpopulaties (binnenspiering) die hun gehele levenscyclus in het zoete water doorbrengen; deze exemplaren worden minder groot (tot ongeveer 15 cm) dan de trekkende spieringen (tot ongeveer 25 cm). Spiering hebben voorkeur voor koel water met een hoog zuurstofgehalte. Spieringen paaien vroeg in het voorjaar in diep of ondiep water boven een harde ondergrond. Het paaisubstraat bestaat bij voorkeur uit stenen, zand, grind of watervegetatie. De eieren hechten zich aan het substraat. De soort komt in Nederland vooral voor in de Waddenzee, het IJsselmeer en andere grote meren, plassen en rivieren, vnl. in het noorden en westen van Nederland.

Zeelt



Zeelt komt voor in wateren met veel plantengroei en een zachte bodem. Een harde zandige of stenige bodem, troebel water of grote diepte maken het water minder geschikt. De zeelt kan goed tegen hoge watertemperaturen, bij ongeveer 24°C gedijt de zeelt uitstekend. De soort doorstaat perioden van zuurstofgebrek door in een soort coma te verstijven. Het is een schuwe vis, die overdag tussen de waterplanten schuilt en pas in de schemering actief wordt en met zijn korte tastdraden foerageert over de bodem.

De zeelt paait bij temperaturen van >18°C vanaf eind mei. Er wordt afgepaaid op waterplanten en ook de eitjes en de larven kunnen de beschutting van waterplanten niet ontberen.

2.2 De levenscyclus van vissen

Het leven van vissen begint met de afzetting van de bevruchte eitjes in de waterkolom of op het **substraat**. Na een incubatietijd van enkele dagen tot enkele maanden komen de eitjes uit en komen de embryo's tevoorschijn. Gedurende de embryonale fase verbruiken de jonge visjes de inhoud van de dooierzak als voedsel om te groeien (**endogeen**

voedsel). Als de dooierzak opgebruikt is gaat het embryo over in het larvestadium en de larve gaat op zoek naar voedsel (**exogeen voedsel**). Het larvestadium duurt tot het volledige skelet, de organen, zintuigen en vinnen zijn ontwikkeld. Dan breekt het juveniel stadium aan. In ons gematigd klimaat maakt de juveniel over het algemeen afwisselend periodes van sterke en zwakke groei door (seizoenen) alvorens de vis geslachtsrijp (adult) wordt. De afwisseling van de seizoenen leidt voor veel soorten tot een migratie tussen verschillende zomer- en winterhabitats. Als de vissen geslachtsrijp worden, ondernemen de meeste soorten paaïmigratie. Daarbij worden de eitjes afgezet en is de cyclus gesloten. Naast het hier geschetste algemene beeld komt veel variatie voor in soortgebonden levenskarakteristieken.

Kennis van deze *life-history* karakteristieken en de samenhang met de eigenschappen van het watersysteem zijn van belang om een analyse te kunnen maken van de relaties tussen land-waterovergangen en de abundantie en soortensamenstelling van vissen.

Oeverzones en periodiek geïnundeerde land-waterovergangen bieden van nature een 'patchwork' aan habitats. Niet alleen voor vissen, maar ook voor macrofauna, zoöplankton, vogels en amfibieën. Over het algemeen biedt een abrupte overgang van land naar water (veel) minder ruimtelijk variatie en er zijn daardoor minder mogelijkheden voor flora en fauna. In de huidige situatie bestaat de oeverzone van veel meren uit een beschoeide oever met een min of meer abrupte overgang tussen land en water. Ook natuurlijke peilfluctuaties is er niet of nauwelijks meer.

Het belang van de litorale zone van meren is al zeer lang bekend. Vissen kunnen de oeverzone van het meer permanent bewonen, of deze bezoeken op (vaste) momenten gedurende de dag, in de seizoenen of in de levenscyclus. Met uitzondering van de jongste levensstadia zoeken vissen deze zone op door actieve migratie. Doel hiervan is foerageren, schuilen voor predatie en/of voortplanting.

De natuurlijke oeverzone heeft een glooiend talud, de ondiepe zone kan snel opwarmen en is vaak begroeid met waterplanten. Door variatie in het waterpeil is er veel uitwisseling tussen land en water mogelijk waardoor voedingsstoffen naar het water toe worden getransporteerd. Dit zorgt ervoor dat in de oeverzone relatief veel voedsel voor vissen aanwezig is.

Doordat waterplanten en andere structuren aanwezig zijn kunnen jonge vissen en klein blijvende vissoorten hier schuilen voor predatoren zoals roofvissen en vogels. Veel vissoorten maken gebruik van de oeverzone voor de voortplanting en zetten hun eitjes af op planten of structuren die daar aanwezig zijn.

In het hoofdstuk 4 worden de kenmerken van de oeverzone en hun belang voor de typische vissoorten van meren en plassen uitgewerkt.

2.3 **Populatiedynamica van vissen**

Bepalend voor de verspreiding en de grootte van vispopulaties zijn de volgende voorwaarden (naar Wootton, 1992):

1. mogelijkheid het gebied in en uit te trekken (migratie en **dispersie**);
2. mogelijkheid om voedsel te vinden (in competitie met andere soorten);
3. mogelijkheid om predatie (en andere vroegtijdige sterfte) te vermijden;
4. mogelijkheid om zich voort te planten (plus de jongen te laten opgroeien);

Overleving van vissen is in het algemeen recht evenredig met hun grootte, hoe groter de vis, des te kleiner het percentage dat doorgaans sterft. Dit betekent dat de factoren die van invloed zijn op de groei en overleving van vissen in hun eerste levensstadia bepalend zijn voor de opbouw en samenstelling van de visgemeenschap.

2.4 **Belang van juveniele levensstadia**

De juveniele stadia worden in het algemeen gezien als cruciale levensstadia voor het overleven en het duurzaam voortbestaan van vispopulaties. Land-waterovergangen zijn belangrijke habitats voor juist deze levensfase, gezien de schuilplaatsfunctie en het vele voedsel dat voorhanden is.

Het onderwerp voedsel生态学 van larvale en juveniele vis wordt in meer detail beschouwd in hoofdstuk 6 en bijlage III.

2.5 **Vishabitat en variatie in deelhabitats**

De meeste vissoorten maken gedurende hun levenscyclus gebruik van verschillende deelhabitats. De paai, opgroei, het foerageren en de overwintering vinden vaak op verschillende locaties plaats met hun eigen biotische en abiotische kenmerken. Voor het voltooien van hun levenscyclus is het belangrijk dat al deze deelgebieden beschikbaar zijn en dat ze (via migratie) bereikbaar zijn. 0 geeft de levenscyclus van een vis, de verschillende deelhabitats en migratie daartussen schematisch weer. Door de migratie-activiteiten is de verspreiding en abundantie van vissen/vissoorten in een meer dynamisch.

Ruimtelijke variatie van de leefomgeving biedt vissoorten de mogelijkheid om hun verschillende levensstadia en levensverrichtingen in de meest gunstige deelhabitat te laten plaatsvinden. Gevarieerde milieus bieden ook de mogelijkheid om (tijdelijk) te ontsnappen aan nadelige omstandigheden zoals een laag zuurstofgehalte of een hoge temperatuur. De eerste, bepalende levensstadia van veel zoetwatervissoorten zijn voor hun overleving vaak afhankelijk van ondiepe oeverzones (<60 cm). Een grotere habitatdiversiteit maakt een systeem minder kwetsbaar, omdat het meest optimale deelhabitat gekozen kan worden en de minst geschikte deelhabitats vermeden kunnen worden.



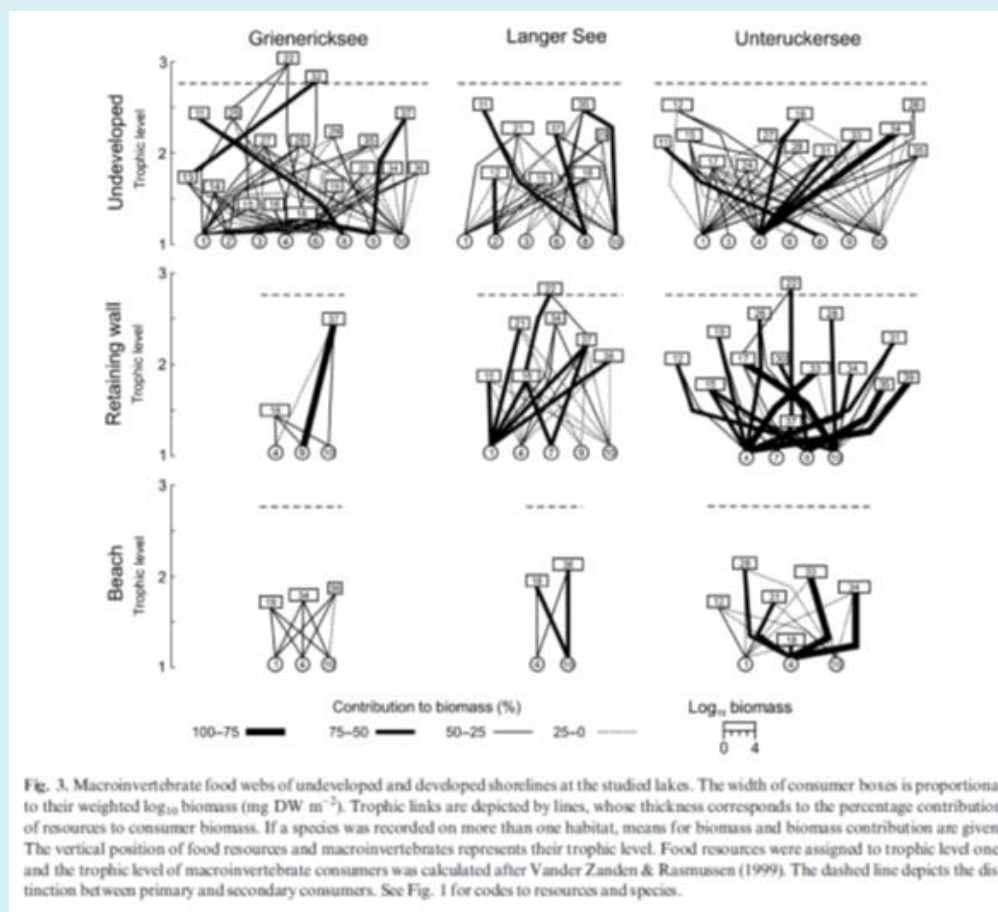
Figuur 2.1 Levenscyclus van de vis, weergegeven in verschillende levensstadia, deelhabitats en migratie daartussen. Larvaal en juveniel habitat zijn in deze illustratie niet expliciet opgenomen, maar bevinden zich tussen embryonaal en voedselhabitat.

2.6 Nutriënten en productie

Nutriënten (P, N, C) staan aan de basis van het voedselweb. Nutriënten bevinden zich in de waterkolom, gebonden in organisch materiaal en beschikbaar na afbraak hiervan, in de waterbodem en uit de interactie land-water bij periodieke **inundaties**. De productie van **zoöplankton** is voor (larvale en juveniele) vissen essentieel. Zoöplanktonproductie is gerelateerd aan de productie van **fytoplankton** en deze is gerelateerd aan de beschikbaarheid van nutriënten.

Het belang van natuurlijke oevers voor het voedselweb

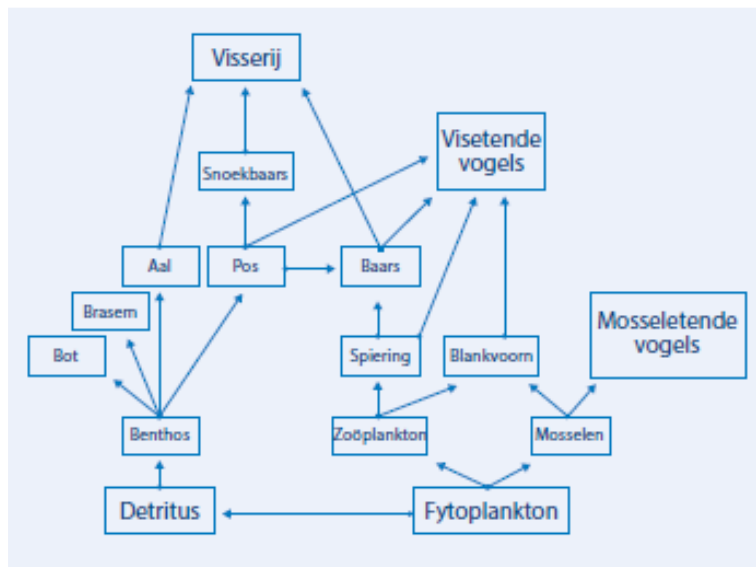
Onderzoekers hebben het voedselweb bestudeerd in drie meren (Grienericksee, Langer See en Unteruckersee) in Duitsland (Brauns et al. 2011). Ze hebben hierbij gekeken naar het voedselweb bij: een natuurlijke land-waterovergang ('undeveloped'), een harde oever in de vorm van een dijk ('retaining wall'), en een zandige oever in de vorm van een zwemstrandje ('beach'). In onderstaande figuur is voor de drie meren het voedselweb weergegeven voor de drie verschillende situaties.



Op de y-as van de figuren staat het trofische niveau (1 is het niveau van de consumenten die rechtsreeks leven van organismen die zonlicht vastleggen (niveau 0), 2 zijn organismen die de soorten van niveau 1 consumeren etc.).

In de natuurlijke situatie is: de biodiversiteit hoger (aantal soorten), zijn op verschillende trofische niveaus meerdere soorten aanwezig, zijn hogere trofische niveaus aanwezig, en is het voedselweb uitgebreider, complexer en bevat meerdere vergelijkbare relaties. Hierdoor is ecosysteem robuuster, indien er enkele schakels tijdelijk wegvallen dan blijft het systeem functioneren.

Een zoöplanktonbloei valt van nature samen met de fase waarbij larvale vis overschakelt van endogeen naar exogeen voedsel. De nutriënten-bijdrage vanuit periodiek overstroomd land betekent hiervoor een belangrijke bijdrage, evenals de snelle opwarming van deze zeer ondiepe zones in het voorjaar. De relatief hoge aanwezigheid van organisch materiaal in de permanent overstroomde oeverzone zorgt na afbraak eveneens voor een bijdrage aan de nutriënten influx. Levensstrategieën en ecologische eisen zijn nauw verbonden aan de 'flood-pulse'. De 'natuurlijke verblijftijd' van het water in de overstromingszone maakt het mogelijk dat soorten en formaten zoöplankton mee ontwikkelen met de groei van larvale vissen (bijv. van **rotifera** (raderdieren) naar **cladoceren** (watervlooien), van fijn naar grof zoöplankton).



Figuur 2.2 Schematische (vereenvoudigde) weergave van het voedselweb van de grote meren (bron: Turlings et al, 2017). Voedselrelaties van larvale en juveniele vissen ontbreken, maar kunnen in feite alle worden verbonden met zoöplankton.

Antropogene bemesting (N, P) (eutrofiëring) leidt weliswaar ook tot bloei van fytoplankton en (deels) zoöplankton, maar deze productie vindt overwegend plaats in het open waterareaal. Nog afgezien van het feit dat **hypertrofiëring** (overbemesting) leidt tot het verdwijnen van vegetatierijke oeverzones, is deze productie onvoldoende geschikt resp. nauwelijks beschikbaar voor larvale vis. Het voor larvale en juveniele essentiële deel van het voedselweb wordt door antropogene eutrofiëring niet alleen niet of nauwelijks 'bediend', maar deze verzwakt het voedselweb, verlaagt de biodiversiteit, verstoort natuurlijke predator-prooi-relaties en de natuurlijke opbouw van visgemeenschappen en populaties.

De voedselrijkdom en de productiviteit van de oppervlaktewateren in Nederland lopen de laatste decennia achteruit, met name in het IJsselmeergebied (o.a. Pohnke & Klinge, 2018).

Uit onderzoek in het IJsselmeergebied is gebleken dat onder het voedselarme water de waterbodems (uitgezonderd de toplaag) wel

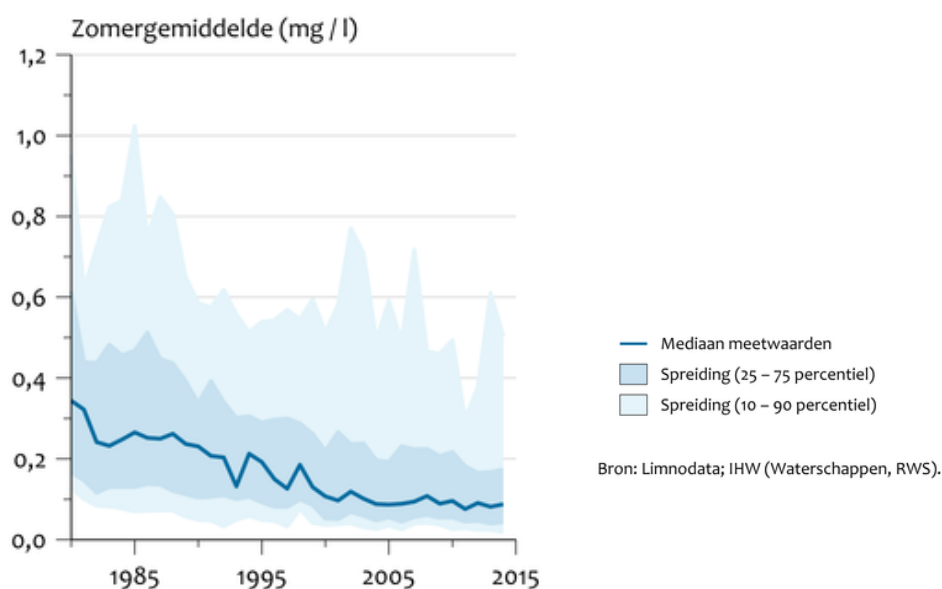
voedselrijk zijn, maar dat de nutriënten uit de bodem niet beschikbaar komen voor in de waterkolom resp. het voedselweb.

Waterkwaliteit – ontwikkelingen twintigste eeuw

De twintigste eeuw kenmerkte zich door grote problemen in de fysisch-chemische waterkwaliteit als gevolg van lozingen, industriële verontreinigingen en eutrofiëring. Tussen 1920 en 1970 nam de waterverontreiniging zeer ernstige vormen aan met soms massale vissterfte. In 1970 werd de Wet Verontreiniging Oppervlaktewateren (WVO) ingesteld. De WVO leidde tot een omvangrijk pakket maatregelen op het gebied van riolering, zuivering, vergunningen en handhaving. Toch waren in de periode 1970-1990 de problemen nog steeds zeer ernstig. Wel verschoof het probleem van de waterkwaliteit zich naar de **eutrofiëring**. Het water was troebel, waterplanten verdwenen en algen kwamen ervoor in de plaats.

Door de sanering van lozingen, de aanleg van rioolwaterzuiveringen, defosfatering, fosfaatvrije wasmiddelen en mestwetgeving nam het fosfaatgehalte vanaf de jaren tachtig steeds verder af. Dit was vooral te merken op de grote rivieren en de grote meren die daarmee in verbinding staan. Ook stikstof nam af, maar minder sterk en het verloop was geleidelijker.

De fosfaatgehalten in de Rijn zijn inmiddels de oudst beschikbare waarnemingen uit de jaren vijftig van de vorige eeuw dicht genaderd en dalen nu niet veel meer. De stikstofgehalten dalen nog wel verder. Het ligt in de lijn van de verwachting dat deze sterk gedaalde voedselrijkdom gevolgen heeft voor de hoeveelheid primaire productie en daarmee voor de voedselketen. Een verminderde hoeveelheid fytoplankton zorgt ervoor dat er minder voedsel aanwezig is voor zoöplankton en daarmee voor **planktivore** en andere vis.



Figuur 2.3 Zomergemiddelde fosforconcentratie in de Nederlandse meren tussen 1980 en 2015 (bron Compendium voor de Leefomgeving).

Naast kwantitatieve effecten op de productie van het fytoplankton kunnen echter ook effecten op de soortsamenvatting optreden, die doorwerken in de voedselketen. Dit is bijvoorbeeld het geval in het IJsselmeergebied. De "nieuwe" algen (die opkwamen nadat de bemesting afnam) hebben een lagere voedselkwaliteit waardoor watervlooien (voedsel voor jonge vis) en mossels in conditie en/of voortplanting worden geremd. Dit heeft te maken met een toename van de verhouding tussen de hoeveelheid koolstof en fosfaat in het water (Noordhuis et al. 2014). Momenteel bestudeert een team van de Universiteit van Amsterdam (achterliggende) processen en relaties.

In gebieden met veel slib kan vlokvorming optreden van algen met slibdeeltjes. Daardoor bezinken de algen sneller en zijn ze minder geschikt als voedsel voor watervlooien en mossels (Noordhuis et al. 2014).

De kuilvisserij: historische 'boost' van nutriënten?

Tot 1970 was sprake er van een intensieve visserij met de kuil op het IJsselmeer. Berekeningen van de Voorlopige Adviesraad IJsselmeervisserij uit de zestiger jaren van de vorige eeuw, wijzen erop dat sommige delen van de IJsselmeerbodem tot wel 7x per jaar met de kuil werden bevestigd, zeker toen motorvermogen en trekkracht na WOII fors toenamen. De kuil is een bodem beroerend vistuig. Denkbaar is dat de kuilvisserij daarmee tot 1970 heeft bijgedragen aan een periodieke flux van nutriënten uit de waterbodem naar de waterkolom, zowel van organische als anorganische oorsprong. En daarmee aan de hoge visproductie van dit systeem na de aanleg van de Afsluitdijk. De kuilvisserij was het meest intensief in het zuidelijk deel van het IJsselmeer, de gebieden die later vanwege de vruchtbare bodem zijn ingepolderd. De kuil werd in 1970 verboden vanwege de zeer hoge bijvangst van jonge vis, in het bijzonder juveniele snoekbaars.

2.7 Samenstelling visgemeenschappen

Het voorkomen van vissoorten en levensstadia van vissen wordt in sterke mate bepaald door het nutriëntengehalte van het water. Uit onderzoeken in meren is gebleken dat met een toenemende productiviteit als gevolg van het eutrofiëringsproces de visgemeenschappen van soorten-samenstelling veranderen. In het eutrofiëringstraject van **oligotrofe** naar **mesotrofe** (matig voedselrijk) omstandigheden valt de belangrijkste verandering in soortensamenstelling waar te nemen in de vervanging van Zalmachtigen door vertegenwoordigers van de familie van de Baarzen als meest dominante groep in de visgemeenschap. Bij een verdere eutrofiëring van mesotroof naar **hypertroof** verandert de dominantie van de Baarzen in een dominantie van vertegenwoordigers van de familie van de Karpers.

2.7.1 Biomassa visgemeenschap

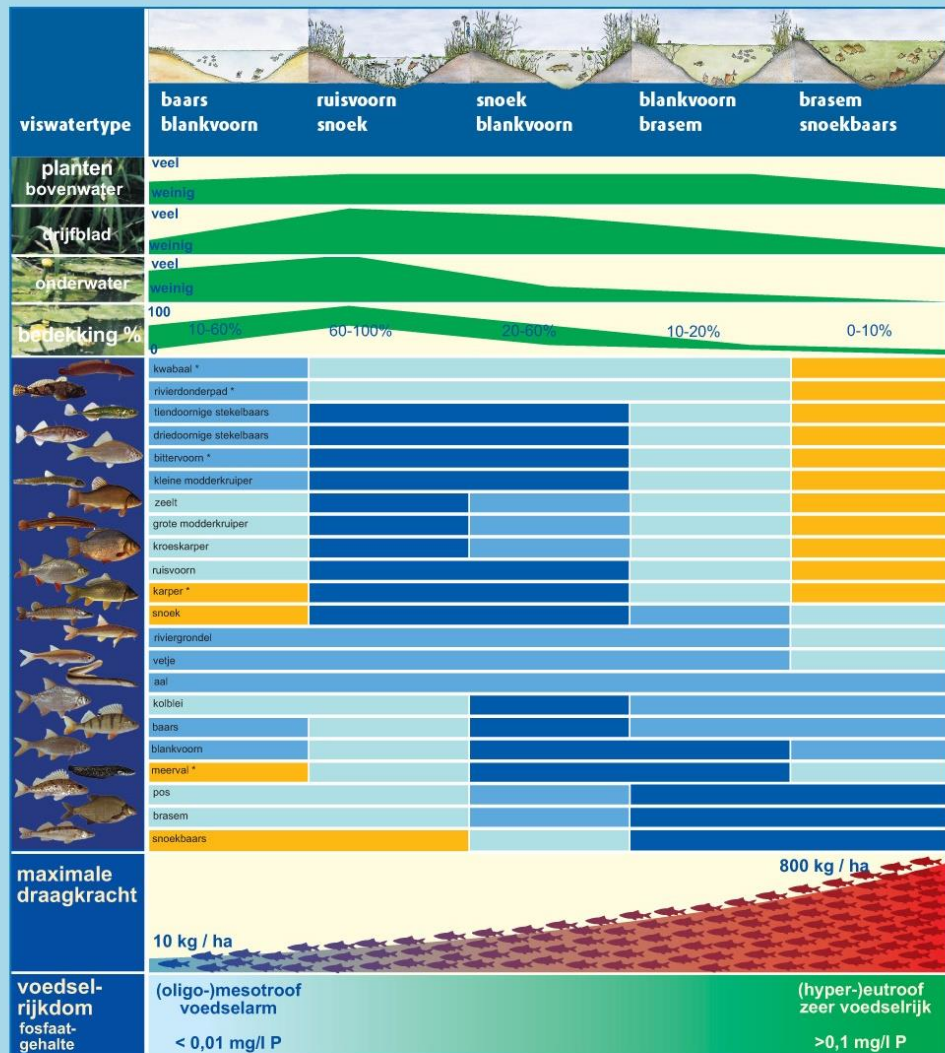
Het voorkomen van vissoorten en levensstadia van vissen wordt in kunstmatige en sterk veranderde wateren in sterke mate bepaald door het nutriëntengehalte, maar ook de of **trofiegraad** van het water. De trofiegraad is weerspiegeld in de samenstelling en grootte van de visgemeenschap. De trofiegraad bepaalt ook in hoge mate de productie van de vissoorten (Quak & Van der Spiegel, 1992 en refs. daarin). De draagkracht van de verschillende viswatertypen in kilo's biomassa voor de totale visgemeenschap en de dominante roofvissoort(en) is weergegeven in tabel 2.1.²

Tabel 2.1 Draagkracht - biomassa visgemeenschap (Quak & Van der Spiegel, 1992)

Viswatertype	Totale biomassa vis (kg/ha)	Biomassa roofvis (kg/ha)
Snoek-zeelt type	100-350	snoek 50
Snoek-blankvoorn type	300-500	snoek tot 100, baars tot 30
Blankvoorn-brasem type	350-600	snoek tot 30-50 en baars tot 10
Brasem-snoekbaar type	450-800	snoekbaars 10-50 (tot 80)

² Deze typering van visgemeenschappen is in samenhang met het type waterbodem, in feite gebaseerd op een nutriëntenrange, die samenhangt met het eutrofiëringsproces dat zich, vooral na 1960, in het merendeel van de Nederlandse oppervlaktewateren heeft voltrokken. Natuurlijke referenties, mede gebaseerd op natuurlijke peildynamiek, vormen geen onderdeel van de typering. De typering is derhalve van toepassing op kunstmatige of sterk veranderde wateren. Hierbij is feitelijk geen of nauwelijks sprake meer van een natuurlijke bijdrage aan de productie uit de land-waterovergangen.

Ontwikkelingsmogelijkheden vissoorten per ondiep-viswatertype



KWABAAL: verbinding met diep, helder water noodzakelijk; voorkeur voor holle oevers e.d. en helder water.

RIVIERDONDERPAD: afhankelijk van stenig substraat in combinatie met waterturbulentie (stroming, branding).

BITTERVOORN: aanwezigheid zoetwatermossels noodzakelijk voor voortplanting.

KARPER: populatie kan zichzelf alleen in stand houden, wanneer er voldoende paaien opgroei gebied (plantenrijk, ondiep water met weinig roofvis) aanwezig is; volwassen karper kan zich in alle watertypen handhaven.

MEERVAL: komt de laatste eeuwen nagenoeg uitsluitend voor in Haarlemmermeergebied.

ONTWIKKELINGSMOGELIJKHEDEN

☒ optimaal

voldoende

	volled
	beperkt

☐ nauwelijks of geen

Figuur 2.4 Viswatertypering voor ondiepe, stilstaande en langzaam stromende wateren (in deze typering worden de wateren tot 6 meter diepte tot de ondiepe wateren gerekend).

3 **Meren en oevers in historisch perspectief**

De levenscyclus van vissen (voortplanting, opgroei, voedsel bemachtigen, verplaatsingen) is in de natuurlijke situatie afgestemd op de seizoensgestuurde peildynamiek van het water, in combinatie met grote arealen geleidelijk aflopende oevers die periodiek overstromen. De meeste vissoorten die in Nederland leven zijn optimaal evolutionair aangepast aan de omstandigheden die vroeger in Nederland heersten. Hun ontogenetische ontwikkeling en ontwikkelde levensstrategieën – bijv. snoek, kwabaal, cypriniden (familie van eigenlijke karpers) – zijn fundamenteel gerelateerd aan peildynamiek (primair voorjaar) en grote arealen geleidelijke land-waterovergangen. Om te begrijpen hoe de veranderingen in deze processen in met name de afgelopen eeuw hebben ingegrepen in het leven van de vis, wordt in dit hoofdstuk een beeld geschetst van Nederlandse meren in de historische situatie. Een goed beeld van de historische situatie dient meteen als referentie voor verbeteringen van de huidige situatie.

3.1 **Historische waterhuishoudkundige situatie meren**

De periode van geringe menselijke beïnvloeding staat ver af van de huidige toestand. Al sinds de Middeleeuwen wordt de waterhuishoudkundige situatie sterk door de mens beïnvloed. Laag-Nederland werd frequent overstroomd door de zee en de hierin uitmondende rivieren en het water werd veelal gekarakteriseerd door een brak, **estuariën** (zoet-zout overgang) karakter. Deze wateren werden ook na het ontstaan sterk beïnvloed door de zee (Kroes et al., 2010). Een aantal meren in het IJsselmeergebied en de Zuidwestelijke Delta, vormden zelfs tot ver in de twintigste eeuw onderdeel van de Noordzee of de Zuiderzee.

In een al wel door de mens beïnvloede situatie, maar met een nog tamelijk natuurlijke peildynamiek, kenden veel meren vooral in de winter en het voorjaar grote arealen periodiek overstroomde boezemlanden en oeverzones. Ook overstromingen vanuit rivieren kwamen veel voor. Smeltwater en verhoogde neerslag zorgden voor een verhoging van het waterpeil in de rivieren, waardoor deze buiten hun beddingen traden en uiterwaardplassen vormden. De waterafvoer was in die tijd traag en gedempt, waardoor er in de lager gelegen delen pas laat in het voorjaar sprake was van een afnemend waterpeil. Gedurende de zomer daalde het water verder waardoor er kansen ontstonden voor het zich ontwikkelen en uitbreiden van **emergente vegetatie** (waterplanten die wortelen in de waterbodem en boven het water uitsteken) (Ligtvoet & Grimm, 1992). Door deze overstromingen kwamen in de bovengenoemde gebieden grote arealen ondiepe, vegetatierijke oeverzones voor.

In de twintigste eeuw werd de waterbeheersing zo geperfectioneerd en gedimensioneerd, dat de nog resterende dynamische, natuurlijke

processen definitief werden beteugeld. Wat resteerde waren geïsoleerde en **stagnante** (niet stromende) watersystemen die nu de hoofdmoot vormen van de meren in Nederland. Uitsluitend in de gedeelten waar verlandingsprocessen en fluctuerende waterpeilen in stand bleven, hebben zich rijk begroeide arealen met watervegetatie en oevervegetaties kunnen vormen met periodiek overstroomde oeverlanden (Kroes et al, 2010). Op de effecten van het onnatuurlijk peilbeheer wordt ingegaan in 4.3.

3.2 Vissen in de historische situatie

De zoetwatervissoorten die zich in de voormalige moerasdelta handhaafden hadden in het algemeen als kenmerk dat ze vrij tolerant waren voor variaties in zuurstofgehalte, zoutgehalte, temperatuur en zuurgraad (Ligtvoet & Grimm, 1992). De toleranties van deze soorten laten zien dat zij hun levensstrategieën hebben aangepast op dit van oorsprong zeer dynamische milieu.

De vroeger vrij algemene aanwezigheid van de kwabaal in meren (Bosveld et al., 2015) wordt beschouwd als indicatief voor de historische condities met sterke peilfluctuaties, grote overstromingsgebieden, connectiviteit en variatie in habitats. Met name de jonge stadia zijn sterk afhankelijk van ondiepe oeverhabitats (Bosveld, 2009; Kroes et al, 2010). De snoek stelt vergelijkbare ecologische eisen aan het paai- en opgroei-habitat (Raaijmakers, 1988; Grimm & Klinge, 1996; Kroes et al., 2010). Snoeken zijn veelal afhankelijk van ondergelopen vegetatie omdat ze vroeg in het voorjaar paaien wanneer de groei van waterplanten nog niet op gang is gekomen. De preferentie voor dergelijke habitats houdt mede verband met de voedsleecologie van de larven (zie verder hoofdstuk 6).

Ook de karper is een voorbeeld van een soort die ooit een levensstrategie heeft ontwikkeld in samenhang met de verschijnselen zoals de periodieke overstroming van de vegetatierijke vloedvlaktes in het voorjaar (Quak, 2014).



Paaiende karper; preferentie van zeer ondiepe, begroeide arealen is primair gerelateerd aan optimaal opgroei-habitat.

Op de visstand en de ontwikkelingen in de huidige situatie wordt nader ingegaan in het volgende hoofdstuk.

Voorwaarden waterkwaliteit: de Watermolen

De voorwaarden voor een goede, natuurlijke waterkwaliteit zijn te verbeelden als een molen met vier wieken. *De eerste wiek* is voor Nederland de natuurlijke stroom van voedingsstoffen van de bron van een rivier naar een voedselrijke en daarmee ook ooit een zeer visrijke delta. *De tweede* is een natuurlijke overgang van land naar water bij een natuurlijke peildynamiek, met relatief de hoogste peilen in het voorjaar. Dit betreft niet alleen rivieren en beken, maar ook de meren en plassen. *De derde wiek* van de watermolen vormt de mariene input, vooral in de vorm van trekvis. In het verleden trokken letterlijk honderdduizenden zalmen en elften van de zee naar de Rijn, miljoenen finten trokken de Rijn en de Maas op, en ook in de Zuiderzee was een jaarlijkse invasie van haring en (niet altijd) ansjovis. Vissen die na de voortplanting massaal stierven en daarmee ook zorgden voor een belangrijke bijdrage aan natuurlijke voedingsstoffen.

De vierde en laatste wiek wordt gevormd door de waterplanten (interne eutrofiëring), invallend blad en ander organisch materiaal, die van het water en de oevers een natuurlijk ecosysteem maken. Van deze natuurlijke watermolen, als motor van ecosysteemprocessen, resteert anno 2019 nog maar weinig. De eerste wiek, van de natuurlijke aanvoer van water van bron tot monding is onder andere door de vele stuwen in beken en rivieren sterk verminderd. De waterafvoer is nu in het gehele Rijnstroomgebied verregaand 'genormaliseerd'. De tweede wiek, met de natuurlijke land-waterovergangen, heeft ernstig te lijden van harde oevers en beschoeiingen en vaste waterpeilen. Echte boezemlanden bijvoorbeeld, die geregeld onder water staan, zijn er nauwelijks meer. De overgangen tussen zout en zoet zijn met name door de Deltawerken en de Afsluitdijk drastisch veranderd. De vierde wiek tenslotte, is door maaibeheer, eutrofiering en onderhoud aan de waterwegen ook verarmd (bewerking Quak, 2014).

3.3 Historie waterkwaliteit en vissen

De bronnen die er zijn over de historische visstand in Nederland, geven voor zo'n 100 jaar geleden de indruk van een (zeer) grote visrijkdom, zowel in aantallen als in soortensamenstelling. Naast de algemene soorten als aal, baars, brasem en voorn, springt de aanwezigheid van kwabaal, grondel, karper, alver en zeelt in het oog. Er werd gevist op een breed spectrum van soorten. Dit weerspiegelt ook dat de visstand zelf gevarieerd was in het licht van een nog steeds tamelijk natuurlijke peildynamiek, voldoende paai- en opgroeigebieden, een ruime voedselproductie en een voldoende waterkwaliteit. Verbindingen (migratiemogelijkheden) en voldoende soortspecifieke leefgebieden in kwaliteit en omvang, waren in het begin van de 20^{ste} eeuw nog ruim voorhanden.

Nieuwe problemen dienden zich echter vanaf 1920 aan: de achteruitgang van de fysisch-chemische waterkwaliteit als gevolg van lozingen en industriële verontreiniging. Grootschalige vissterfte kwamen steeds vaker voor. Tussen 1920 en 1970 voltrok zich voor vissen en vissers in ons land een regelrechte tragedie. Het departementale 'Jaarverslag over de

visserij' meldt over 1959: *De waterverontreiniging nam zeer ernstige vormen aan*. Er bleek een lange weg te gaan. Mede door de lobby van de beroepsvisserij en sterk groeiende en stevig georganiseerde sportvisserij, werd in 1970 de Wet Verontreiniging Oppervlaktewateren (Wvo) versneld ingesteld. De Wvo leidde tot een omvangrijk pakket maatregelen op het gebied van riolering, zuivering, vergunningen, handhaving en financiering van deze broodnodige maatregelen. In deze periode verschoven de problemen van zichtbare lozingen en verontreinigingen naar het veel meer sluipende probleem van de eutrofiëring.

Vanaf 1960 deed zich als gevolg van de eutrofiering het verschijnsel van "verbraseming" voor. Toenemende algenbloei leidde tot achteruitgang van vegetatie en daarmee de snoekstand, in hoge mate versterkt door het verdwijnen van periodiek geïnundeerde oeverzones. De aanwas van brasem kon daarmee door de snoek niet meer worden gereguleerd. Het leidde voor veel plassen en meren tot een transitie naar een brasem-snoekbaars dominantie in de visstand, met veel kleine, slecht groeiende brasem tot gevolg.

De waterkwaliteit – in het bijzonder het zuurstofgehalte – lijkt de afgelopen decennia aanzienlijk verbeterd. Vissterfte komt nog maar incidenteel voor. Maar de visstand anno 2019 is nog ver verwijderd van de toestand rond 1900 (Jaarverslagen en documentatie Visscherijinspectie, 1912). In de 20^e eeuw werd het Nederlandse water meer en meer aan banden gelegd ten behoeve van veiligheid, voedselproductie en bevolkingsgroei. Het karakter van de oppervlaktewateren voor vissen veranderde structureel. Kunstwerken, een op de landbouw toegesneden peilbeheer en ruilverkavelingen hebben natuurlijke processen lamgelegd. Houten sluisdeuren ("visvriendelijk lekkend") werden vervangen door beton en staal. De dynamiek en natuurlijk fluctuerende waterpeilen en de boezemlanden zijn verdwenen en daarmee de processen die vormgeven aan biologisch gezond water, met de daarbij horende rijke visstand. Sluipend en verborgen onder de zichtbare problemen van de waterverontreiniging en de eutrofiering, werden daarmee ook de processen geminimaliseerd die van nature zorgen voor een goede en gezonde visstand.

De visstand in termen van soortenrijkdom, populatieopbouw en productie zit anno 2020 'gevangen' tussen grotendeels het ontbreken van natuurlijke processen en de afname van nutriënten door waterkwaliteitsmaatregelen (naar Quak & Van Aalderen, 2013A, 2013B).

4 Kenmerken land-waterovergangen van meren en belang voor vissen

In dit hoofdstuk worden verschillende ontwerpaspecten van land-water overgangen beschreven. Cruciaal daarin is een belangrijke vuistregel die de relatie beschrijft tussen de grootte (en dus de leeftijd) van de vis en de optimale waterdiepte van het habitat. In totaal zijn er 11 factoren die van belang zijn voor het ontwerp van een land-water overgang. De boodschap van dit hoofdstuk is niet dat al deze 11 factoren in een bepaalde optimale stand moeten staan. Integendeel, variatie is het sleutelwoord. Door een lappendeken aan variatie te creëren in ruimte en tijd kunnen meerdere vissoorten in verschillende levensfasen bediend worden.

4.1 Heterogeniteit oeverhabitat in ruimte en tijd

De oeverzone van een meer heeft een relatief grote ruimtelijke variatie ten opzichte van de diepere zone van het water. Deze variatie van het habitat is het gevolg van verschillen in:

- diepte
- substraatsamenstelling
- aanwezige structuren (beschutting/**refugia**)
- windwerking (stroming en golven, opwerveling bodemmateriaal)
- temperatuur
- licht
- voedingsstoffen
- vegetatie en voedsel (organismen/deeltjes)

De heterogeniteit is zowel op micro- als op macroniveau aanwezig en creëert een 'lappendeken' ('patchwork') waarin verschillende vissoorten en levensstadia met ieder hun eigen habitateisen een geschikte biotoop kunnen vinden. Het gaat hierbij om biotische en abiotische factoren en de interacties daartussen. Deze worden in de volgende paragrafen uitgewerkt. Een beter beeld van de factoren die een rol spelen en welke manier ze samenhangen biedt beheerders handvatten om de effectiviteit van maatregelen in te schatten.

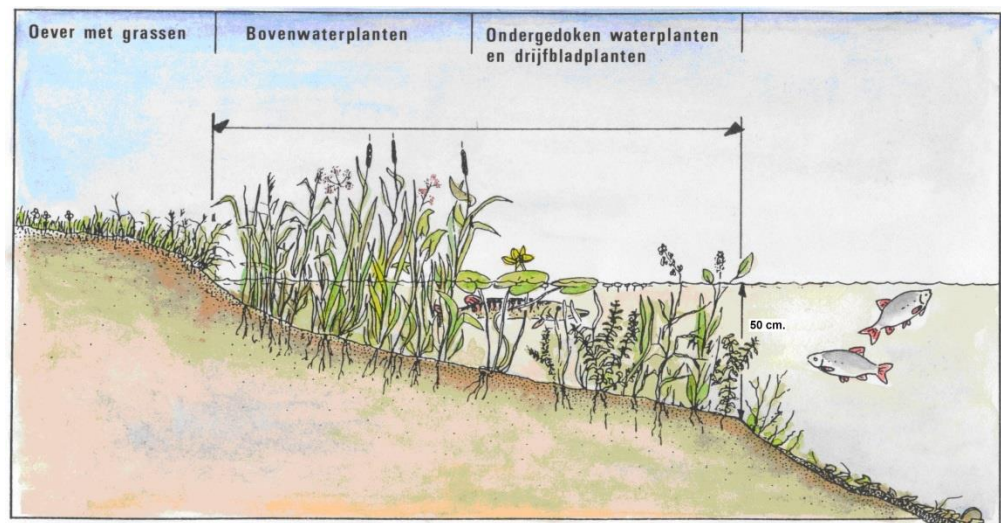
Naast ruimtelijke variatie treedt ook temporele variatie in de leef-omgeving op. De temperatuur stijgt en daalt in de loop van de seizoenen. Variaties in wind hebben effect op de opwerveling van bodemmateriaal. Afwisselende perioden van neerslag en droogte kunnen de samenstelling van het water en de diepte beïnvloeden. De zuurstofgehaltes stijgen en dalen als gevolg van wisselende intensiteit van fotosynthese en afbraak-processen. De geschiktheid van(deel)habitats voor vissen en hun voedsel-bronnen worden bepaald door dergelijke factoren.

4.2 Diepte en steilte talud

Een natuurlijk meer heeft glooiende oevers en een relatief groot aandeel ondiepe oeverzone (**litoraal**) ten opzichte van het diepere water. Het

voorkomen van met name de emergente en drijfbladwaterplanten en in mindere mate de **submerse** vegetatie (onderwaterplanten), wordt voor een groot deel bepaald door de aanwezige ondiepe oeverzone van een water (zie figuur 4.1).

Nederlandse meren zijn in verband de veiligheid en of andere functies, zoals de landbouw, vaak beschoeid. Over het algemeen zijn de natuurlijke grillige oevervormen met ondiepe, luwe baaien ook verdwenen bij het aanleggen van de beschoeiing. Dit betekent vaak dat talud steil is en dat er een relatief gering areaal ondiepe oeverzone is, waardoor er minder variatie in het habitat aanwezig is.

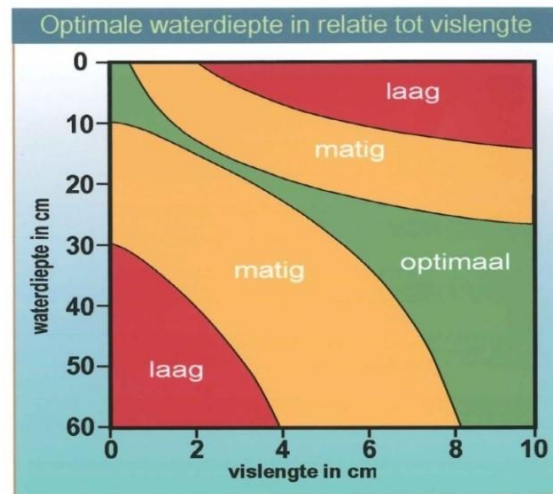


Figuur 4.1 Natuurlijke oever met een glooiende talud en karakteristiek begroeiing met verschillende typen vegetatie.

Oeverbeschoeiing zoals stortsteen is vaak eentonig en biedt weinig gevarieerd habitat. Andere vormen van oeverbeschoeiing zoals palen of damwanden zijn over het algemeen een weinig geschikt biotoop voor planten en dieren. Dergelijk materiaal kan wel onderdak bieden aan diersoorten die hard substraat verkiezen, dat elders in het meer schaars kan zijn.

Belang voor vissen

Jonge vis selecteert bij voorkeur een waterdiepte waarbij het risico op predatie door roofvis (van onderaf) resp. visetende vogels (van boven) wordt geminimaliseerd. Door de voortdurende dreiging van predatie gebruikt visbroed min of meer verplicht het ondiepe water (oeverzone, land-waterovergangen, overstromingsgebieden) als habitat. Tegelijkertijd fungeert dit als fourageerhabitat, vooral in relatie tot de hoge planktonproductie. Deze voorkeursdiepte verandert bij toenemende lengte van de vis. De grote gevoeligheid voor predatie van kleine vissen in dieper water, en grotere vissen in ondiep water is weergegeven in figuur 4.2.



Figuur 4.2 Preferentie van waterdiepte in relatie tot het predatierisico op basis van de lengte van de prooivis en predatortype (roofvis resp. visetende vogels) (naar Schlosser, 1991).

Veel predatoren zijn selectief op de prooilengte. Dit heeft gevolgen voor de verspreiding en ecologische relaties van de (prooi) vissen op micro- en macroschaal. Naast het vermijden van predatie speelt de beschikbaarheid van voedsel (plankton) een rol in ondiepe, vruchtbare en snel opwarmende wateren. Wanneer er te weinig ondiep waterareaal aanwezig is, kan de predatiedruk sterk toenemen wat kan bijdragen aan vermindering van de rekrutering en jaarklassterkten.

Een gering oeverzoneareaal kan ook leiden tot sterkere voedselconcurrentie. Dit leidt tot verminderde groei en hogere sterfte (lagere rekrutering) van vissen (zie verder hoofdstuk 0 en Bijlage III).

Vanzelfsprekend fluctueren peilen en beschikbare arealen ook onder natuurlijke omstandigheden. Dit kan tot gevolg hebben dat goede en minder goede jaarklassen elkaar afwisselen, maar wel binnen grenzen. Structurele, antropogene veranderingen kunnen leiden tot veel grotere veranderingen in populatie-opbouw en samenstelling van de visgemeenschap (meestal negatief), mede op basis van de hiervoor aangegeven interacties.

Steile oevertaluds en oeverbeschoeiingen bieden over het algemeen weinig gelegenheid voor schuilen, voedsel zoeken en voortplanting van vissen. Stortstenen oevers bieden wel een bepaalde mate van schuilruimte maar faciliteren ook de vestiging en verspreiding van exotische grondels in grote dichtheden (Van Kessel et al., 2016).

Deze exotische grondels staan er om bekend dat ze competitief zijn met andere bodembewonende vissoorten om voedsel en habitat (Borcherding et al. 2013; Verreycken, 2013) en ook om de predatie van visseneitjes (Chotkowski & Marsden, 1999; Schiphouwer, 2011).

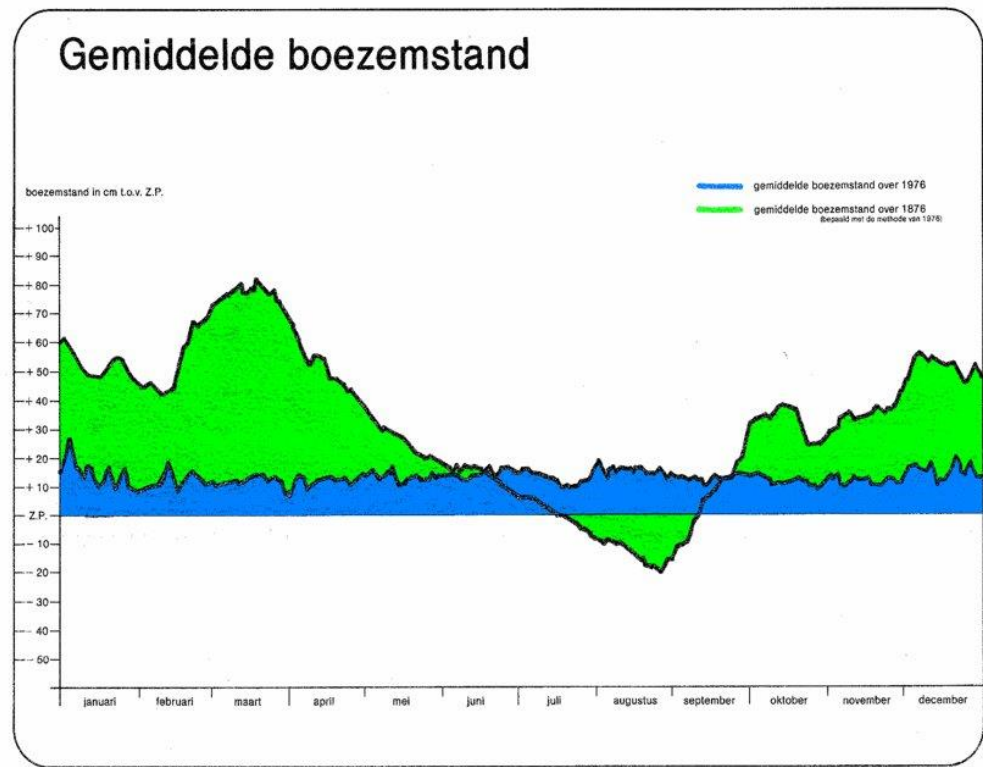


Beeld van de een gevarieerde oever met riet en steenstort.

Een belangrijke factor voor vissen vormen de wintercondities. Veel soorten migreren naar een winterhabitat waar het risico op bevrozing en predatie geringer is. Optimaal winterhabitat moet daarom een relatief groot volume (voldoende diepte) en een hoge mate van beschutting hebben. Zo is bekend dat (jacht)havens in de winter aan veel vissoorten een belangrijk tijdelijk onderkomen bieden (Quak, 1994).

4.3 Peildynamiek

De interactie tussen land en water speelt van nature een belangrijke rol in het aquatisch ecosysteem. Een van de aspecten is het transport van voedingsstoffen en organisch materiaal van het land naar het water. Bij natuurlijke peilregimes waarbij oevers periodiek onder water komen te staan zal de instroom van genoemde stoffen ervoor zorgen dat veel voedsel wordt aangevoerd en opgenomen in het voedselweb in de ondiepe oeverzone. Snelle opwarming van het ondiepe water in het voorjaar leidt tot een hoge abundantie van resp. fytoplankton en zoöplankton (in een ontwikkeling van fijn naar grof, passend bij de voedselpreferenties van larvale en juveniele vis).



Figuur 4.3 Verloop van de gemiddelde boezemstand in Friesland voor de jaren 1876 (groen) en 1976 (blauw). In de 19de eeuw stroomde nog een groot areaal boezemland in het voorjaar onder water. De grootste piek valt van nature samen met de paai en larvale fase van bijv. de snoek en de kwabaal. Het overlevende visbroed migreerde met het uitzakken van het peil in de zomerperiode mee naar het permanent natte areaal. Rietkragen e.d. vormden dan voorkeurs habitat voor juvenielen. Bij het huidige vastgelegde peil en het nog zeer beperkt aanwezige areaal boezemland, resteert in feite nog maar marginaal paai- en opgroeihabitat in vergelijking met de 19de-eeuwse situatie (bron figuur: provincie Friesland).

Van nature vonden waterpeilfluctuaties plaats door seizoensgebonden variaties in de instroom van regen, aanvoer van rivierwater, getij en op- en afwaaiing. Verschillen tussen droge en natte jaren hadden een grote invloed op de vegetatieontwikkeling. Tegenwoordig resteert hiervan in de meeste meren alleen nog op- en afwaaiing (Van Herpen et al. 2015).



Rietvegetatie bij fluctuerend peil.

Het waterpeil kan effect hebben op het doorzicht door processen, zoals een veranderende **resuspensie** van de waterbodem door een andere waterdiepte. Veel organismen zoals waterplanten, mossels, bodemalgen, worden beïnvloed door het waterpeil en kunnen op hun beurt weer een effect hebben op de waterkwaliteit en de voedselketen.

Natuurlijke peilfluctuaties met een hoog peil in winter en voorjaar en een laag peil in zomer en najaar (en kortdurende tijdelijke fluctuaties) vormen als het ware de natuurlijke hartslag van het systeem, die belangrijk is voor de ontwikkeling en instandhouding van aquatische levensgemeenschappen. Het samenspel van waterbeweging en golfwerking, de samenstelling van het sediment, de vorm van de oeverzone en grootte en frequentie van waterpeilfluctuaties zorgt voor een scala aan milieucondities dat leidt tot gevarieerde oevervegetaties (Coops, 2002). Peilfluctuatie remt verlanding doordat strooisel wegspoelt bij hoog water, en houdt open water en boomloos moeras in stand. Bij geen of een geringe peilfluctuatie ontstaat snel verruiging en opslag met wilgen.

Het reguleren van het peil heeft een grote invloed op areaal en samenstelling van emergente waterplanten, ofwel helofyten. Door het vast peilbeheer is het Nederlandse areaal van deze vegetaties sterk afgenomen in de afgelopen decennia (Coops, 2002).

Helofyten zoals riet en lisdodde zijn over het algemeen meerjarig en vegetatieve vermeerdering via wortelstokken is een belangrijke vorm van uitbreiding en overleving van de planten. Daarnaast is ook zaadvorming en kieming van belang, met name voor vestiging in nieuwe habitats. Beide vormen van overleving/uitbreiding worden beperkt door een gebrek aan peildynamiek, begrazing door ganzen, en gebrek aan nutriënten en harde beschoeiing (Van der Winden, 2016).



Vermeerdering van riet slaagt alleen bij natuurlijke peilfluctuatie, en droogval op het juiste moment.

Effecten van peilfluctuaties in een meer hangen samen met de vorm van de oevers van het water. In een diep meer met steile oevers zal de invloed van het peil op het systeem gering zijn omdat maar een relatief gering oppervlak onder water of juist droog komt te staan (Coops, 2002).

Belang voor vissen

De grote veranderingen in de Nederlandse visstanden worden vaak geweten aan de eutrofiering. Dat is ten dele waar. Een belangrijke negatieve factor is het verdwijnen van dynamiek (natuurlijk peil), de verbinding met essentiële habitats zoals ondergelopen oeverlanden en het verdwijnen van deze habitats (landbouw, ruilverkavelingen e.d.). In de 20ste eeuw werd het water meer en meer aan banden gelegd door industrialisatie, economische ontwikkeling, voedselproductie en de behoefte aan veiligheid. Het karakter van de Nederlandse oppervlaktewateren veranderde hierdoor diepgaand. Riviernormalisaties, Deltawerken, kunstwerken, een op de landbouw toegesneden peilbeheer en ruilverkavelingen hebben natuurlijke processen lamgelegd.

De problemen van de waterverontreiniging hebben lang gemaskeerd dat de mens gelijktijdig ook grootschalig heeft ingegrepen in de natuurlijke dynamiek (Quak & Van Aalderen, 2013). Sluipend en verborgen onder de zichtbare problemen van de waterverontreiniging, werden daarmee ook de processen geminimaliseerd die van nature zorgen voor een goede en gezonde visstand.

De teloorgang van vissen als snoek en kwabaal in bijv. Friesland is voor een groot deel te wijten aan de waterhuishoudkundige veranderingen en het verdwijnen van de zgn. boezemlanden. Maar dat geldt bijv. ook voor het Hollands-Utrechtse plassengebied. En de buitendijkse gebieden, ook de arealen tussen zomer- en winterdijken (bijv. Eempolders).

Veel vissoorten maken gebruik van ondiepe waterzones, voor het foerageren, de ei-afzetting en de opgroei van jonge vis, omdat ze in het voorjaar snel opwarmen. Sommige vissoorten, zoals de snoek, zetten bij voorkeur hun eitjes af in tijdelijk overstroomde (grassige) oeverzones.

De timing van de peildynamiek is ook van belang. De paaitijd van de verschillende vissoorten varieert in de tijd. Roofvissen als snoek en baars paaïen vroeg in het voorjaar wanneer het waterpeil van nature hoog is. Tegen de tijd dat hun broed ongeveer 4 cm groot is en kunnen ze van dieet overschakelen op visbroed. Ze kunnen leven van de eitjes en kleiner broed van prooivissen die zich later in het voorjaar of in de zomer voortplanten. Voor een geslaagde voortplanting (rekrutering) is duur van een hoog peil van belang: deze zou moeten aanhouden van ongeveer januari/februari tot april/mei (afhankelijk van verloop winter). Als een watersysteem in deze periode geen natuurlijk peilverloop heeft, kunnen predator-prooi-relaties verstoord raken wat uiteindelijk zowel voor roofvis als prooivis negatief zal uitpakken.



Open rietvegetatie in het voorjaar; de ontwikkeling van perifyton ('Aufwuchs') aan de stengels kan een relevante voedselbron zijn voor jonge vis.

Peildynamiek heeft alleen zin als het areaal dat overstroomt bij een hoger waterpeil aanzienlijk is – bij steile stortstenen taluds heeft peilverhoging nauwelijks uitbreiding van geschikt habitat tot gevolg. Een (flauw) glooiend talud is ook van belang omdat de voorkeursdiepte van jonge opgroeiende vis verandert met toenemende lengte (zie ook paragraaf diepte).

4.4 Watervegetatie en andere structuren

Watervegetatie en variatie in tijd en ruimte

Macrofyten, ofwel waterplanten die met het blote oog zichtbaar zijn, kunnen door hun verscheidenheid aan groeivormen in het water worden ingedeeld in vijf hoofdgroepen: **submerse of ondergedoken waterplanten, drijfbladplanten**, emergente waterplanten, draadalgen en kroos.



Ondergelopen grasland dat geschikt is voor het afzetten van de eitjes door de snoek.

De aanwezigheid, abundantie en soortensamenstelling van de watervegetatie worden bepaald door het lichtklimaat (met name ondergedoken waterplanten), stroming, waterdiepte, beschikbaarheid van voedingsstoffen, type waterbodem, inlaat en verblijftijd en daarnaast zaken als saliniteit, pH en buffercapaciteit.

De aanwezigheid van waterplanten in de loop van het jaar varieert sterk. De meeste soorten beginnen zich in de loop van het voorjaar te ontwikkelen, kennen een sterke groei in de zomer en sterven af in het najaar en overleven de winter in of op de waterbodem. Over het algemeen varieert de abundantie (sterk) tussen de verschillende jaren, als gevolg van de temperaturen in voorjaar en zomer, het aantal zonuren en het waterpeil (Hoogenboom, 2014).

Structuren

Bij andere natuurlijke structuren in de oeverzone kan worden gedacht aan dode stengels, wortels of takken (bijvoorbeeld door het niet verwijderen van afgebroken takken of omgevallen bomen). Door afslag van oevers en de aanwezigheid van stammen, takken en wortels kunnen ook holtes / holle oevers ontstaan. Daarnaast kunnen ook stenen van allerlei formaten, schelpen en oneffenheden in de waterbodem structuur,

beschutte plekken en daarmee variatie in het habitat geven.

Er kunnen ook niet-natuurlijke structuren aanwezig zijn in de oeverzone zoals beschoeiingen en verschillende objecten en materialen die in het water terecht zijn gekomen.

Op genoemde substraten kunnen allerlei bacteriën, algen, schimmels en ongewervelde dierlijke organismen groeien die gezamenlijk **perifyton** worden genoemd en welke een belangrijke bijdrage leveren aan het voedselweb (Van Dam et al. 2002; Pohnke & Klinge 2018).



Geleidelijk aflopende oever, begroeid met helofyten

Belang voor vissen

Waterplanten vormen een belangrijk onderdeel van de leefomgeving van vissen en andere organismen in meren. In allerlei soorten en groeivormen bieden zij paai- opgroei- en schuilplaatsen aan **fytofiele** (voor een deel of alle levensstadia gebonden zijn aan watervegetatie) maar ook minder kieskeurige vissoorten. Planten leveren bovendien voedsel in de vorm van insectenlarven, slakken en andere ongewervelde dieren die op en tussen de vegetatie leven. Soms vormen de planten zelf het voedsel.

Waterplanten beïnvloeden ook de niet-levende omgeving. Ze veranderen de fysisch-chemische samenstelling van het water door opname van nutriënten en de productie van zuurstof. Ze vangen licht weg en wijzigen de structuur en chemische samenstelling van de waterbodem. Daarnaast temperen waterplanten de waterbeweging en remmen ze de ontwikkeling van algen, waardoor het water helderder wordt.



Brede rietkraag, met vegetatieontwikkeling richting het open water areaal.

Ondiepe oeverzones zijn vaak begroeid met watervegetatie. Een aantal karakteristieke meervissoorten behoort tot het ecologische gilde van de fytofiele soorten. Deze soorten zetten hun eitjes af op de watervegetatie en zijn daarvoor afhankelijk van ondiepe oeverzones. Ruisvoorn, snoek en zeelt horen bij deze groep van fytofiele ofwel limnofiele soorten.

In het algemeen zullen de meeste grotere meren niet dichtgroeien met waterplanten, door een combinatie van windwerking, het gebrek aan peildynamiek (bijvoorbeeld riet) en de het ontbreken van waterplanten in diepere gedeelten.

Ook op en tussen andere natuurlijke en niet natuurlijke structuren kan de vis eitjes afzetten en kunnen jonge vissen opgroeien. Deze structuren bieden variatie in het habitat waar de vis kan foerageren en kan schuilen tegen predatie. Door dergelijke structuren kunnen ook holle oevers ontstaan die geschikt kunnen zijn voor het schuilen van bepaalde vissoorten zoals de meerval en de kwabaal.

Daarnaast kan het perifyton dat groeit op deze structuren, zoals, stenen, hout en planten, een belangrijke bron van voedsel zijn voor onder meer vissen (Van Dam et al. 2002; Pohnke & Klinge 2018).



Figuur 4.4 Oever met geschikt habitat voor de paai- en opgroei van bijvoorbeeld de snoek.

4.5 Wind-, stroming en golfwerking

Meren zijn min of meer stilstaande wateren. Windgolven vormen de belangrijkste krachten op de oevers. Bij grote strijklengtes kan de wind voor opstuwing en golven van ruim een meter zorgen en afslag van oevers tot gevolg hebben.

Het maakt verschil over welke oever van een meer je het hebt: de overwegende windrichting is in ons land zuidwest. Daardoor wordt de noord-oostoever van een meer het meest door de wind en daarmee de golfslag beïnvloed. Deze waterbeweging door wind neemt toe met de strijklengte. Dit is de afstand tussen de oevers in de overwegende windrichting. De strijklengte kan onderbroken worden door dijken, strekdammen, eilanden en legakkers.

De grootte van de golven is ook afhankelijk van de diepte van het water: bij een toename van de diepte neemt de golfwerking af. Aan de luwe of lijzijde van een meer (zuidwestoever) is de blootstelling aan de wind en daarmee de golfslag gering. Behalve door de wind kan golfslag ook ontstaan door scheepvaart.

Bij een langere strijklengte ontstaat ook **afwaaiing** en **opwaaiing** waardoor een verschil in de waterspiegel ontstaat aan de windzijde en de luwe zijde: afwaaiing is een waterstandsverlaging aan de luwe zijde van het meer, opwaaiing is een waterstandsverhoging aan de windzijde. Door de wind ontstaat tevens een stroming met de wind mee aan het oppervlak en een stroom langs de bodem in de tegengestelde richting. De terugstroming langs de bodem kan leiden tot resuspensie van bodemdeeltjes die aan de lijzijde van het meer worden afgezet. Drijfslagen (flab, kroos) worden door de oppervlaktestroming naar de loefzijde getransporteerd (Sollie et al. 2017).



Wind en golven hebben directe en indirecte relaties met vishabitats.

Golfwerking kan ook een direct effect hebben op de oever (afslag, sedimentatie), en daarmee op de vestiging en het stand houden van watervegetatie en de resuspensie van bodemdeeltjes (troebeling).

Doordat wind- en golfwerking effecten hebben op de vorm en steilte van de oever, beschutting, het substraat, de aanwezigheid en samenstelling van watervegetatie en de aanwezigheid van voedselorganismen hebben ze indirect effect op de habitatgeschiktheid voor vissoorten en levensstadia. Positief is dat stroming en golfslag ook kunnen zorgen voor een hoog zuurstofgehalte.

Belang voor vissen

In meren komen grotendeels **eurytope** en **limnofiele** vissoorten voor. Voor de eerste groep maakt het niet veel uit of het water stroomt, de tweede groep heeft een voorkeur voor stilstaand water met daarin waterplanten en beperken zich over het algemeen (soms voor een deel van hun leven) tot de begroeide oeverzone. De jonge levensstadia (eitjes, larven, juvenielen) van beide groepen hebben over het algemeen wel belang bij de aanwezigheid van stromingsluwe oevers omdat hun zwemcapaciteiten nog afwezig of gering zijn.

Ook komen soms (partieel) **reofiele** (stroomminnende) soorten voor in meren. Deze profiteren vaak van de stroming en golven door het hoge zuurstofgehalte dat deze bewegingen oplevert.

4.6 Waterbodem

Het type waterbodem en de dikte en kwaliteit van de sliblaag bepalen (deels) de voedselrijkdom van het systeem en de fysieke structuur. De voedselrijkdom van een bodem kan natuurlijk zijn (bijvoorbeeld bij klei of veenbodem), of ontstaan zijn door oplading met nutriënten die met het

water, of van het land worden aangevoerd. De voedselrijkdom bepaalt of en welke waterplanten kunnen groeien op de waterbodem. Ook de fysieke structuur van de bodem is belangrijk. Een kale zandbodem of een slappe dikke sliblaag in de oeverzone kunnen het aanslaan van waterplanten verhinderen. De aanwezigheid van kleine slibdeeltjes kan zorgen voor opwerveling en vertroebeling waardoor er geen licht op de bodem valt en zaden niet kunnen ontkiemen. Aan de andere kant kan de aanwezigheid van waterplanten er voor zorgen dat slibdeeltjes neerslaan en zo zorgen voor een toename van het doorzicht.

De aard en dikte van de sliblaag hebben ook gevolgen voor het zuurstofgehalte van het substraat. Het zuurstofgehalte van de waterbodem is ook weer bepalend voor het voorkomen van waterplanten en dierlijke organismen.

Veel factoren met betrekking tot de waterbodem die bepalend zijn voor het oeverhabitat hangen samen met het peilregime in het water, dit is behandeld in paragraaf 0. Nut en noodzaak van watervegetatie is in paragraaf 0 behandeld.



Droogvallende waterbodem

Belang voor vissen

Bij een wisselende samenstelling van het substraat met diverse grondsoorten, stenen, planten, detritus (dood organisch materiaal), bagger en mossels vormen natuurlijke oeverzones een gevarieerd habitat voor allerlei ongewervelde waterorganismen, welke weer als voedsel kunnen dienen voor vissen. Minder heterogene bodems zullen leiden tot minder variatie in bodemleven waardoor ook de vissamenstelling monotoner zal worden.

Sommige vissoorten zijn gebonden aan een specifiek substraat, zoals rivierdonderpadden aan stenen, ruisvoorns aan waterplanten en bittervoorns aan mossels voor de voortplanting. Andere soorten hebben een voorkeur voor een bepaald substraat, zoals een zachte bodem voor de aal om te schuilen of een harde bodem en deeltjes van een bepaalde grootte om eitjes op af te zetten. Nog andere vissoorten maakt het type substraat niet veel uit.

4.7 Connectiviteit

Onder **connectiviteit** wordt verstaan: de mate waarin een water hydrologische verbindingen heeft met andere wateren of geïsoleerd is. In de huidige situatie geldt dat meren vaak geïsoleerd zijn van omliggende meren, boezem, stelsels lijnvormige watergangen, rivieren, de zee, enzovoort. De waterbeheersing van de meren in Nederland is zo geperfectioneerd en gedimensioneerd, dat de dynamische, natuurlijke processen grotendeels zijn beteugeld. Wat resteert zijn geïsoleerde, kunstmatige en stagnante watersystemen.

Het verbeteren van de connectiviteit betekent ook het ontsluiten van oeverhabitats in andere watersystemen. Als er in een meer relatief weinig oeverzones aanwezig zijn kan dat worden gecompenseerd door verbindingen met andere wateren waar dit habitat wel aanwezig is.

Reden om meren te isoleren van het omringende oppervlaktewater kan zijn het handhaven van een goede ecologische kwaliteit. Het maken van verbindingen met een voedselrijk watersysteem kan vanuit het oogpunt van de waterbeheerder een risico zijn, omdat wanneer de belasting met voedingsstoffen toeneemt, het water mogelijk troebel wordt, de waterplanten verdwijnen en er algenbloei op kan treden.



Drijfbladplanten en helofyten

Belang voor vissen

Het gebrek aan oeverhabitat in een meer betekent voor vissen een gebrek aan paai-, opgroei- en schuilhabitat. Verbindingen met andere wateren waar dit habitat wel aanwezig is, kunnen dit gemis compenseren. Hierbij kan worden gedacht aan verbindingen met petgatensystemen, rivieren met bijbehorende uiterwaarden en uiterwaardplassen en **achteroevers** (aangelegde ondiepe watersystemen achter de dijk, zie ook 4.14).

Verbindingen met andere wateren zijn ook van belang voor trekvis die

voor het voltooien van het levenscyclus afhankelijk zijn van de migratiemogelijkheden van en naar andere wateren zoals rivier of zee, maar dit valt buiten de focus van dit rapport.



Een sluis die open staat waardoor de connectiviteit vergroot wordt.

4.8 Temperatuur

De temperatuur van ondiepe oeverzones laat grotere fluctuaties zien dan het diepere water van een meer. In de winter zal de ondiepe oeverzone sneller afkoelen en daardoor eerder kunnen bevriezen, in het voorjaar zal de oeverzone sneller opwarmen.

Belang voor vissen

De temperatuur heeft bij koudbloedige dieren als vissen een belangrijke invloed op het verloop van de levensstadia. De lichaamstemperatuur van de vis en zijn metabolisme volgen de omgevingstemperatuur. In de winter zijn vissen daardoor weinig actief en in de zomer juist extra actief.

Omdat de oeverzone 's winters snel afkoelt met het risico op bevriezing trekken veel vissoorten in het najaar/de winter naar dieper water waar de temperatuur relatief constant is.

Door de snelle opwarming van de oeverzone in het voorjaar kunnen eitjes en larven van vissen hier snel tot ontwikkeling komen.

De watertemperatuur beïnvloedt ook het zuurstofgehalte – hoe hoger de temperatuur, des te lager de oplosbaarheid van zuurstof. Dit heeft ook effect op leefomstandigheden van vissen en andere organismen.

4.9 Zuurstofgehalte

Er zijn twee belangrijke bronnen van zuurstof in het aquatisch milieu: directe diffusie uit de lucht, wind en golfslag en fotosynthese door waterplanten en algen. De concentratie opgelost zuurstof fluctueert per

etmaal. De hoeveelheid opgelost zuurstof neemt overdag toe als fotosynthese plaatsvindt en neemt 's nachts af, wanneer de ademhaling door gaat maar de fotosynthese stopt.

Het zuurstofgehalte heeft ook een relatie met de temperatuur. In warm water kan minder zuurstof oplossen dan in koud water. In ondiepe oevers waar het water snel kan opwarmen kan dit leiden tot lage zuurstofgehaltes.

Belang voor vissen

Vissen hebben voldoende zuurstof nodig om te overleven. Iedere vissoort en elk levensstadium heeft zijn eigen minimumeisen voor de zuurstofconcentratie; vooral eitjes en embryo's hebben relatief veel zuurstof nodig. Bij een hoge dichtheid aan onderwaterplanten kan de fluctuatie van het zuurstofgehalte van het water erg oplopen en kan de zuurstofconcentratie aan het einde van de nacht voor vissen problematisch laag worden. Hoge temperaturen kunnen dit probleem verergeren, te meer omdat bij hoge watertemperaturen de stofwisseling van vissen hoger is, en daardoor hun fysiologische vraag naar zuurstof toeneemt.

4.10 Doorzicht

Het doorzicht van het water in de oeverzone hangt samen met de voedselrijkdom en/of de stroming en de waterbodem. Troebeling kan worden veroorzaakt door de aanwezigheid van algen, detritus, slib en/of opgelost organisch materiaal in het water.

Het doorzicht bepaalt of zaden kunnen ontkiemen en waterplanten kunnen groeien. Een bepaalde mate van doorzicht is dus van belang voor de watervegetatie en de hele voedselketen.

In de huidige situatie geldt ook voor de meeste grote meren in Nederland dat het doorzicht sterk is toegenomen, tot soms enkele meters. Oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in de afname van voedingsstoffen en een grote toename van water filterende quaggamossels. Deze exotische mossels worden sinds 2006 in Nederland aangetroffen en hebben zich sindsdien verspreid over grote delen van de Nederlandse binnenwateren. In een deel van het IJsselmeergebied is hun aantal zo hoog dat ze het gehele meervolume meer dan eens per dag geheel filteren.

Heldere zones zijn van belang voor de groei van waterplanten en ook voor een aantal dieren die op zicht jagen. Helder water heeft als nadeel dat prooien gevonden worden door hun predatoren, maar anderzijds ook dat predatoren zichtbaar zijn voor hun prooien. Sommige organismen doen het beter in (enigszins) troebele wateren. In een optimale situatie zijn er gradiënten in doorzicht, zodat een variëteit aan organismen een geschikt habitat kan vinden (Van Herpen et al. 2015).



Onderwaterplanten (glanzig fonteinkruid) in een dichte bedekking in helder water.

Belang voor vissen

Bepaalde vissoorten jagen op zicht en hebben belang bij helder water. Een voorbeeld hiervan is de snoek.

Andere vissoorten zoals de ruisvoorn en de zeelt hebben indirect belang bij helder water. Dit zijn limnofiele vissoorten die waterplanten nodig hebben om te schuilen, te foerageren of zich voort te planten. Aangezien waterplanten helder water nodig hebben, hebben deze vissoorten dat ook. Een groot doorzicht kan er echter ook voor zorgen dat de predatie van vis door vogels en andere predatoren groter is.

Er zijn ook vissoorten die gebaat zijn bij minder helder water en minder licht, zoals de snoekbaars, een soort die lichtgevoelige ogen heeft. Deze soort komt óf voor in troebel water, óf in helder water, maar dan op grotere diepten. Ook voor een soort als de spiering geldt dat deze zich dieper ophoudt in helder water dan in troebeler water.

Andere soorten hebben een concurrentievoordeel bij troebel water omdat ze nog goed kunnen foerageren bij weinig licht, zoals de pos en de brasem.

Ook voor doorzicht geldt dat variatie het sleutelwoord is. Variatie in doorzicht in meren kan er voor zorgen dat veel verschillende (vis)soorten en levensstadia een geschikte habitat kunnen vinden (Noordhuis et al., 2014).

4.11 Voedselrijkdom (nutriënten)

Nutriënten zijn voedingsstoffen die essentieel zijn voor het functioneren en de groei van organismen. In het oppervlaktewater zijn fosfor (P) en stikstof (N) belangrijk omdat ze vaak limiterend zijn voor de groei van waterplanten en algen.

De voedselrijkdom van een meer hangt samen met de grondsoort van de waterbodem en de aanwezige sliblaag, het landgebruik en de aanvoer van voedingsstoffen door inlaat van water.

In de oeverzone is een relatief groot sediment-watercontact waardoor gesedimenteerde materialen meer kunnen resuspenderen. Daarnaast kan wanneer de temperatuur oploopt (sneller dan in de diepere zones) de mineralisatiesnelheid groter zijn.

Belang voor vissen

De aanwezigheid van voedingsstoffen heeft een groot effect op de productie van fytoplankton en zoöplankton in de oeverzone en daarmee op het voedsel en de groei van (vooral vislarven en juveniele) vissen.

4.12 Voedselinteracties (prooi, predatie, competitie)

Belang voor vissen

De meeste jonge vissen beginnen met het eten van plankton, als ze groter worden kunnen ze overschakelen op een ander dieet, zoals macrofauna, waterplanten of vis.

De lengte van de vissen speelt een belangrijke rol bij het kunnen benutten van potentiële voedselbronnen. Hetzelfde geldt voor het kunnen vermijden van predatie. Meestal bestaat er een positief verband tussen de lichaamsgrootte en de grootte van het voedsel. Of een vis als prooi kan dienen hangt ook vaak af van grootte (lengte en hoogte) van de vis en de grootte (vooral bekgrootte) van de predator (bijvoorbeeld roofvis of vogel). Kleine individuen van vissoorten zijn meer gevoelig voor predatie dan grotere. De overleving van larvale en juveniele stadia wordt ook vaak bepaald door de mate waarin refugia aanwezig zijn.

Vooraf bij kleinere individuen van samenlevende vissoorten is sprake van het benutten van dezelfde voedselbron (bijv. klein zoöplankton) en dus competitie om voedsel. Door competitie om voedsel en ruimte vermindert de groeisnelheid en verhoogt de sterftekans. De genoemde interacties kunnen knelpunten betekenen voor de overleving van larven en juvenielen en hebben daarmee grote invloed op de populatie-omvang en samenstelling van soorten en de visgemeenschap.

4.13 Overige factoren

Ook andere factoren zoals saliniteit, pH, microverontreinigingen, verblijftijd, landgebruik, scheepvaart, klimaatverandering en droogte kunnen een rol spelen in land-waterovergangen. Dit zijn echter factoren die minder vaak een sleutelrol spelen en vallen daarom buiten de scope van deze studie.



Ondergelopen oever met een hoge mate van structuurcomplexiteit resp. habitatheterogeniteit

4.14 Achteroever Koopmanspolder als voorbeeld

Ook in een onnatuurlijke situatie van een meer met harde randen en een tegengesteld peilbeheer wat aan de orde is bij het IJsselmeer is het mogelijk om de gewenste zachte land-waterovergangen te ontwikkelen, bijvoorbeeld met een achteroever.



De Koopmanspolder bij Andijk (links). Rechts op de foto het IJsselmeer. De Koopmanspolder staat in verbinding met het IJsselmeer via een buisvijzel (foto Rijkswaterstaat).

IJsselmeer³ zijn aangelegde ondiepe watergebieden achter de dijk. In de Koopmanspolder bij Andijk is in 2012 een achteroever aangelegd (Van Ek & Doef, 2008). Het is een ondiep watersysteem dat via een visvriendelijke buisvijzel in verbinding staat met het IJsselmeer. Door dat water kan worden ingelaten en uitgepompt zijn grote peilvariaties mogelijk. Het gebied combineert de functies visserij, recreatie, natuur en waterberging. Het gebied heeft een geleidelijke overgangszone tussen land en water waar door een heterogeen gebied met onder meer vloedmoeras ontstaat, waar vis kan paaien en opgroeien en waar voldoende leefgebied is voor diverse planten en dieren (o.a. vogels, vis).

Bij de aanleg is uitgegaan van 'learning by doing'. De polder ligt 1.5 m lager dan het IJsselmeer en onder vrij verval kan IJsselmeerwater de polder worden ingelaten. Met een visvriendelijke buisvijzel, aangedreven door een windmolen, kan het water worden uitgepompt naar het IJsselmeer. In de periode 2014 tot en met 2016 zijn proeven met het peilbeheer uitgevoerd. Hierbij werden situaties met een extremen in het peil (laag en hoog) gesimuleerd. Vanaf 2017 wordt een zoveel natuurlijk dynamiek nagestreefd (hoog peil in de winter en het voorjaar, uitzakkend in de zomer).

Uit visonderzoek in 2017 is gebleken dat er in de Koopmanspolder voornamelijk veel jonge vis van veel verschillende soorten (23 soorten gevangen) aanwezig was (Van Emmerik & De Laak, 2017). Het lijkt heel geschikt als paai- en opgroeigebied voor vissen. Ook het effect op de avifauna bleek spectaculair, met name op de watervogels en weidevogels (Van Ek, 2016). Het Achteroeverconcept lijkt hiermee volop kansen te bieden voor het realiseren van rijke paai- en opgroeigebieden voor vis in meer gebieden.



De Koopmanspolder met op de achtergrond de visvriendelijke buisvijzel.

³ Voor het Achteroeverconcept bestond al het Vooroeverconcept. Vooroevers zijn zachte land-waterovergangen aan de buitenzijde van de dijk die enerzijds bijdrage aan waterveiligheid vanwege hun functie als golfbrekers, en anderzijds ruimte bieden aan natuurontwikkeling en/of berging van slib.

5 Karakteristieke vissoorten meren en plassen en relatie met de oeverzone

5.1 Functies van de oeverzone voor vissoorten

Voor een groot deel van de vissoorten die karakteristiek zijn voor meren is de **autecologie** uitgebreid beschreven in habitatgeschiktheidsmodellen, kennisdocumenten etc. In onderstaande tabel is per soort dit belang weergegeven.

Tabel 5.1 Karakteristieke vissoorten van meren die een (deel)habitat hebben in de oeverzone.

Soort	Functie oever				Belangrijke milieueis soort
	beschutting	voedsel	paai (maand) ⁴	opgroei (larve/ juveniel)	
aal	x	x			migratie vanuit/naar zee
baars	x	x	3-4	5-10	structuren voor eiafzetting
blankvoorn	x	x	4-5	6-10	beschutting in de winter
brasem	x		4-6	5-9	beschutting / structuren
driedoornige stekelbaars	x	x	4-6	5-8	migratie vanuit/naar zee (voor trekkende populaties)
karper	x	x	4-6	5-11	temperatuur hoog
kolblei	x	x	5-6	6-9	(enige) vegetatie
kwabaal	x	x	12-1	2-5	lage temp, voorkeur ondergelopen land
meerval	x		5-6	6-9	holle oevers en legakkers, nest
pos		x			geen bagger, harde bodem
rivierdonderpad	x	x	2-7		kiezels of stenen met holtes
ruisvoorn	x	x	4-5	6-10	vegetatie
snoek	x	x	2-4	4-12	vegetatie, voorkeur ondergelopen land
snoekbaars			4-5	5-10	weinig licht (troebel of diep water), nest
spiering			3-4	5-6	Lage temperatuur (< 21 ° C)
zeelt	x	x	5-8	6-10	vegetatie

Twee belangrijke vissoorten met bijzondere habitateisen worden in de volgende paragrafen toegelicht: de snoek en de kwabaal. Dit zijn beide indicatoren voor natuurlijke systemen. Uit de biologie en de habitateisen van snoek en kwabaal komt naar voren dat grote overstromingsvlaktes (met natuurlijke peilfluctuaties) van groot belang zijn. Wanneer deze niet aanwezig zijn, accepteren snoeken als suboptimaal habitat ondiepe begroeide oevers en moerassen, maar de kwabaal is een meer kritische soort. Door het verdwijnen van voortplantings- en opgroeigebieden en beschutting en mogelijk ook het warmer worden van de wateren is deze soort grotendeels verdwenen uit Nederland. De soort heeft dan ook in

⁴ Sommige soorten, zoals de brasem, zijn zgn. 'batch-paaiers'; deze kunnen in meerdere achtereenvolgende perioden afpaaien. Deze strategie is functioneel in relatie tot invallende kou, nachtvorst e.d., waardoor uitkomst percentage van eieren en overleving van larven nadelig zou kunnen worden beïnvloed.

2011 de status Ernstig Bedreigd op de Rode Lijst gekregen (Kranenbarg & Spikmans, 2013).

5.2 Biologie en habitateisen snoek

De snoek is een roofvis (toppredator) van stilstaand of langzaam stromend water. Het is één van de meest algemene vissoorten van het zoete water in Nederland. De snoek is vooral een zichtjager en aast overdag op prooivis en heeft dan ook een voorkeur voor helder water. Het meest van belang voor de snoek is echter vegetatie, die voldoende mogelijkheden biedt voor paai-, opgroei- en schuilgelegenheid.

Een gezonde evenwichtige snoekpopulatie vereist de aanwezigheid van voldoende vegetatie. De meeste snoeken worden aangetroffen in oeverzones met emergente of submerse vegetatie, en een diepte van minder dan 4 meter. Alleen grotere snoeken van meer dan 60 cm lengte zijn flexibeler in de selectie van hun habitat en zijn niet zo gebonden aan de vegetatie. Behalve vegetatie als bepalende factor, wordt de opbouw van de snoekpopulatie ook bepaald door kannibalisme.



Ondergelopen land, dat geschikt is voor de paai van snoek en de productie van geschikt zoöplankton voor vrij zwemmende larven.

Voortplanting

Bij de voortplanting van de snoek is vegetatie zeer belangrijk om de eitjes op af te zetten. De periode van de paai, vroeg in het voorjaar, maakt dat de meeste waterplanten nog nauwelijks ontwikkeld zijn.

De paaiperiode van de snoek valt van oorsprong samen met een voorjaarshoogwater en de snoeken paaieren dan ook bij voorkeur boven ondergelopen rietvelden en graslanden.

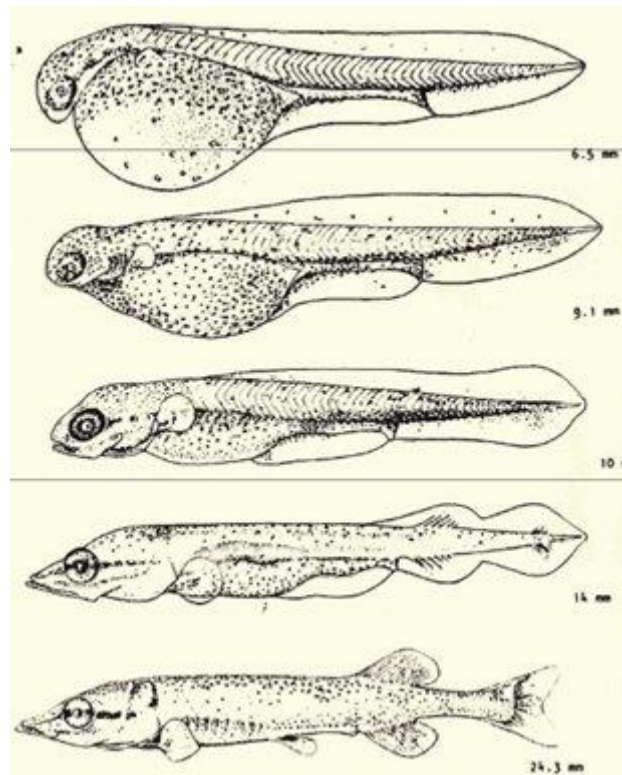
Wanneer er door peilbeheer geen ondergelopen landen beschikbaar zijn, kan de snoek ook op andere vegetatie afpaaieren zoals emergente waterplanten, drijfbladplanten en ondergedoken waterplanten voor zover deze al aanwezig zijn in het vroege voorjaar. Het afzetten op vegetatie voorkomt dat de eitjes op de bodem terecht komen, waar lage zuurstof-

concentraties kunnen heersen.

Daarnaast zijn onder meer van belang voor de paai: de diepte van het paaigebied, water dat stilstaat of slechts een geringe stroming heeft, een niet te grote peildaling, een geschikte watertemperatuur en voldoende zuurstof in het water (Bakker, 1992; De Laak & Van Emmerik, 2010 en refs. in deze rapporten).

Tabel 5.2 Verschillende levensstadia van de snoek en voorkeuren voor/afhankelijkheid van (typen) macrofyten (Van Emmerik, 2011 en refs. in Van Emmerik, 2011).

Stadium/grootte	type vegetatie
paai/ei	bij voorkeur afgezet op geïnundeerde terrestrische vegetatie maar ook op andere typen (water)vegetatie
dooierzaklarve	gekleefd aan bladeren of dode plantenresten
larve	tussen submerse en emergente vegetatie
1 ^e winter	tussen/bij overblijvende resten van emergente vegetatie of geïnundeerde landvegetatie
na 1 ^e winter (tot-45 cm)	tussen submerse en emergente vegetatie
45-60 cm	aan de randen van vegetatie (afhankelijk van aanwezigheid snoek > 60 cm hoe ver in vegetatie)
> 60 cm	vooral op het open water



Figuur 5.1 Ontwikkeling van snoeklarven. Bij een lengte van circa 10 mm schakelt de larve over naar exogene voeding ('fijn' zoöplankton, zoals kleine copepoden). De voedselpreferentie – naar groter plankton, zoals cladoceren – verandert gedurende de ontwikkeling.



Juvenile snoek tussen de waterplanten.

Opgroei en overleving eerste jaar

De dooierzaklarven hechten zich met een hechtorgaan op de kop aan een fysiek obstakel, meestal levende of afgestorven plantendelen. Door aan de vegetatie te hangen, wordt het risico van het hechten van klei- en stofdeeltjes aan de kieuwen verminderd. Bij de bodem kan tijdelijk zuurstofloosheid ontstaan, terwijl tussen de vegetatie een betere zuurstofhuishouding heerst. Dit geeft het broed betere overlevingskansen. Vanaf een lengte van 17-20 mm verlaat een deel van de snoekjes het paaigebied en migreren naar gebieden met een minder dichte vegetatie (submers en emergent). Doordat de submerse vegetatie zich op dat moment van het voorjaar aan het ontwikkelen is, vindt de jonge snoek gebied waar ze kunnen schuilen, maar ook kunnen bewegen en foerageren. Een constant hoog waterpeil voor tenminste 1 maand na de paai heeft een positief effect op de overleving.

Als de submerse vegetatie verdwijnt in de herfst, heeft de jonge snoek minder beschutting en is gevoeliger voor predatie door grotere soortgenoten. De overleving van de 0+ snoek aan het einde van het groeiseizoen (lengte ongeveer 15-35 cm) wordt bepaald door de hoeveelheid beschutting (emergente en geïnundeerde terrestrische vegetatie) en de beschikbaarheid van voedsel. Ook de temperatuur kan een rol spelen. Wanneer de omstandigheden niet gunstig zijn vallen de snoeken ten prooi aan verhongering of kannibalisme.



Van de natuur afgekeken: het kweken van pootsnoekjes op ijsbaanvijvers (circa 1950); kunstmatige, begroeide land-waterovergangen als opgroeihabitat. In het zeer ondiepe, nutriëntrijke en snel opwarmende begroeide water ontwikkelt zich een rijk aanbod aan zoöplankton (foto D.E. van Drimmelen, Visserijinspectie)

Na de eerste winter

Ook na het eerste groeiseizoen speelt de vegetatie nog een belangrijke rol voor de snoek. Kleine snoek tot 35 à 45 cm wordt meestal aangetroffen in de submerse of emergente vegetatie, snoeken van 45 tot ongeveer 60 cm bevinden zich in zowel de vegetatie, in het open water of aan de randen van begroeide gebieden, afhankelijk van hoeveel grotere snoek aanwezig is. Snoek > 60 cm houdt zich vooral op buiten de vegetatie (Raaijmakers, 1988).

Waterriet

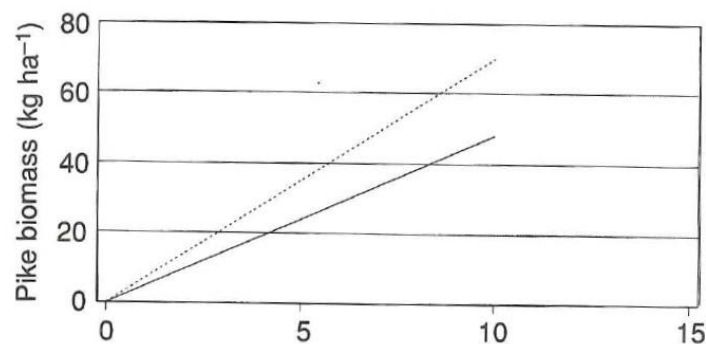
Voor vissen is het riet dat in het water groeit van belang, dit wordt ook wel waterriet genoemd (in tegenstelling tot het riet dat op de oever groeit). Dit is een goed schuil- en foerageerterrein voor jonge snoek. Er worden wel bepaalde eisen gesteld aan de rietkraag, zoals een waterdiepte van ten minste 30 cm en een niet te hoge stengeldichtheid (<30% van het oppervlak). Om het water geschikt te maken voor de snoek zal circa 5-10% van het oppervlak met riet bedekt moeten zijn, bijvoorbeeld in de vorm van vloedmoerassen. Ook andere limnofiele vissoorten zullen hiervan profiteren (Nagelkerke et al. 1999).



Rietoever in de winter

Populatieopbouw en -dichtheid

De dichtheid van een snoekpopulatie is afhankelijk van de aanwezigheid en kwaliteit van de vegetatie. Afname van de snoekpopulatie door afname van de aquatische vegetatie is een bekend verschijnsel. De totale biomassa snoek is sterk gecorreleerd met aandeel emergente vegetatie op het totale oppervlak van het water. Er is echter wel een maximum; dit ligt rond de 100 kg/ha bij een optimale begroeiing met emergente en submerse vegetatie (Grimm & Klinge, 1996).



Figuur 5.2 Relatie tussen de bedekkingspercentage met helofyten (uitgedrukt als waterriet) en de biomassa snoek in kg/ha (naar Grimm, 1994).

Voor grotere meren zal de snoekbiomassa lager zijn, omdat het begroeide areaal beperkter is. Voor dit soort wateren zijn inundaties door natuurlijke peilfluctuaties belangrijk om beschutting en paaigebied te bieden. Voor meren met een oppervlak van meer dan 100 ha is de relatie tussen vegetatie en maximale biomassa snoek onzeker (o.a. vanwege golfslag en stroming) (Grimm, 1996).

In meren met een constant peil, wordt de productie van 0+snoek beperkt en bepaald door het areaal emergente vegetatie en dus op de verhouding oeverlengte: oppervlak van het meer (Grimm, 1996).

De habitateisen van de snoek ten aanzien van het milieu zijn op een rij gezet in het Habitatsgeschiktheidsmodel (Bakker, 1992). In 0 zijn de belangrijkste milieuvariabelen per levensstadium/functie weergegeven. In Bijlage I worden de bijbehorende habitatgeschiktheidsgrafieken weergegeven (herziene versie van Bakker, 1992).

Tabel 5.3 Belangrijkste milieuvariabelen voor snoek per levensstadium /deelhabitat

Milieu-variabele	Levensstadium
Aandeel paaigebied op het zomerhabitat	Paaï
Percentage vegetatiedekking	Paaï, larve, juveniel
Diepte	Paaï, larve, juveniel
Maximale stroomsnelheid	Paaï, embryo, larve
Maximale daling waterpeil	ei/embryo, larve
Gemiddelde temperatuur	ei/embryo,
Minimale zuurstofgehalte	ei/embryo
Gemiddelde siltdepositie	ei/embryo
Maximale H ₂ S ontwikkeling vegetatie	embryo
Percentage begroeid water	Zomerhabitat larve, juveniel
Doorzicht	zomerhabitat



Adulte snoek in het overgangsgebied van begroeid naar open waterareaal.

5.3 Biologie en habitateisen kwabaal

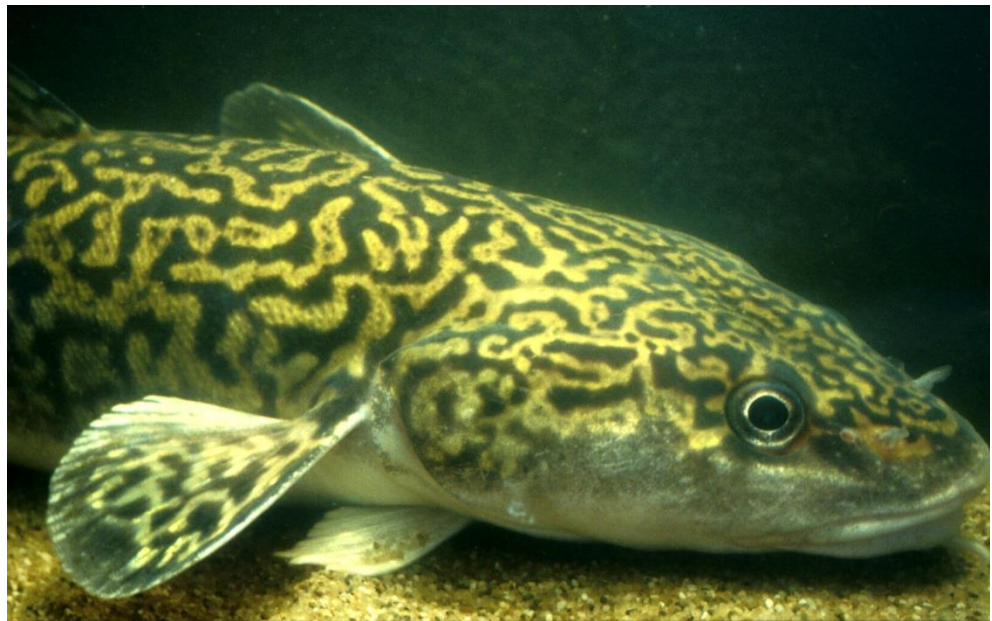
De kwabaal is de enige zoetwatersoort van de verder mariene familie van de kabeljauwen. De kwabaal komt voor in stromende en stilstaande wateren; belangrijk is dat er koel en zuurstofrijk water aanwezig is. Bij hogere watertemperaturen is de kwabaal inactief.

De kwabaal is vooral in de schemering en 's nachts actief en houdt zich overdag schuil in de diepte van stroomkommen of onder stenen, boomwortels en in holtes. Holle oevers zijn aangewezen plekken voor kwabaal.

Vegetatie is vooral belangrijk als schuilplaats voor jonge kwabalen. Als alternatieve schuilplaatsen kunnen ook oude rietstengels en stenen fungeren.

De paaitijd van de kwabaal valt in de periode januari – februari, wanneer de watertemperatuur op zijn laagst is ($<6^{\circ}\text{C}$). Paaiende kwabalen vormen dichte scholen van tientallen exemplaren, die soms onder het ijs kunnen worden waargenomen.

De dieren trekken stroomopwaarts (paaitrek) om hun eieren af te zetten op een geschikte bodem. Fijn zand is hierbij het meest geprefereerde substraat, maar grof zand, steen en waterplanten zijn ook geschikt. In modder of slib zullen altijd wel enkele eieren overleven, maar de meerderheid zal verstikken



Kwabaal

Naast stromend water-populaties zijn er ook kwabaalpopulaties die resident in meren leven en zich daar ook voortplanten. In diepe meren kan de voortplanting in de ondiepe oeverzones of in de diepte plaatsvinden. Deze laatste variant is in de Noord-Amerikaanse grote meren ook in het voorjaar en de zomer waargenomen (Jude et al 2013).



Land-waterovergangen nabij het Peipsi-meer (Estland). Dit meer wordt vaak als referentie gezien voor een 'natuurlijk' IJsselmeer en kent een relatief hoge visproductie, waaronder de kwabaal. Peilfluctuaties tot 2 meter zijn niet ongewoon. Het meer kent daarmee een groot areaal aan land-waterovergangen en daarmee larvaal en juveniel opgroeigebied. In dit watersysteem monden verschillende rivieren uit, met eveneens aanzienlijke vloedvlaktes. De afvoer van ijs fungeert in deze vloedvlaktes als 'maaiboot', waarbij een aanzienlijke organische input naar het gehele watersysteem plaatsvindt. Zowel de voedselproductie als de gevarieerde structuurcomplexiteit (habitatheterogeniteit) dragen bij aan gevarieerde en natuurlijk opgebouwde visgemeenschap (foto J. Quak).

De eitjes van de kwabaal zijn erg gevoelig voor de temperatuur. Voor een optimale ontwikkeling van de eitjes zijn lage watertemperaturen van 2 tot 6°C nodig, daarboven is de overleving gering. Bij het uitkomen van de eieren moet de temperatuur onder de 8-9°C zijn, anders treedt sterfte op. Voor wat betreft de zuurstofconcentratie ligt de ondergrens bij 4 tot 6 mg/l. De stroomsnelheid moet tussen de 2 en 8 cm/s liggen. Jonge kwabalen stellen ook eisen aan de temperatuur, zuurstofgehalte, waterdiepte, saliniteit, pH en beschutting.

Het opgroeigebied van de jongen wordt gevormd door het ondiepe water van ondergelopen oevers en uiterwaarden. Hier warmt het water in het voorjaar op en komt het zoöplankton snel tot ontwikkeling. Het voedsel van jonge kwabaal bestaat in de eerste levensfase uit zoöplankton en kleine bodemdiertjes, later wat grotere ongewervelden en wanneer het dier een lengte van 20 cm heeft bereikt, schakelt hij over op het eten van vis (Hoijtink, 1998; Beelen, 2009A en refs. in deze rapporten).

De habitateisen van de kwabaal ten aanzien van het milieu zijn op een rij

gezet in het Habitatsgeschiktheidsmodel (Hoijtink, 1998; Beelen, 2009B). In tabel 5.4 zijn de belangrijkste milieuvariabelen per levensstadium / functie weergegeven. In Bijlage II worden de bijbehorende habitatgeschiktheidsgrafieken weergegeven (herziene versie van Hoijtink 1998).

Tabel 5.4 **Belangrijkste milieuvariabelen voor de kwabaal per levensstadium.**

Milieu-variabele	Levensstadium
Temperatuur	Verschillende stadia
Stroomsnelheid	paaï
Diepte	Paaï, embryo, larve
Overheersend substraat	paaï
Areaal begroeid overstromingsgebied feb-mrt	larve
Zuurstofgehalte	alle stadia
Maximale saliniteit	ei/embryo
Beschutting holle oevers	juveniel/adult
Beschutting schaduw biedende vegetatie	juveniel/adult

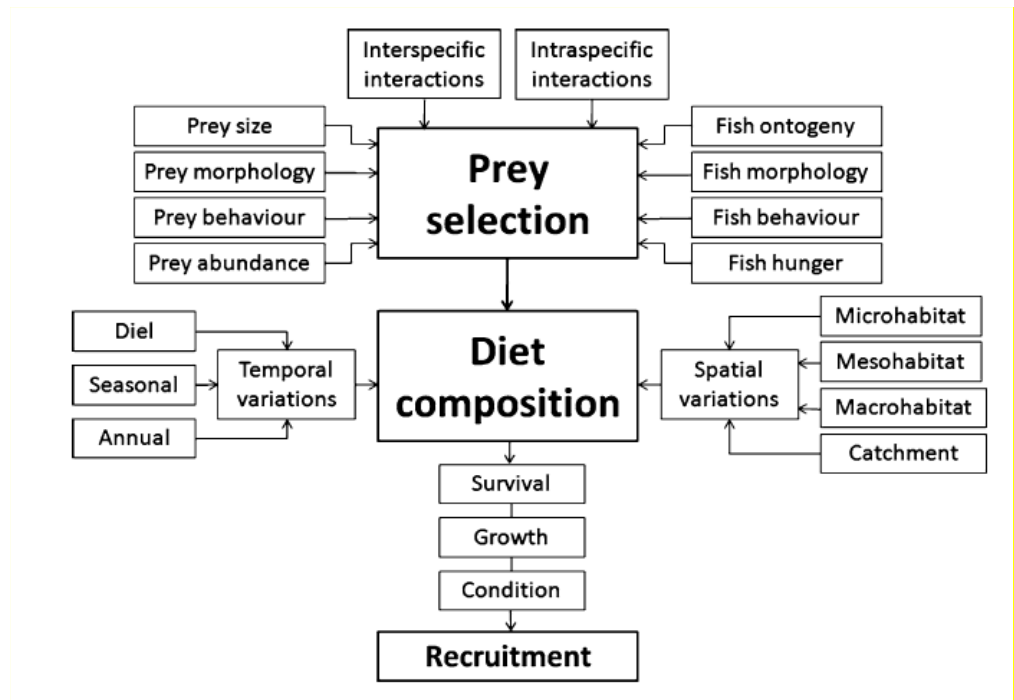
6 Habitats en voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis

Hoofdstuk 6 is een verdieping van de voedsel­ecologie van larvale vis. Een cruciale stap in het leven van een vislarve is het overstapmoment van endogeen (voedsel reeds aanwezig in het lichaam als dooiermateriaal) naar exogeen (vrij beschikbaar) voedsel. Deze transitie vindt voor veel soorten plaats in het habitat op de grens van water en land. De verdieping in dit hoofdstuk (ten opzichte van de voorgaande hoofdstukken) is noodzakelijk om de kaders te scheppen voor de monitoring van land water overgangen. In het IJsselmeergebied worden de komende jaren land-waterovergangen ontwikkeld. Gedegen monitoring is een belangrijk aandachtspunt om antwoord te geven op de vraag wat de bijdrage is van een hectare land-water overgang (van een bepaald type) aan ecosysteemherstel van het diepere waterdeel.

6.1 Inleiding

Land-waterovergangen zijn in het bijzonder functioneel als habitat voor larvale en juveniele vis. Zowel het vermijden van predatie als het bieden van het geschikte voedsel op de juiste tijd en van het juiste type/formaat zijn hierbij belangrijk. Een (mede) hierop ingericht voedselweb is hierbij van nature de resultante van ondiepe, snel opwarmende, overstroomde en nutriëntrijke terrestrische arealen. Mogelijk dat hierbij vooral de productie van rotifera en **copepoden** (roeipootkreeftjes) van belang is, in het bijzonder voor de jongste larvale stadia. De wetenschappelijke kennis over o.a. de voedsel­ecologie van larvale vis is echter nog beperkt. In dit hoofdstuk een beknopt overzicht, in Bijlage III een nadere uitwerking.

Voor het duurzaam voortbestaan van vispopulaties, dienen deze essentiële habitats in voldoende kwaliteit en areaal aanwezig te zijn. Deze habitats zijn gekoppeld aan een range van biologische activiteiten gedurende alle ontwikkelingsstadia van vissen. Dit impliceert ook dat vissen in staat moeten zijn om tussen deze verschillende habitats te migreren, in overeenstemming met hun ontogenetische eisen in ruimte en tijd. Als dit niet of beperkt het geval is kunnen knelpunten ontstaan met een negatieve invloed op vispopulaties en daarmee de omvang en structuur van de visgemeenschap. Adulte visbestanden zijn, direct of indirect, dan ook gelimiteerd door de kwaliteit en kwantiteit van habitats en voedsel die beschikbaar zijn voor larvale en juveniele vis. Kennis over de voedsel- en foerageerecologie van vissen – in relatie tot habitats – is relevant voor het begrijpen van processen die spelen op het niveau van het individu, de populatie als de gemeenschap, alsmede voor het beheer en behoud van deze populaties en hun habitats. De voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis wordt beïnvloed door een range van factoren: ontogenie (ontwikkelingen binnen de levenscyclus), morfologie, gedrag, voedselbeschikbaarheid (type, kwaliteit, abundantie), lokale habitat-complexiteit en motivatie ('honger').

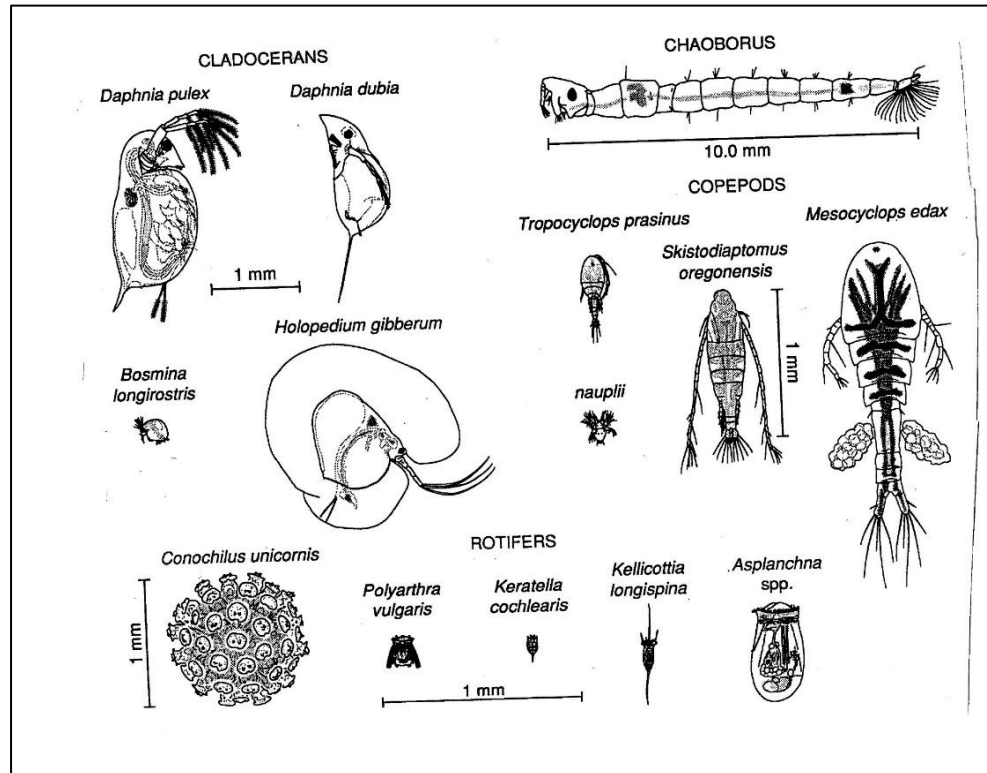


Figuur 6.1 De factoren die van invloed zijn op de het foerageren, het dieet en de rekrutering van jonge vis (bron: Nunn et al. 2012)

De meeste onderzoekers zijn van mening dat de switch van puur endogene naar exogene voeding een sleutelgebeurtenis is in het vissen leven. De kennis over de voedsel生态学 van jonge vis, in het bijzonder de larvale en 0+ stadia, is echter nog schaars ontwikkeld in vergelijking met de kennis over oudere stadia: over veel vissoorten is in feite geen informatie beschikbaar. Zo bleek over 65% van de in de UK aanwezige zoetwatervissoorten geen primaire informatie voorhanden. Kottelat & Freyhof (2007) komen tot een percentage van 93% (579 soorten zoetwatervis Europa) waarvoor geen of nauwelijks informatie aanwezig is. Verder onderzoek in dit domein is gewenst, zo niet noodzakelijk, ook om het beheer, inrichting, onderhoud en de migratievoorzieningen van wateren van een bredere, fundamentele basis te voorzien.



Snoeklarve met vrijwel verteerde dooierzak. De switch naar exogene voeding is een kritieke sleutelgebeurtenis in het leven van vissen.



Figuur 6.2 Zoöplankton speelt een sleutelrol in het leven van jonge vis. Voorkeuren voor soorten/taxa, vorm en formaat volgen per soort de ontogenetische ontwikkeling (bron: Carpenter & Kitchell, 1993).

6.2 Habitat: variatie en complexiteit

Het is van belang dat er een grote diversiteit is aan habitats, gegeven de eisen van de verschillende stadia van de verschillende vissoorten. Habitats die diversiteit, formaat en abundantie van voedsel (prooidieren) verbeteren, zijn van primair belang voor larvale en juveniele vis. De beste habitats zijn complex van structuur, waarbij de scheiding tussen vissoorten optimaal is en het risico op predatie, competitie en het verspreiden van parasieten en ziektes minimaal is. Dit is van bijzonder belang bij herstel of verbetering van ecosystemen die sterk door de mens zijn beïnvloed (sterk veranderd, kunstmatig). De wijze van inrichting hiervan dient het voedselweb aan de basis te versterken.

Voor overstromingsvlaktes (en oeverzones) gaat het om ondiepe, complexe oeverlijnen met een grote variatie aan diepte, begroeiing en (bekende) paaigebieden van (doel)soorten dienen lokaal aanwezig zijn. In deze waterlichamen dienen bij voorkeur voldoende submerse en emergente vegetatie aanwezig te zijn met voldoende connectiviteit naar diepere en open waterarealen. Overstromingsvlakten (met daarin liggende wateren) kunnen de rekrutering van vispopulaties verbeteren door de aanwezigheid van paai- en opgroeihabitats met een betere beschikbaarheid van zoöplankton. Zoöplanktonpopulaties komen vaker en langer voor in wateren met overstromingsvlakten en kunnen ook fungeren als bron voor uitspoelend materiaal (nutriënten) naar het hoofdwatersysteem

(Bass et al., 1997).

Herstel van verbindingen tussen (tijdelijk) geïsoleerde 'haarvaten' met het hoofdwatersysteem heeft zo de potentie visgemeenschappen te verbeteren, in het bijzonder in situaties waarin wateren (hydrologisch) sterk zijn veranderd en verbindingen met hun 'haarvaten' door menselijk ingrijpen verloren is gegaan. Ook moerasarealen verbeteren de habitat-complexiteit (Dixon et al., 1998; Colclough et al., 2005).

6.3 Habitats en voedsel

Belangrijke factoren die de groei en overleving van jonge vissen reguleren zijn gerelateerd aan de voedselbeschikbaarheid en hun vermogen dit voedsel te vangen en te verteren. Een gebrek aan geschikt voedsel kan de groei remmen en leiden tot verhongering, beide hebben een negatieve invloed op de overleving, in het bijzonder wat betreft de kwetsbaarheid van deze stadia voor predatie, competitie, ziekte en verstoringen van hun leefomgeving. Factoren die van invloed zijn op het verkrijgen en assimileren van voedsel kunnen significante gevolgen hebben voor de conditie, groei, overleving en rekrutering van vissen. Dit is van bijzonder belang gedurende de eerste levensfase(n), als vissen het meest kwetsbaar zijn (Mayer & Wahl, 1997; Burrow et al., 2011).

Zoöplankton is een essentiële voedselbron voor de larven van de meeste vissoorten. De aanwezigheid van zoöplankton op de juiste tijd en plaats is van vitaal belang. Dat geldt ook voor vissoorten die zich in een later stadium ontwikkelen naar **piscivoor** (visetend), **herbivoor** (plantetend) of **detritivoor** (detritus etend). Habitats, zoals overstromingsvlaktes, begroeide oeverzones en moerasarealen ondersteunen een substantiële zoöplanktonproductie, waarmee de kans op overleving en succesvolle rekrutering van vissen tot volwassen dieren wordt vergroot.



Figuur 6.3 Rotifera, copepoden (links) en cladoceren (rechts) vormen essentieel voedsel voor larvale en juveniele vis (bron: Wikipedia).

Optimal foraging en prooiselectie (1)

De 'optimal foraging theorie' voorspelt dat predatoren prooien selecteren die energiewinst optimaliseren afgezet tegen de energiekosten van detecteren, vangen, opnemen en verteren. Prooiselectie wordt hiermee gestuurd door het (relatieve) profijt van het betreffende prooi-item, in vergelijking met prooi-items die een maximale energiewinst per eenheid van handling-time garanderen. In beginsel neemt de energie-inhoud van een prooi toe met het formaat. Toch kunnen bepaalde prooi-items om andere redenen de voorkeur genieten. Bijvoorbeeld, watervlooien worden door veel soorten 0+ vis geselecteerd resp. gegeten omdat deze gemakkelijker vangbaar zijn dan roeipootkreeftjes, hoewel deze laatste vaak in grotere aantallen zijn en een hogere voedingswaarde bezitten in vergelijking met watervlooien. Meer studies en experimenten zijn nodig om het belang van taxa- en formaatgerelateerde kenmerken vast te stellen, in relatie tot prooiselectie door larvale en juveniele vis. Dergelijk onderzoek dient zich ook te richten op de potentiële selectie van specifieke prooi-kenmerken, zoals wel/niet eidragende vrouwtjes en piscivorie (inclusief kannibalisme). Dergelijke analyses kunnen de kennis vergroten over gebieden als competitie (inter- en intraspecifiek) resp. het delen van dezelfde voedselbronnen. Veldonderzoek gericht op prooi-switches, kan de soortspecifieke kennis vergroten over het effect van verschillende prooi-abundanties als variabele voor veranderingen in foerageergedrag.

6.4 Ontogenie

De diversiteit in het kunnen benutten van verschillende voedselbronnen neemt in het algemeen toe naar en in het juveniele stadium, waarbij soorten ook specifieke voedingsstrategieën ontwikkelen. De ontogenetische ontwikkeling bepaalt het vermogen van een individu om voedsel (prooi) te detecteren, te vangen en te verteren. Zo hebben veel jonge larven nog maar een beperkt gezichtsvermogen, waardoor het vermogen van prooidetectie wordt beperkt. Dit geldt ook voor de ontwikkeling van het zijlijnsysteem. Jonge larven hebben ook een beperkt zwemvermogen en een kleine bek-opening, waardoor vangst-efficiëntie en prooiformaten beperkt zijn. Jonge larven hebben ook vaak een nog incompleet spijsverteringsstelsel en daardoor een gelimiteerde verteringscapaciteit.

Met de volledige ontwikkeling van vinnen, neemt de zwemcapaciteit toe. Een verbreding en diversificatie van potentiële prooien neemt daarmee toe, evenals de capaciteit en efficiëntie om de prooi te vangen en te verteren. De verdere ontwikkeling van het gezichtsvermogen en het zijlijnsysteem vergroten het zoekvolume van juveniele vissen. De prooi-beschikbaarheid wordt hierdoor vergroot, vaak tegelijk met de vergroting van de verteringscapaciteit door de verdere ontwikkeling van het spijsverteringskanaal en verteringsenzymen. Verschillen in foerageergedrag (bijv. dag/schemering; filter- versus deeltjesvoeding, zicht versus reuk) tussen soorten en individuen gedurende de ontogenie zijn relevant en functioneel. Veelal volgen de verschillen uit de per soort evolutionair ontwikkelde levensstrategieën.

Prooi formaat, -vorm, gedrag en abundantie kunnen prooi selectie en dieetsamenstelling van larvale en juveniele vissen wezenlijk beïnvloeden.

6.5 Tijd en ruimte

Variaties in tijd en ruimte in prooi beschikbaarheid, kunnen een belangrijke factor zijn bij prooi selectie, samenstelling dieet, groei, overleving, conditie. Het rekruteringsucces wordt (mede) hierdoor bepaald. De voedsel beschikbaarheid kan variëren door tal van oorzaken in tijd (dag/nacht, seizoen, jaar) en ruimte (habitats van micro tot macro schaal). Kennis over het effect en belang van habitattypen op de soort- en ontwikkelingsmogelijkheden van vissen is nog schaars. Fundamentele en toegepaste studies naar de relatieve bijdragen van specifieke habitats zijn gewenst zo niet noodzakelijk, in het bijzonder ook om herstel- en verbeteropgaves van vispopulaties, resp. ecosystemen en – processen te ondersteunen. Maatregelen op het gebied van vis migratie, habitats en waterkwaliteit (productie) verkrijgen daarmee een bredere basis. Voor meer informatie over dit onderwerp wordt verwezen naar Bijlage III.

Optimal foraging en Prooi selectie (2)

Bepaalde taxa van prooidieren kunnen de voorkeur genieten boven andere, onafhankelijk van het formaat. Dit suggereert dat specifieke eigenschappen van deze taxa ook van belang zijn in het proces van prooi selectie. Nunn et al. (2007c) vonden bijvoorbeeld dat jonge larven van een aantal cypriniden Rotifera selecteerden boven even grote copepoden **nauplii** (jong larvaal stadium van roeipootkreeftjes). Gliwicz et al. (2004) vonden bij de spiering een voorkeur voor langgerekte watervlooiensoorten (*Daphnia* sp.) boven meer compacte, bolvormige soorten (*Bosmina*, *Chydorus* sp.). Ghan & Sprules (1993) namen een vergelijkbaar verschijnsel waar bij jonge larven van de kwabaal, waarbij de 'gladde' *Asplanchna* sp. (Rotifera) werd geprefereerd boven Rotifera met stekelvormige uitsteeksels en copepoden nauplii. De verschillen in vorm en gedrag van deze taxa spelen hierbij mogelijk een rol: copepoden nauplii bewegen sneller dan Rotifera en de uitsteeksels van de stekel-rotifera vergroten de tijd die gepaard gaat met het vangen en opnemen van de prooi (handling-time). De grootschalige consumptie van cladoceren – in vergelijking met copepoden – door veel zoetwatervissen gedurende de laat larvale en vroeg juveniele periode, kan waarschijnlijk worden verklaard vanuit hun gemakkelijkere vangbaarheid. Copepoden bewegen sneller en zijn beter in staat de 'schokgolf' van naderende vissen te detecteren (Winfield et al., 1983). Zichtbaarheid kan hier echter ook een rol bij spelen (Mayer & Wahl, 1997). De larven van een aantal zeevissoorten bleken nauplii en **copepodieten** (ouder stadium van roeipootkreeftjes) van calanoïde copepoden (een groep van eenoogkreeftjes) te prefereren boven cyclopoïde copepoden (een andere groep van eenoogkreeftjes), waarschijnlijk omdat calanoïden meer consistent en voorspelbaar zwemmen (Pepin & Penney, 1997). Visuele waarneming en detectie met het zijlijnsysteem wordt daardoor gemakkelijker.



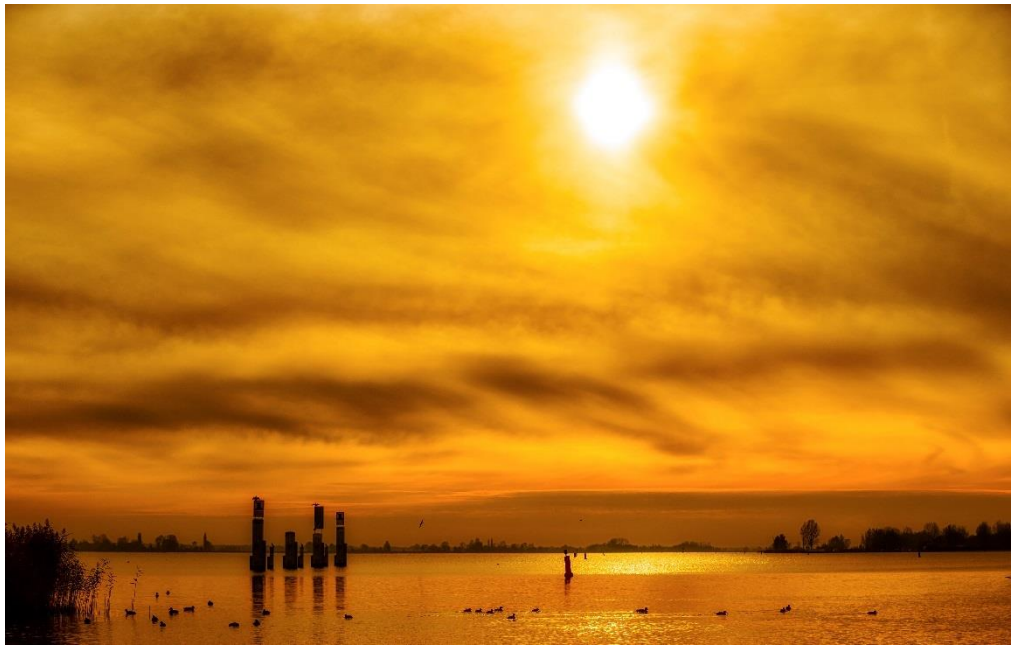
Overstromingsvlaktes van de Wolga (foto: Leo Nagelkerke).

Structuurcomplexiteit van belang

(Trek)vissen hebben levensstrategieën ontwikkeld, verbonden aan periodiek (voorjaar) overstroomde land-waterovergangen, voorzien van gras- en kruidachtige vegetaties, gericht op:

- maximale planktonproductie (reductie competitie)
- minimale predatie (roofvis, vogels).

Energiewinst (groei, productie) is maximaal bij een optimale structuurcomplexiteit. Optima zijn soortspecifiek en afhankelijk van het stadium in de ontogenie. De switch naar andere voedselbronnen, veelal ook groter formaat, gaat gepaard met het uitzakken van water en de migratie van de jonge vis naar begroeide oeverzones (zie foto hierboven als 'beeld'). Veel variatie op micro- en macrohabitatniveau draagt bij aan de gewenste structuurcomplexiteit. De eisen aan habitatvariatie en -verbinding zijn gezien vanuit de voedsel生态学 en het aspect beschutting meer generiek dan soortspecifiek.



7 Conclusies en aanbevelingen

De grote meren in Nederland zoals het IJsselmeer en Markermeer staan ver af van de natuurlijke situatie waar vooral in de winter en het voorjaar grote arealen boezemlanden en oeverzones periodiek overstromden. In de twintigste eeuw hebben we onze waterbeheersing zo geperfectioneerd en gedimensioneerd met de aanleg van dammen en dijken waarmee we de dynamische, natuurlijke processen beteugeld hebben. Daarmee kregen we veiligheid, maar verloren we de dynamiek en natuurlijke processen in onze rijke delta. Het IJsselmeer is zo veranderd van dynamische, brakwater binnenzee naar een stilstaand zoetwatermeer met harde randen. Zachte, geleidelijke land-waterovergangen zijn vrijwel overal vervangen door dijken met stortsteen. Dit heeft grote consequenties gehad voor het ecosysteem en is met name zichtbaar in de sterk afgenomen visstand.

Zachte, geleidelijke land-waterovergangen spelen een cruciale rol in het leven van vissen. De eerste, bepalende levensstadia van veel zoetwatervissoorten zijn voor hun overleving afhankelijk van ondiepe oeverzones (<60 cm). Doordat waterplanten en andere structuren aanwezig zijn kunnen jonge vissen en klein blijvende vissoorten hier schuilen voor predatoren zoals roofvissen en vogels. Veel vissoorten maken gebruik van de oeverzone voor de voortplanting en zetten hun eitjes af op planten of structuren die daar aanwezig zijn. In een natuurlijke oeverzone is er door variatie in het waterpeil veel uitwisseling tussen land en water mogelijk waardoor voedingsstoffen naar het water toe worden getransporteerd. Dit zorgt ervoor dat in de oeverzone relatief veel voedsel voor vissen aanwezig is. Een natuurlijke oeverzone heeft een glooiend talud, de ondiepe zone kan snel opwarmen in het vroege voorjaar en is vaak begroeid met waterplanten.

Nergens in Nederland is de noodzaak voor het ontwikkelen van geleidelijke land-waterovergangen zo urgent als in het IJsselmeergebied (IJsselmeer, Markermeer en Randmeren). Hier ligt 2000 km² aan zoetwateroppervlak, het grootste zoetwatermeer van West-Europa. Door het tekort aan natuurlijke oeverzones en verbindingen met andere watersystemen kan het niet volledig tot zijn recht komen. Het gevolg is een versimpeld en kwetsbaar voedselweb, dat met name aan de basis te smal is (figuur 2.2, Turlings et al. 2017). Dit is in eerste instantie zichtbaar in de slechte visstanden, maar ook in de afgenomen vogelstand en dan met name de visetende vogels. Ondanks het tegennatuurlijke peilbeheer (winter laag en zomer hoog peil in verband met de zoetwatervoorziening) en de harde dijken is het mogelijk om de zo gewenste meer natuurlijke land-waterovergangen te creëren met voor- en achteroevers. Een voorbeeld is de Koopmanspolder (paragraaf 4.1.4).

Met voor- en achteroevers en slimme verbindingen voor vissen en nutriënten wordt het voedselweb aan de basis versterkt, waarmee ook vogels, toppredatoren boven in het voedselweb, volop profiteren. Bij het ontwikkelen van land-waterovergangen zijn er verschillende aspecten om rekening mee te houden. Dit zijn:

1. Diepte en steilte van het talud
2. Peildynamiek
3. Watervegetatie en andere structuren
4. Wind-, stroming en golfwerking
5. Waterbodem
6. Connectiviteit
7. Temperatuur
8. Zuurstofgehalte
9. Doorzicht
10. Voedselrijkdom
11. Voedselinteracties

Variatie is het sleutelwoord om zoveel mogelijk vissoorten en levensstadia te bedienen. Er is geen optimum. Rekening houdend met de 11 factoren moet er zoveel mogelijk variatie gecreëerd worden in ruimte en tijd. Dit vraagt om experimenteren, creativiteit, innovatieve oplossingen en het delen van kennis en ervaring. Zonder te tornen aan waterveiligheid zoeken naar zoveel mogelijk ruimte voor natuurlijke processen. Denk qua inrichting aan:

- zoek 'verbinding' met ondiepe, overstroombare arealen en/of (aan te leggen) 'haarvaten'
- Volg 'ontogenie van doelsoorten' bij ontwerp + aanleg voorkeurshabitats en hun onderlinge verbinding
- Overdimensionering 'haarvaten' zoals sloten en greppels (afhankelijk peil), met zeer flauw talud en dieper middengedeelte.

Gedegen monitoring is cruciaal om te meten wat de precieze bijdrage is aan het zoetwaterecosysteem in totaliteit. Grote vraag is hoeveel oppervlakte (en wat voor typen) aan geleidelijke land-waterovergangen er nodig is om het ecosysteem van een meer zoals het IJsselmeer goed te laten functioneren. Een belangrijke aanbeveling is dan ook hier vervolgonderzoek naar te doen en de vele ontwikkelingen die mede vanuit de Programmatische Aanpak Grote Wateren in het IJsselmeergebied plaatsvinden systematisch te monitoren.

Begrippenlijst

Term	Omschrijving
Abundantie	Mate van voorkomen per oppervlakte-eenheid
Achteroevers	Aangelegde ondiepe watersystemen achter de dijk
Adult	Volwassen
Afwaaing	Waterstandsverlaging aan de bovenwindse zijde van een meer als gevolg van wind
Anadrome vissoorten	Trekvissoorten die in zee opgroeien en voor de paai de zoete (soms brakke) binnenwateren binnen trekken
Antropogene bemesting	Bemesting die door de mens veroorzaakt is
Autecologie	De relaties tussen een soort en zijn omgeving
Cladoceren	watervlooien
Connectiviteit	Mate van verbinding (migratiemogelijkheden)
Copepoden	Roeipootkreeftjes
Copepodieten	Ontwikkelingsstadium van roeipootkreeftjes (na nauplius)
Detritivoor	Detritus etend
Detritus	Dood organisch materiaal
Dispersie	Verspreiding /het uitzwerfen
Drijfbladplanten	Waterplanten die hun bladeren op het wateroppervlak hebben liggen
Emergente waterplanten	Waterplanten die wortelen in de waterbodem en boven het water uitsteken
Endogeen voedsel	voedsel reeds aanwezig in het lichaam als dooier
Estuarien	Voorkomend in het estuarium: gebied waar een rivier uitmondt in zee, met een zoet-zout overgang
Eurytoop	Grote schommelingen in milieufactoren kunnen verdragen, tolerant
Eutrofiëring	Vermesting
Exogeen voedsel	Voedsel van buitenaf
Fytofiele	Vegetatieminnend, gebonden aan watervegetatie
Fytoplankton	bacteriën, blauwwieren en meercellige algen
Herbivoor	Plantenetend
Hypertrofiëring	Overbemesting
Hypertroof	Zeer voedselrijk
Inundatie	Overstroming
Katadrome	Vissoorten die opgroeien in het zoete binnenwater en voor de paai naar zee (soms naar de estuaria) trekken.
Limnofiele	Met een voorkeur voor habitats met langzaam stromende tot stilstaande condities (soms geïnterpreteerd als gebonden aan vegetatie)
Litorale zones	Oeverzones
Macrofyten	Met het blote oog waarneembare, meercellige planten
Mesotrofe	Matig voedselrijk
Nauplii (meervoud van nauplius)	Jong larvaal stadium van roeipootkreeftjes
Oligotrofe	Voedselarm
Omnivoor	Zowel dierlijk als plantaardig voedsel etend
Ontogenetische	Ontwikkelingen binnen de levenscyclus

ontwikkeling	
Opwaaiing	Waterstandsverhoging aan de benedenwindse zijde van een meer als gevolg van wind
Perifyton	Bacteriën, algen, schimmels en ongewervelde dierlijke organismen die op onderwaterstructuren groeien (ook wel aufwuchs genoemd)
Piscivoor	Visetend
Planktivore	Plankton etend
Quaggamossel	Exotische driehoeksmosselsoort
Refugia	Schuilplaatsen
Rekrutering	Overleving van de jonge levensstadia
Reofiele	Stromingsminnende
Resuspensie	Opwerveling van bodemdeeltjes
Rotifera	Raderdieren
Stagnante	Niet stromende
Submerse waterplanten	Ondergedoken waterplanten
Substraat	Alle structuren die onder water gevonden worden (bodemmateriaal, begroeiing, afgestorven resten van planten en dieren)
Terrestrische	Op het land levende
Trofiegraad	Voedselrijkdom
Zoöplankton	Dierlijk plankton

Verwerkte literatuur

- Bakker, H.D., 1992. Habitat Geschiktheid Index Model De Snoek *Esox lucius* L. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein.
- Bass, J.A.B., L.C.V. Pinder & D.V. Leach, 1997. Temporal and spatial variation in zooplankton populations in the River Great Ouse: an ephemeral food resource for larval and juvenile fish. *Regul. Riv.* 13: 245-258.
- Beelen, P., 2009A. Kennisdocument kwabaal, *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 28. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Beelen, P., 2009B. Kansen voor kwabaal in Nederland, Mogelijkheden tot herstel van de populatie. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Borcherding, J., Dolina, M., Heermann, L., Knutzen, P., Krüger, S., Matern, S., Van Treeck, R. & Gertzen, S., 2013. Feeding and niche differentiation in three invasive gobies in the Lower Rhine, Germany. *Limnologica* 43: 49-58.
- Bosveld, J., 2009. De zoetwater-erfenis van een mariene kabeljauwfamilie bedreigd: Verspreiding, achteruitgang en vooruitzichten voor het herstel van de kwabaal (*Lota lota*) in Nederland. Master thesis RAVON, Nijmegen / Radboud Universiteit Nijmegen.
- Bosveld, J., J. Kranenbarg, H. J. R. Lenders & A. J. Hendriks, 2015. Historic decline and recent increase of Burbot (*Lota lota*) in the Netherlands. *Hydrobiologia* 757 (1): 49-60.
- Brauns, M., Gücker, B., Wagner, C., Garcia, X. F., Walz, N., & Pusch, M. T., 2011. Human lakeshore development alters the structure and trophic basis of littoral food webs. *Journal of Applied Ecology*, 48(4), 916-925.
- Bry, C., 1996. Role of vegetation in the life cycle of pike. In: J. F. Craig (ed.) Pike, biology and exploitation. Chapman & Hall, London, pp. 45-67.
- Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (eds.), 1993 The trophic cascade in lakes. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press.
- Chotkowski, M.A. & Marsden, J.E., 1999. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments. *Journal of Great Lakes Research* 25: 26-35
- Colclough S., L. Fonseca, T. Astley, K. Thomas & W. Watts, 2005. Fish utilisation of managed realignments. *Fish Man. Ecol.* 12: 351-360.
- Coops, H. (red.) 2002. Ecologische effecten van peilbeheer: een kennisoverzicht. RIZA, VenW, RIKZ, RWS DWW, Lelystad. RIZA Rapport 2002.040.
- Craig, J.F., 1996. Pike: Biology and exploitation Chapman & Hall, London. Reeks Fish and Fisheries 19. ISBN 0-412-42960-8.
- De Graaf, M., IJ de Boois, O.G Bos., A.B Griffioen, O. van Keeken, N.S.H. Tien & P. de Vries, 2016. Toestand vis en visserij in de zoete Rijkswateren 2015. Deel I: Trends. Wageningen Marine Research (University & Research centre), rapport C114/16.
- De Laak, G.A.J. & W.A.M. van Emmerik, 2006. Kennisdocument snoek, *Esox lucius* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 13. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Dixon, A.M., D.J. Leggett & R.C. Weight, 1998. Habitat creation opportunities for landward coastal re-alignment. In: Nunn et al., 2012.
- Ghan, D. & W.G. Sprules, 1993. Diet, prey selection, and growth of larval and juvenile burbot, *Lota lota* (L.). *J. Fish. Biol.* 42: 47-64.
- Gliwicz, Z. M., 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in a eutrophic lake. *Ecologia Polska*, 25, 179-225.
- Gliwicz, Z. M. & A. Jachner, 1992. Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present?. *Archiv fur Hydrobiologie*, 124, 385-410.

- Gliwicz, Z.M., A. Jawinski & M. Pawlowicz, 2004. Cladoceran densities, day-to-day variability in food selection by smelt and the birth-rate-compensation hypothesis. *Hydrobiologia* 526: 171-186.
- Grimm, M., 1994. The characteristics of the optimum habitat of northern pike (*Esox lucius* L.). In: I.G. Cowx (ed.) *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Hull International Fisheries Institute, University of Hull, U.K. Fishing News Books, Blackwell. ISBN 0-85238-195-6.
- Grimm, M.P. & M. Klinge, 1996. Pike and some aspects of its dependence on vegetation. In: J.F. Craig (ed.) *Pike, biology and exploitation*. Chapman & Hall, London, pp. 125-156.
- Hojtink, R., 1998. Habitat Geschiktheids Indexmodel van de kwabaal (Lota lota) Studentenverslag Hogeschool IJsselland en OVB, Nieuwegein.
- Hoogenboom, H., 2014. *Aquatische Ecologie: Functioneren en beheren van zoete en brakke aquatische ecosystemen*. KNNV Uitgeverij Zeist. ISBN 978 90 5011 4875.
- Kottelat, M., & Freyhof, J., 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat.
- Kranenburg, J. & F. Spikmans, 2013. *Achtergronddocument Rode Lijst Vissen 2011: Zoetwatervissen*. RAVON, Nijmegen.
- Kroes, M.J., F.T. Vriese & W.A.M. van Emmerik, 2007. *Vis in stromende wateren Deel 1 Doelvariabelen, stuurvariabelen, ingrepen en maatregelen*. Visadvies bv, Utrecht / Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Kroes, M.J., S. Sollie, B. Bakker, 2010. *KRW-maatlatten voor vis in ondiepe gebufferde M-watertypen; bouwstenen voor de evaluatie van de referenties en maatlatten*. Tauw bv., Utrecht.
- Ligtvoet, W. & M.P. Grimm, 1992. *Basisdocument Vis in het waterbeheer van Friesland: een vis-ecologische benadering*. Witteveen & Bos, Deventer, in opdracht van de Provincie Friesland.
- Mayer, C.M. & D.H. Wahl, 1997. The relationship between prey selectivity and growth and survival in a larval fish. *Can.J. Fish. Aquatic. Sci.* 54: 1504-1512.
- Nagelkerke, L.A.J., M. Klinge, M. Meier, Y. van Scheppingen & M.P. Grimm, 1999. *Waterriet en visfauna; betekenis voor ecologisch herstel van zoet water*. De Levende Natuur 100(2): 54-57.
- Noordhuis, R., S. Groot, M. Dionisio Pires & M. Maarse, 2014. *Wetenschappelijk eindadvies ANT-IJsselmeergebied: Vijf jaar studie naar kansen voor het ecosysteem van het IJsselmeer, Markermeer en IJmeer met het oog op de Natura 2000 doelen*. Deltares, Delft.
- Nunn, A.D., J.P. Harvey & I.G. Cowx (2007 b, c). The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity II. Prey selection and the influence of gape. *J. Fish Biol.* 70 726 -742; 743 -757.
- Nunn, A.D., L.H. Tewson & I.G. Cowx, 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22(2): 377-408.
- Pepin, P. & R.W. Penney, 1997. Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size-dependent models? *J.Fish.Biol.* 51 (Suppl A): 84-100.
- Pohnke, C. & Klinge, M., 2018. *Bureaustudie Vis in het IJsselmeergebied*. Witteveen + Bos, Deventer.
- Quak, J. & A. van der Spiegel (red.), 1992. *Cursus visstandbeheer en integraal waterbeheer*. OVB, Nieuwegein.
- Quak, J., 1994. *Ecologie van visgemeenschappen: de watersysteembenadering*. In: *Vismigratie, visgeleiding en vispassages in Nederland*. A.J.P. Raat (red.) OVB. ISBN 90-800120-6-8. p. 64-84.
- Quak, J. & R.A.A. van Alderen, 2013. Als een vis in het water. *Visionair* jaargang 8, nr. 29: 37-39.
- Quak, J. & R.A.A. van Alderen, 2013. *Waterkwaliteit gezien vanuit de Sportvisserij: Als een vis in het water*. Het Waterschap 98(5): 22 – 23.

- Quak, J., 2014: Karper in Nederland: Deel 1: Karper: Historie en verspreiding. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Buiter, R. 2014. Van de schone meren des doods. *Visionair* 8 (32): 4-7.
- Raat, A.J.P., 1988. Synopsis of biological data in the Northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758. FAO Fisheries Synopsis No. 30 Rev. 2.
- Redeke, H.C., 1941. Pisces (Cyclostomi-Euichtyes). Fauna van Nederland, Sijthoff's, Leiden.
- Schep, S., N. von Meijenfildt & W. Rip, 2012. Flexibel peil, van denken naar doen. Flexibel peilbeheer als maatregel ter verbetering van de waterkwaliteit en bevordering van de oevervegetatie en verlanding. STOWA, Amersfoort. STOWA-rapport 2012-41.
- Schiphouwer, M.E., 2011. What do Ponto-Caspian Gobiidae eat in the Dutch Rhine river system? Master thesis. Radboud Universiteit Nijmegen.
- Schlosser, I.J., 1991. Stream fish ecology: A landscape perspective. *Bioscience* 41 (10):704-712.
- Sollie, S., C. Cusell, L. de Senerpont Domis, J. Mandemakers, S. Boon, M. Boonstra en C.-J. Vermulst, 2017. Zicht op structuur. In Opdracht van STOWA. STOWA-rapport 2017-02.
- STIJ, 2016. Gedeeld beeld werkelijkheid IJsselmeervisserij. Notitie van de Stichting Transitie IJsselmeer, oktober 2016.
- Turlings, L., M. Klinge, N. Beun & J. Quak, 2017. Visstand en visserij in het IJsselmeer en Markermeer. Gedeelde werkelijkheid. *Visionair* 45: 12-16.
- Vadeboncoeur, Y., McIntyre, P. B., & Vander Zanden, M. J., 2011. Borders of biodiversity: life at the edge of the world's large lakes. *BioScience*, 61(7), 526-537.
- Van Aalderen, R.A.A. & R. Verspui, 2013. Sportvisserijgebruik Amsterdam-Rijnkanaal, IJssel en IJsselmeer. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Van Dam, A.A., M.C.M. Beveridge, M.E. Azim & M.C.J. Verdegem, 2002. The potential of fish production based on periphyton. *Reviews in Fish Biology* 12(1): 1-31.
- Van der Winden, J., 2016. Herstel van rietkragen in de Vechtplassen voor de grote karekiet. Maatregelen om op korte termijn het habitat van de grote karekiet te verbeteren. Rapport 16.01, Jan van der Winden Ecology, Utrecht.
- Van Ek, R. & Doef, R., 2008. Het WINN achteroeverconcept. Verslag van de workshop "Poldermuseum te Andijk" op 24 november 2008. Rijkswaterstaat / Deltares.
- Van Ek, R., 2016. Pilot Koopmanspolder. Eindrapportage monitoring. Deltares. In opdracht van Rijkswaterstaat.
- Van Emmerik, W.A.M., 2011. Een alternatieve indicator voor de KRW vismaatlat voor ondiepe M-watertypen. Elementen voor een deelmaatlat snoek (Concept). Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Van Emmerik, W.A.M. & G.A.J. de Laak, 2017. Visonderzoek achteroever Koopmanspolder. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Van Herpen, F.C.J., S. den Held, R. Buskens & G. de Rooij, 2015. Bureaustudie natuurlijker Markermeer en IJmeer: Ecologische verbindingen en habitat-diversiteit. Royal Haskoning/ DHV, Eindhoven. In opdracht van Rijkswaterstaat.
- Van Kessel, N., M. Dorenbosch, J. Kranenbarg, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2016. Invasive Ponto-Caspian gobies rapidly reduce the abundance of protected native bullhead. *Aquatic Invasions* 11(2): 179-188.
- Verreycken, H. 2013. Risk analysis of the round goby, *Neogobius melanostomus*, risk analysis report of non-native organisms in Belgium. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Rapport 2013: 37.
- Winfield, I.J. & C.R. Townsend, 1983. The cost of copepod reproduction-increased susceptibility to fish predation. *Oecologia* 60: 406-411
- Winfield, I.J., 2004. Fish in the littoral zone: ecology, threats and management. *Limnologica* 34: 124-131.
- Wootton, R.J., 1992. Fish ecology. Blackie, Glasgow. ISBN 0-216-93152-5.

Zoetemeyer, R.B. & B.J. Lucas, 2007. Basisboek visstandbeheer. Sportvisserij Nederland, Bilthoven. ISBN 978-90-810295-3-7.

Website

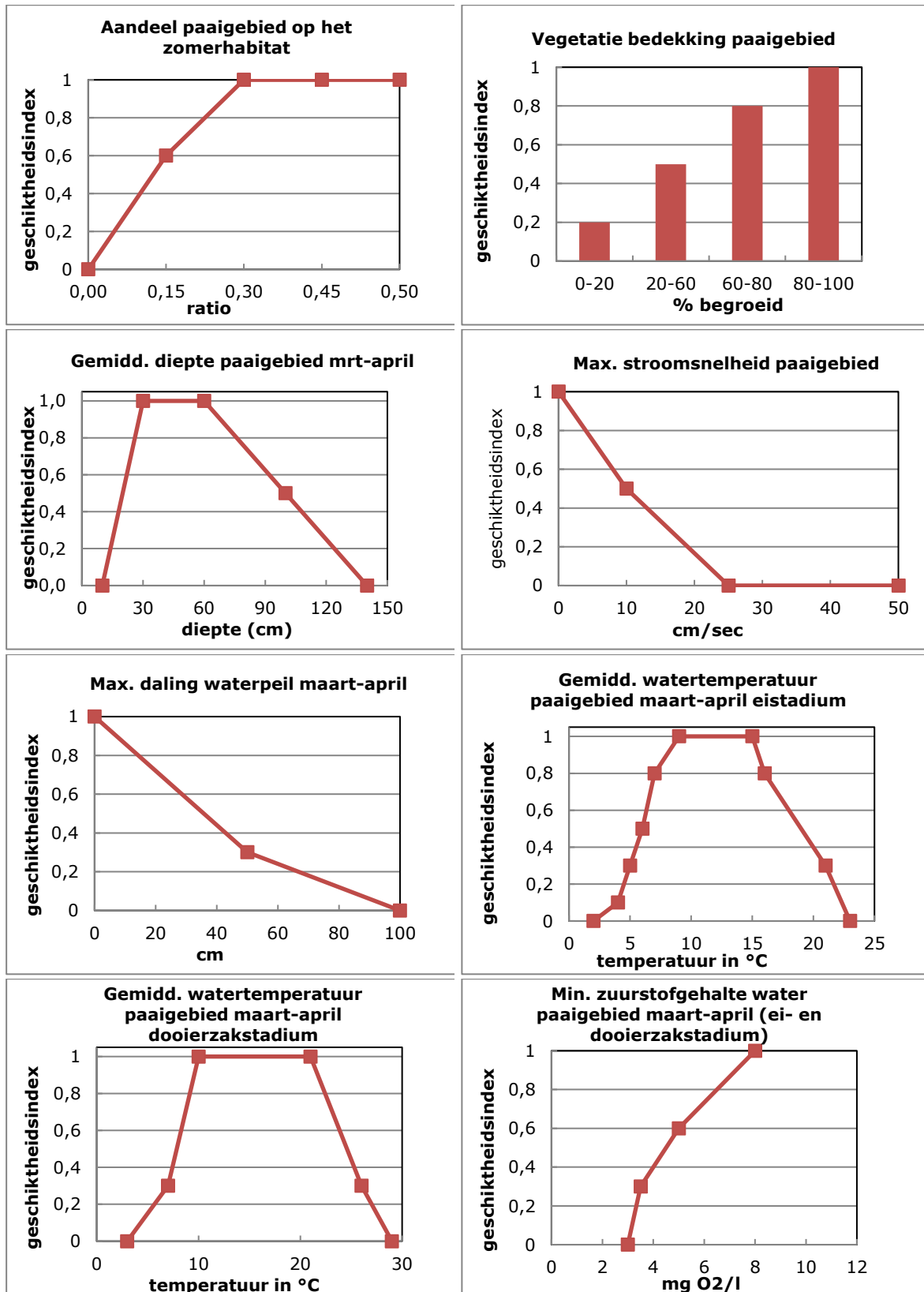
<http://kennis.markermeerijmeer.nl/home/default.aspx>

Bijlagen

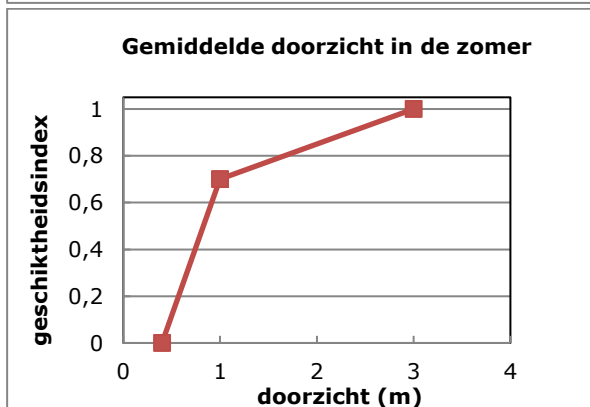
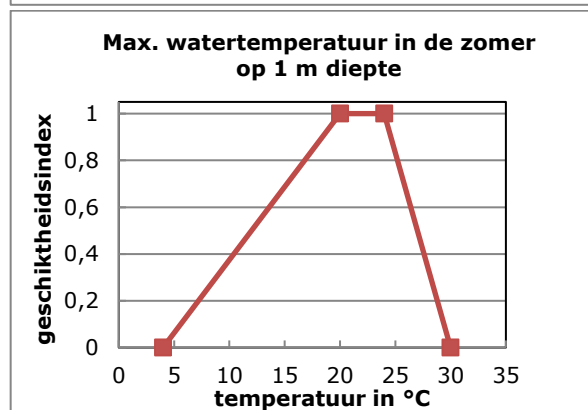
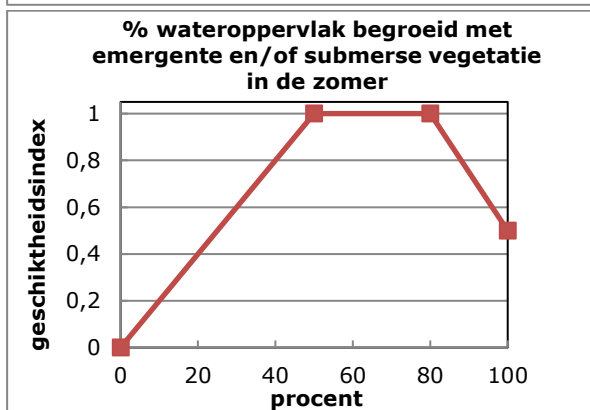
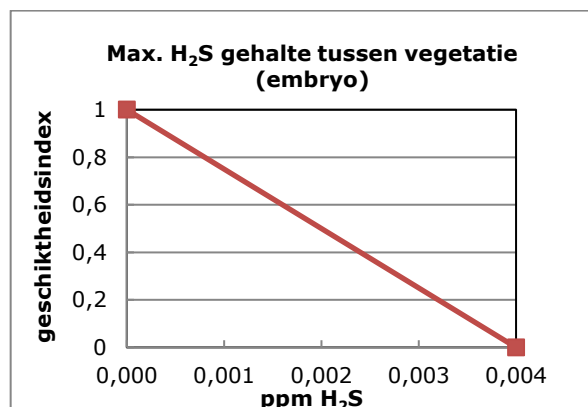
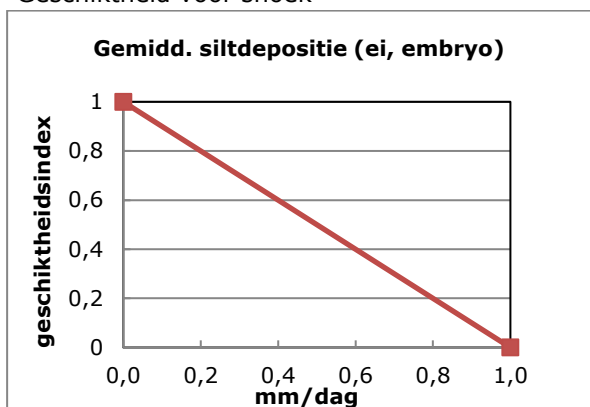
Bijlage I	Habitatsgeschiktheidsgrafieken snoek	80
Bijlage II	Habitatsgeschiktheidsgrafieken kwabaal	82
Bijlage III	Voedseleecologie van larvale en juveniele vis	84
Bijlage IV	Voedselkeuze vislarven en juveniele vis.....	92

Bijlage I Habitatsgeschiktheidsgrafieken snoek

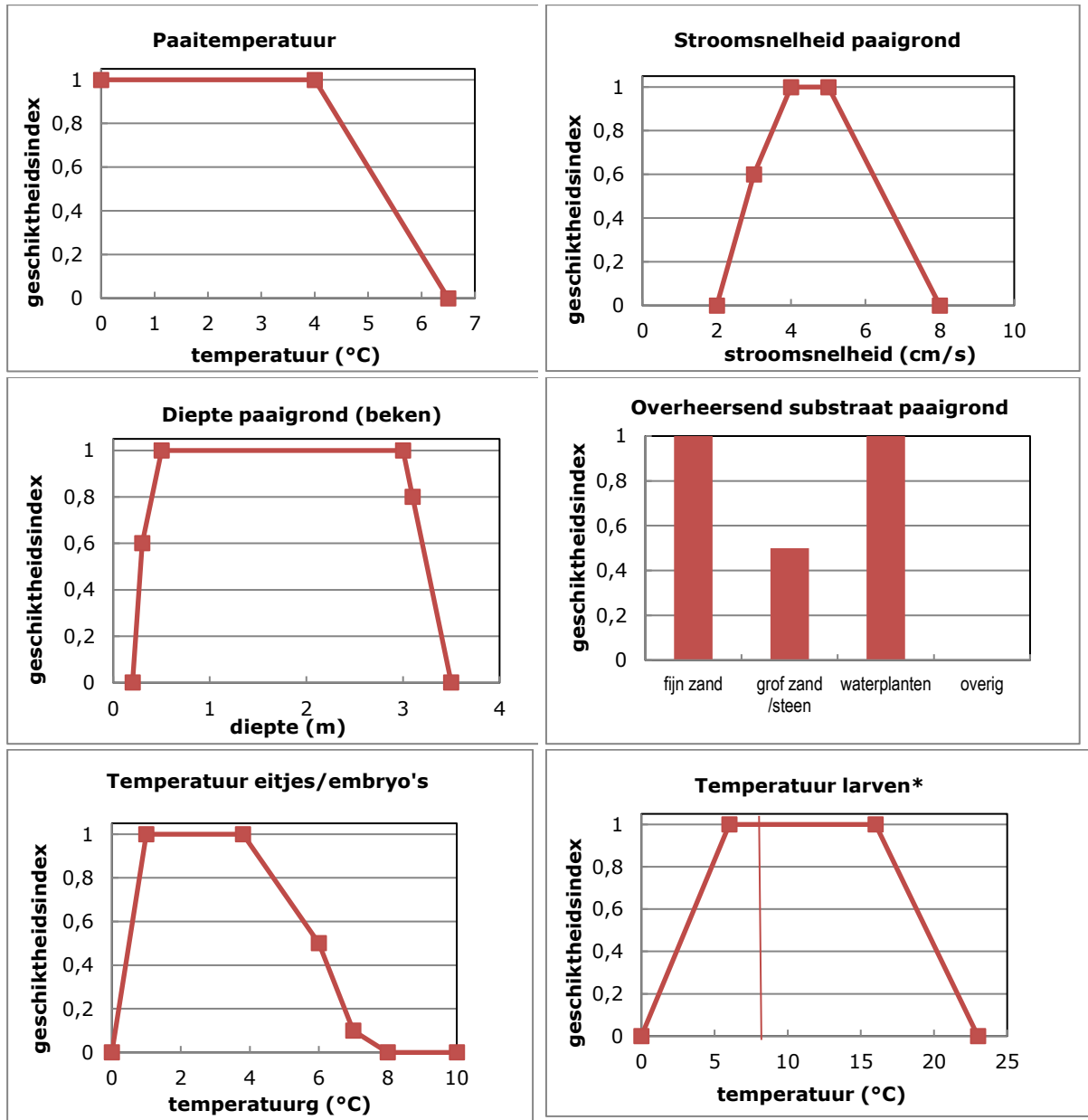
Geschiktheid voor snoek

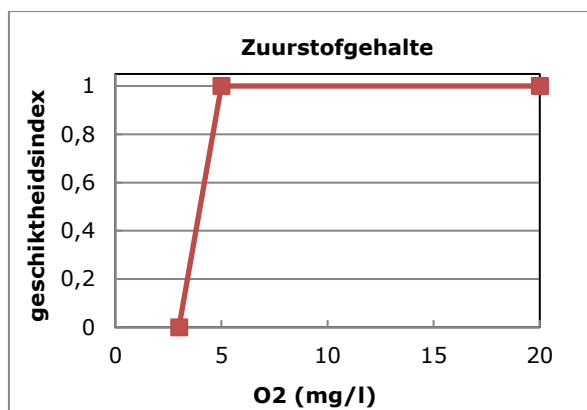
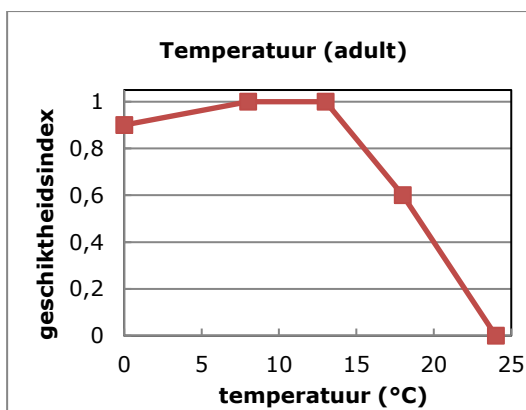


Geschiktheid voor snoek

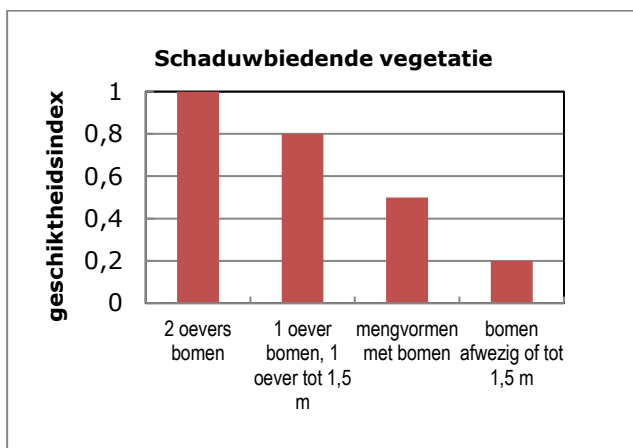
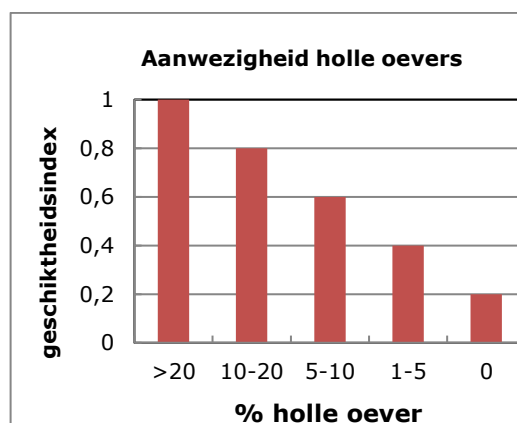
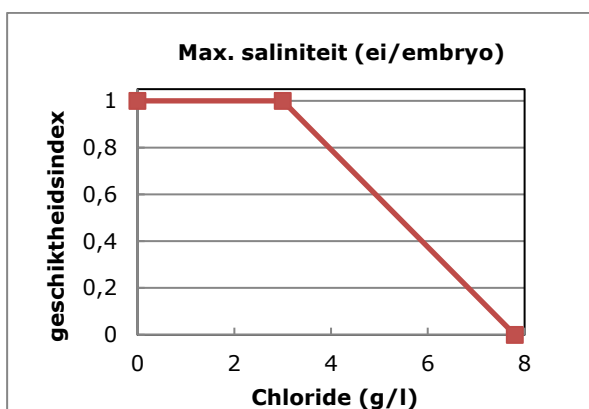


Bijlage II Habitatsgeschiktheidsgrafieken kwabaal (deels stromend water)





* Na een week moet de temperatuur boven de 8°C zijn.
Geschiktheid voor kwabaal



N.B. Voor de habitatvariabele Areaal begroeid overstroomingsgebied febr - mrt (Larve) is nog geen geschiktheidsgrafiek afgeleid. Als voorlopige 'vuistregel' wordt een optimum (GI = 1) aangenomen voor een areaal van 25 -50% van de totale wateroppervlakte.

Bijlage III Voedselecolgie van larvale en juveniele vis

(gebaseerd op een review van Nunn et al., 2012.) Voor de referenties wordt verwezen naar het artikel van Nunn et al., 2012).

Voedsel van larvale en juveniele vis

Het merendeel van de zoetwater- vissoorten is planktivor bij de start van de exogene fase; verschillende soorten kennen gedurende een korte tijd een mix, waarbij de exogene voedselopname begint terwijl de dooierzak nog niet compleet is verteerd. Zoöplankton is een vitale en essentiële voedselbron voor de larven van de meeste soorten (zie tabel, Bijlage IV).

Rotifera zijn een veel voorkomende prooi van het merendeel van de cyprinide soorten, in het bijzonder in de vroegste larvale periode. Copepoden, cladoceren, insectenlarven en fytoplankton zijn eveneens van belang. Perciden (familie van echte baarzen) prederen overwegend cladoceren, copepoden en insectenlarven. De diversiteit in voedsel neemt toe bij juveniele vis, vaak neemt ook het belang van soortspecifieke voedseltypen toe. Het merendeel van juveniele cypriniden consumeert cladoceren, copepoden en insectenlarven. 'Aufwuchs' (perifyton en geassocieerde microfauna op onderwaterstructuren) en volwassen insecten kunnen voor sommige soorten ook van belang zijn. Juveniele perciden prederen overwegend op cladoceren, copepoden, insectenlarven, isopoden (pissebedden), amfipoden (vlokreeften) en vissen. Het menu van salmoniden bestaat uit insecten (poppen, adult, larven), coregonen: cladoceren en copepoden; Haringachtigen en spieringachtigen: copepoden, isopoden, amfipoden, mysiden (aasgarnalen), decapoden (kreeften, krabben, garnalen) en vissen.

Ook roofvissen zoals de snoek zijn in het jonge levensstadia vaak eerst planktivor (Bry et al., 1995). Larven en juveniele van vissen in het getijdegebied (estuaria), zoals fint, haring, spiering, bot, brakwatergrondel en driedoornige stekelbaars kennen meestal diëten waarin zowel de zoete als zoute taxa voorkomen (Beaumont & Mann (1984); Aprahamian (1989). Vissen kunnen ook een belangrijk item zijn in de juveniele periode en dan vooral voor soorten met een grote bek-opening (baarsachtigen) (Mittelbach & Persson, 1998).

Prooiselectie

Prooiselectie wordt bepaald door de relatieve voordelen die specifieke typen en formaten van de prooi bieden. Prooitypen en -afmetingen die een maximale energiewinst per eenheid van handling time verschaffen, geven een maximaal voordeel (Pyke, 1984). Een sleutelfactor bij prooiselectie is de relatieve beschikbaarheid van een specifieke prooi (dit bepaalt de 'zoektijd' (Lazarro, 1987). Townsend et al. (1986) bijvoorbeeld, namen waar dat juveniele blankvoorn switchte van planktonische naar niet-planktonische cladoceren bij een afname van de planktonische beschikbaarheid. Identieke responsen zijn waargenomen bij andere soorten, zoals brasem, baars [Person & Bronmark, 2002; Person & reenberg, 1990)]. Bij blankvoorn is ook een switch van plankton naar 'aufwuchs' waargenomen (Garner, 1996a; Mann et al., 1997; Vasek et al., 2006; Nunn et al., 2007b)), evenals de switch van snoek, baars, snoekbaars naar piscivorie (Mehner et al. 1999; Galarowicz et al., 2006). Hoogenboezem et al. (1992) gebruikten voor de brasem de zoöplankton dichtheid om de switch van individuele opname van voedselitems naar filter feeding te voorspellen. Als dichtheden hoog blijven, hoeft deze switch in prooiselectie zich niet voor te doen. In de diëten van groeiende en zich ontwikkelende larvale en juveniele vissen, kunnen zich zowel een toename van prooiformaat als een veranderingen in prooi-soorten voordoen (Gahn & Sprules, 1993; Arrhenius, 1996); Dickmann et al., 2007; Nunn et al., 2007b). De grootte van de bekopening is door verschillende onderzoekers geïdentificeerd als een limiterende morfologische factor bij vissen die een prooi als geheel opnemen (Lazarro, 1987; De Vries et al., 1998; Mehner et al., 1998; Sabates & Saiz, 2000). De kleine bekopening van larvale en juveniele vis limiteert het prooiformaat, en met deze beperking, wordt groei en overleving beïnvloed en begrensd (Bremigan & Stein, 1994). De switch van een aantal soorten naar piscivorie is gerelateerd aan de relatieve lengte van de predator en de potentiële prooi en kan daarmee een direct positief effect hebben op

groei en overleving, waarbij de piscivore individuen na het eerste levensjaar groter zijn en in een betere conditie dan de niet-piscivore individuen (Buijse & Houthuijzen, 1992; Mehner et al., 1996; Bromley et al., 1997; Frankiewicz et al., 1999; Braband, 2001; Pelham et al., 2001; Persson & Brönmark, 2002b; Klemetsen et al., 2003; Galarowitz et al., 2006; Urbatzka et al., 2008). Vissen consumeren niet noodzakelijkerwijs de grootst aanwezige prooi. Scott (1987) vond dat juveniele blankvoorn en serpeling een voorkeur hebben voor prooien met een maximum formaat van circa 60% van de maximale bekopening. Deze voorkeur is waarschijnlijk gerelateerd aan het toenemen van de handling time, verbonden met grotere prooidieren (Wanzenböck, 1995). Verder is er sprake van substantiële interspecifieke variatie. Zo vonden Scharf et al. (2000) bij 18 vissoorten een variatie in prooiformaat van 10 -> 50% van hun lichaamslengte. De grootte van de bekopening is minder beperkend voor larvale en juveniele vissen die hun prooi niet in het geheel opnemen en verteren. Dit geldt ook voor een aantal kannibalistische soorten (zoals snoek), die in staat zijn een prooi gedeeltelijk op te nemen, deels te verteren en de restanten uit te scheiden (Baras, 1999; Baras et al., 2000). Bepaalde taxa van prooidieren kunnen consistent worden geprefereerd boven andere, onafhankelijk van het formaat. Dit suggereert dat specifieke eigenschappen van deze taxa ook van belang zijn in het proces van prooiselectie. Nunn et al. (2007c) vonden bijvoorbeeld dat jonge larven van een aantal cypriniden rotifera selecteerden boven even grote copepoden nauplii. Gliwicz et al. (2004) vonden bij de spiering een voorkeur voor langgerekte cladoceren (*Daphnia* sp.) boven meer compacte, bolvormige soorten (*Bosmina*, *Chydorus* sp.). Ghan & Sprules (1993) namen een vergelijkbaar verschijnsel waar bij jonge larven van de kwabaal, waarbij de 'gladde' *Asplanchna* sp (Rotifeer) werd geprefereerd boven Rotifera met stekelvormige uitsteeksels en copepoden nauplii. De verschillen in vorm en gedrag van deze taxa spelen hierbij mogelijk een rol: copepoden nauplii bewegen sneller dan Rotifera en de uitsteeksels van de stekel-rotifera vergroten de tijd die gepaard gaat met het pakken en opnemen van de prooi (handling-time). De grootschalige consumptie van cladoceren - in vergelijking met copepoden - door veel zoetwatervissen gedurende de laat larvale en vroeg juveniele periode, kan waarschijnlijk worden verklaard vanuit hun gemakkelijkere vangbaarheid. Copepoden bewegen sneller en zijn beter in staat de 'schokgolf' van naderende vissen te detecteren (Winfield et al., 1983). Zichtbaarheid kan hier echter ook een rol bij spelen (Mayer & Wahl, 1997). Vissen kunnen een voorkeur hebben voor eidragende, boven niet-eidragende zoöplankters, met ook een voorkeur voor de vrouwtjes met de grootste eipakketten waarschijnlijk door de grotere visuele waarneembaarheid van dit plankton (Winfield & Townsend, 1983; Ghan & Sprules, 1993; Gliwicz et al., 2004). Piscivore individuen kunnen ook specifieke soorten prooi prefereren boven andere, waarschijnlijk gerelateerd aan interspecifieke verschillen in morfologie en de kosten verbonden aan het vangen en opnemen van deze (potentiële) prooien Nilsson & Brönmark, 2000; Borcherting, 2006.

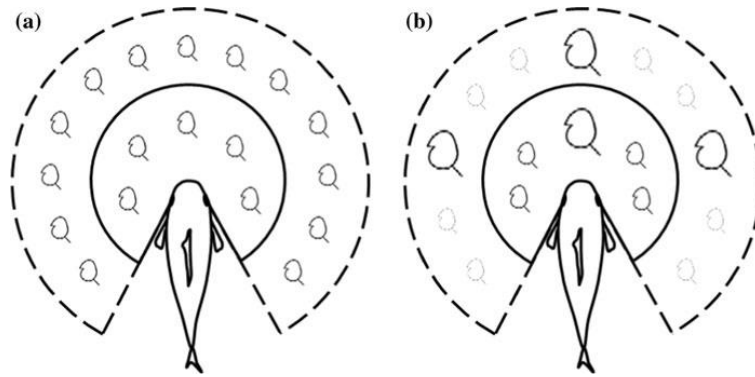
Ontogenetische shifts

De veranderingen die plaats vinden gedurende de ontogenie – hetzij stapsgewijs, hetzij geleidelijk – gaan vaak gepaard met verschuivingen in het dieet van vissen Clemets & Choat, 1993; Villizi, 1998; Garcia-Berthou, 2002; King, 2005; Tonkin et al., 2006; Nunn et al., 2007b, 2008a).

Met betrekking tot het foerageervermogen, zijn drie sleutelfactoren van belang:

1. De ontwikkeling van vinnen;
2. Vergroting van het gezichtsvermogen (Lazzaro, 1987; Schiemer et al., 1989);
3. Aanleg en functioneren van het lateraal-systeem (Kasumyan, 2003).

Vanaf het moment dat de vinnen volledig zijn ontwikkeld, verbetert het zwem- en sprintvermogen. Dit maakt een diversificatie in het dieet mogelijk en een vergroting van de efficiëntie om prooien te vangen. Tegelijkertijd maakt een vergroting van het gezichtsvermogen een vergroting van het zoekvolume mogelijk, waarmee de beschikbaarheid van prooidiertjes wordt verbeterd (Wanzenböck & Scheimer, 1989; Miller et al., 1993; Carvalho et al., 2002).



Visuele veld larve (a): ononderbroken lijn, juveniel onderbroken lijn. Op grotere afstand zijn voor de larve, afhankelijk van ontwikkelingsfase, uitsluitend grotere prooien zichtbaar (b- afstand waarop een prooi van een bepaald formaat wordt waargenomen). De bijvoorbeeld geprefereerde kleinere prooien zijn niet zichtbaar. Prooiselectie is beperkt tot het voorste deel van het visuele veld [tekeningen naar Gliwicz, 2001].

Individuen van veel vissoorten die recent uit het ei tevoorschijn zijn gekomen, prederen voornamelijk op fijn zoöplankton en fytoplankton: hun vermogen om grotere prooien te pakken is nog niet ontwikkeld (Whiteside et al. 1985; Krebs & Turingan, 2003). Daarbij hebben de larven van veel soorten nog slechts een beperkt ontwikkeld spijsverteringsstelsel (korte lengte, smalle diameter, eenvoudige structuur, beperkte set enzymen: een beperkte verteringscapaciteit (Kolkovski, 2001; Makrakis et al., 2005). In de verdere ontwikkeling van de larven evolueert het spijsverteringsstelsel mee, gekarakteriseerd door een toename in lengte en volume, differentiatie in specifieke gebieden en vergroting van de productie van enzymen (Hofer & Udin, 1985; Junger et al., 1989). De ontwikkeling van het spijsverteringskanaal, gelijktijdig met veranderingen in morfologie, gedrag en functie, valt vaak samen met verschuivingen in de samenstelling van het dieet (Balon, 1979; Werner & Gilliam, 1984; Penaz, 2001). Dergelijke verschuivingen in het potentiële gebruik van voedselbronnen vindt vaak plaats in de eerste weken na de geboorte (hatching). Duidelijk te onderscheiden verschuivingen in dieet vallen derhalve vaak samen met sleutelintervallen in de ontogenie. Nunn et al. (2007b) onderscheidden twee 'hoofd' verschuivingen in het dieet, op basis van een onderzoek naar cypriniden en perciden in de River Trent (Engeland). Deze vielen samen met de transitie van vinploo-larven naar larven met ontwikkelde vinnen en van het larvale naar het juveniele stadium. Deze transitie is waarschijnlijk gerelateerd aan de vergroting van het zwem- en gezichtsvermogen. Met als resultante een efficiëntere prooivangst. Ook King (2005) nam manifeste dieet-verschuivingen waar gedurende de larvale, juveniele en adulte stadia van een aantal 'vloedvlakte' vissoorten.

Het vetje bijvoorbeeld, vertoont een duidelijke verschuiving in het menu bij de transitie van het larvale naar juveniele stadium, waarbij migratie van de ondiepe oeverzones naar diepere delen plaatsvindt (Pinder et al., 2005). Ook de karper switcht van een planktonische naar een benthivore modus bij aanvang van de juveniele fase (Vilizzi, 1998).

De blankvoorn en de baars behoren tot de meest onderzochte en in Europa meest verspreide vissoorten. Larven van de blankvoorn voeden zich initieel met pelagische rotiferen, nauplii van copepoden en fytoplankton, aangevuld met microcrustaceeën en kleine muggenlarven (Mark et al., 1987; Wheelerley, 1987; Matena, 1995; Garner, 1996a; Mann et al., 1997; Nunn et al., 1997b). Cladoceren (Bosminidae, Daphnia sp., Chydoridae) copepoden en perifytische invertebraten worden in het menu belangrijker als de larven zich verder ontwikkelen. Fytoplankton kan van belang blijven als de abundantie van andere prooidieren laag is (Wheelerly, 1987). Als 0+ juvenielen voedt de blankvoorn zich met zoöplankton, voordat een switch naar benthische invertebraten en/of 'aufwuchs' wordt gemaakt (Garner, 1996a; Mann et al., 1997; Vasek et al., 2006; Nunn et al., 2007b, 2008b). Rotiferen en nauplii van copepoden vormen het startvoedsel van baarslarven (Spanovskaya & Grygorash, 1977; Mehner et al., 1997); ook ciliaten en algen worden soms gegeten (Guma'a, 1978). Als de larven groeien worden kleine cladoceren van belang, waarbij Daphnia sp. belangrijk worden vanaf een lengte van 10-15 mm. Leptodora en Bythotrephes spp. worden geconsumeerd door larven > 15 mm (Guma'a, 1978; Mehner et al., 1997). Copepoden kunnen ook in het dieet voorkomen [refs] en worden soms geprefereerd boven

cladoceren (Guma 'a, 1978). In stagnant water consumeert juveniele baars hoofdzakelijk planktonische cladoceren, in het bijzonder *Daphnia* sp., *Bosmina* sp. en *Leptodora* sp. en copepoden (spanovskkaya & Grygorash, 1977; Vasek et al., 2006; Kratochvil et al., 2008). In rivieren lijken benthische en fytofiële invertebraten meer van belang te zijn (Nunn et al., 2007b). Sommige 0+ baarzen kunnen piscivoor worden en zelf kannibalistisch (Braband, 1995, 2001; Mehner et al., 1996; Melard et al., 1996; Van Densen et al., 1996; Borcharding et al., 2000; Beeck et al., 2002; Urbatzka et al., 2008).

Dagelijkse variaties

Vissen in het larvale en juveniele stadium kunnen dagelijkse variaties in gedrag vertonen (Gliwicz & Jachner, 1992; Bromley et al., 1997; MacKenzie et al., 1999; Copp et al., 2005; Gliwicz et al., 2006; Nunn et al., 2010b). Juveniele baars en blankvoorn zijn overwegend gedurende daglicht actief, de brasem overwegend in de nacht (Winfield & Townsend, 1988; Garner, 1996b; Shepherd & Mills, 1996; Okun et al., 2005; Kratochvil et al., 2008). Ook in de samenstelling van het dieet kunnen zich gedurende het etmaal variaties voordoen. Zo is waargenomen dat juveniele blankvoorn en kopvoorn in de nacht minder planktonische prooi consumeerden dan gedurende de dag; 'aufwuchs' als voedsel daarentegen nam gedurende de nachtperiode in belang toe. Dit suggereert mogelijk ook een dag/nacht verschuiving tussen (pelagisch) 'deeltjes' foerageren resp. een benthisch gerichte foerageermodus (Garner, 1996b). Dagelijkse verschuivingen in de samenstelling van het dieet, zijn vaak verbonden aan veranderingen in habitat gebruik. Een vergelijkbaar gedrag vertonen larvale en juveniele baars, spiering en blankvoorn ook vaak in diepere meren: in de avond migreren deze soorten/stadia vaak naar het epilimnion en in de ochtendschemering naar het hypolimnion (spiering) of het litoraal (baars, blankvoorn) (Gliwicz & Jachner, 1992).

Een andere (en gelijktijdige) sleutelfactor van het habitatgebruik (habitat selectie) is het risico van predatie. Soorten die overdag actief zijn zoeken tijdens de nacht beschutting tegen predatoren, met migratie naar gunstige foerageergebieden gedurende het daglicht. Het tegenovergestelde gedrag is karakteristiek voor 's nachts actieve soorten. Jacobson & Berg (1998) vonden dat bij een risico op predatie (aanwezigheid predator) er een significante dagelijkse variatie aanwezig was in het gebruik van habitats door juveniele baars: 's nachts verblijf in het open water areaal, overdag in/tussen macrofyten. Daarbij is het mogelijk dat door predatie geïnduceerde shifts in habitatgebruik kunnen leiden tot dagelijkse variaties in de samenstelling van het menu. Ook veranderingen in het habitatgebruik van (potentiële) prooi kunnen leiden tot dergelijke dagelijkse variaties. In diepe waterlichamen bijvoorbeeld, vertonen veel zoöplanktonsoorten dagelijkse verticale migraties tussen het hypolimnion en het epilimnion, waarbij zij beschutting zoeken tegen predatie door vis gedurende de dag en zelf fytoplankton grazen nabij de wateroppervlakte gedurende de nacht (Gliwicz, 1986).

Soms kan zoöplankton in ondiepe wateren ook horizontale migraties ondernemen (Lauridsen et al., 1996), zodat hierdoor de prooibeschikbaarheid en predatie efficiëntie van larvale en juveniele vis wordt beïnvloed.

Variaties in seizoenen

De populaties van veel zoöplanktonsoorten variëren gedurende de seizoenen, in hoofdzaak gerelateerd aan de beschikbaarheid van voedsel, predatiedruk en milieucondities (Sommer et al., 1986; Soetaert & Van Rijswijk, 1993). Goed gedocumenteerde voorbeelden zijn bijv. cladoceren, zoals *Daphnia* spp. Deze soorten nemen gewoonlijk in het voorjaar in abundantie toe, waarna de populaties íneenstorten gedurende de midzomer (Sommer et al., 1986). Seizoensopvolgingen in samenstelling, abundantie en biomassa komen voor in plankton gemeenschappen en vergelijkbare fluctuaties zijn ook een kenmerk van veel benthische of perifytische invertebraten gemeenschappen, evenzo bij fytoplankton, perifyton en macrofyten gemeenschappen (Colebrook, 1979; Angermeier, 1983; Marker & Collett, 1997 a,b).

Seizoensfluctuaties in prooi abundantie kan de samenstelling van het dieet van 0+ vis beïnvloeden. Dit is in het bijzonder het geval bij juveniele vis, die in het algemeen gedurende meer dan 1 seizoen in hun eerste levensjaar foerageren, waarbij de larven van de meeste soorten slechts 1 seizoen ervaren. Variaties in de prooi van juveniele bot in de Baltische Zee waren gerelateerd aan seizoensveranderingen in prooi abundantie, met macrofauna (oligochaeten, amfipoden, chironomiden) dominant in het voorjaar en copepoden dominant in de zomer en de

herfst (Aarnio et al., 1996). Een seizoensgebonden variatie in dieetsamenstelling impliceert dat veel vissoorten in staat zijn tot opportunistisch foerageren. Zo namen Townsend et al. (1986) waar dat juveniele blankvoorn zich hoofdzakelijk voedde met planktonische cladoceren in het voorjaar en de zomer, maar met niet-planktonische cladoceren voor de rest van het jaar. De switch viel samen met een lage beschikbaarheid van planktonische prooi.

Menu switches verbonden met seizoenale variaties in prooi abundantie zijn gerapporteerd voor een range van 0+ vissen (Allen, 1941; Persson, 1983; Persson & Greenberg, 1990; Wu & Culver, 1992; Aarnio et al., 1996; Mehner et al., 1996; Mann et al., 1997; Warburton et al., 1998; Galarowicz et al., 2006 [refs]). Veel daarvan hebben implicaties voor hun groei en overleving, in het bijzonder als er een gedwongen shift naar voedselbronnen met een lagere kwaliteit plaatsvindt. In regio's met een gematigd klimaat, is de overleving van juveniele vis positief gecorreleerd met hun conditie (als functie van hun lengte). Kleinere individuen hebben een lagere overlevingskans dan hun grotere soortgenoten: verschillende studies wijzen op een reductie van de conditie in de winter als gevolg van het verbruiken van vetreserves (Hurst, 2007). De soms grootschalige consumptie van 'aufwuchs' door veel juveniele vis in het najaar en de winter is waarschijnlijk verbonden met de lage beschikbaarheid van geschikt dierlijk voedsel (Nunn et al., 2008b). Waar zoöplankton populaties zonder uitzondering in het najaar en de winter laag zijn in zoete wateren in de gematigde regio's, is 'aufwuchs' vaak nog abundant aanwezig (Marker & Collett, 1997b). De switch naar 'aufwuchs' kan worden uitgesteld of vertraagd als er voldoende invertebraten beschikbaar zijn (Wheaterley, 1987; Garner, 1996a; Mann et al., 1997; Nunn et al., 2007b). Maar omdat 'aufwuchs' kan worden beschouwd als een relatief arme voedselbron vanwege een lage verteerbaarheid en lage voedingswaarde (Bowen, 1979; Persson, 1983; Lemke & Bowen, 1998), kan de combinatie van gereduceerde foerageer activiteit en lage voedselkwaliteit implicaties hebben voor de winter overleving van juveniele vis. In het bijzonder in jaren met lange en/of strenge winters.

Jaarlijkse variaties

Larvale en juveniele vis kunnen onderworpen zijn aan jaarlijkse fluctuaties in prooibeschikbaarheid. Variaties in zoöplankton abundantie tussen jaren, kunnen daarmee (potentieel) grote gevolgen hebben voor hun groei en overleving (Mills & Forney, 1998; Mayer & Wahl, 1997; Dickmann et al., 2007; Burrow et al., 2011; Stige et al., 2011). Voor verschillende soorten bleek er tussen jaren een positieve correlatie tussen foerageersucces en groei, gerelateerd aan jaarlijkse verschillen in de dichtheid van nauplii van copepoden (Fortier et al., 1995). De match-mismatch hypothese van Cushing (1990) postuleert dat de overleving van vislarven het grootst zal zijn in de jaren waarin het uitkomen van de eieren (hatch) samenvalt met pieken in de planktonproductie (match-scenario). Als de timing van het uitkomen van de eieren en het optreden van plankton-pieken niet samenvalt (mismatch-scenario) leidt dit tot hoge sterfte van de larven. Deze theorie wordt ondersteund door verschillende empirische studies (Fortier et al., 1995; Gotceitas et al., 1996; Chick & Van den Avyle, 1999). Voor larvale en juveniele vis dient voedsel in voldoende mate en van het juiste formaat aanwezig te zijn. Niet-passende prooiformaten kunnen leiden tot reductie van groei en hongeren (Beaugrand et al., 2003; Graeb et al., 2004; Dickmann et al., 2007). Talrijke studies documenteren jaarlijkse verschillen in de samenstelling en abundantie van zoöplankton. Bass et al. (1997) vonden bijvoorbeeld dat de gemiddelde maximale dichtheid van rotiferen in een gereguleerde laaglandrivier gemiddeld 2000 -3000 ind./liter bedroeg, maar ook pieken rond 15.000 ind. /liter zijn waargenomen. Vergelijkbare jaarlijkse variaties zijn gerapporteerd voor een range van andere taxa, zowel in zoet als zout water (George & Taylor, 1995; Reid et al., 1998; Hays et al., 2005; Lees et al., 2006).

De factoren die van invloed zijn op de jaarlijkse variaties in samenstelling en abundantie van zoöplankton, zijn in het algemeen gelijk aan de factoren die van invloed zijn op de seizoensfluctuaties, zoals voedselbeschikbaarheid, predatiedruk en omgevingscondities. Jaarlijkse verschillen in de abundantie en samenstelling van zoöplankton in meren, zijn verbonden aan een reeks van complexe en elkaar ook onderling beïnvloedende factoren. Hieronder begrepen ook regionale veranderingen in klimaat en lokale weersomstandigheden. Dit bemoeilijkt het identificeren van de meest belangrijke factoren.

Ruimtelijke variaties

De door vissen gebruikte habitats kunnen een belangrijke invloed hebben op de beschikbaarheid van prooi en daarmee hun dieet samenstelling. Rotiferen, cladoceren, oligochaeten en insecten

(larven) zijn hierbij in het zoete water van primair belang. Plankton distributies zijn intrinsiek verbonden met waterbewegingen, waarbij ook een reeks van fysisch-chemische factoren zoals temperatuur, zuurstofgehalte en chloridegehalte van invloed is. Aanvullend, kan zoöplankton ook dagelijkse migraties ondernemen tussen het epilimnion en hypolimnion of het litoraal en het pelagiaal. Hierbij kunnen 'zwermen' worden gevormd, met als resultaat een ongelijkmatige verspreiding/verdeling.

Dieetsamenstelling en foerageeractiviteit kunnen ook worden beïnvloed door temperatuur en chlorideverschillen; ook windsterkte en -richting kunnen een factor zijn (McLaren et al., 1997; Hillgruber & Kloppmann, 1999). De dominantie van rotiferen in het menu van larven van veel (rivier)vissen kan worden verklaard door hun geringe formaat, beperkte mobiliteit, grote verspreiding, en hoge abundantie (Bass et al., 1997; Viroux, 1997; Nunn et al., 2007e). Gebieden zoals 'backwaters en oxbows' verschaffen vaak superieure voedselomstandigheden voor planktivore vis, vergeleken met de hoofdstromen resp. het open-water araal. Een van de sleutelfactoren bij de samenstelling van bentische gemeenschappen is de deeltjesgrootte van het sediment, waarbij fysische structuren meer van belang zijn voor epifauna en zoöplankton. Aquatische macrofyten en macroalgen zijn van bijzonder belang voor veel larvale en juveniele vissen omdat deze beschutting bieden tegen predatie en waterstromingen en habitat bieden voor fytofiële en planktonische invertebraten (Garner et al., 1996; Nagelkerken et al., 2000; Grenouillet et al., 2001a).

Waterplanten ondersteunen zonder uitzondering grotere aantallen invertebraten, grotere ranges van formaat en een groter aantal soorten dan open water arealen (Whiteside et al., 1985). Soortsamenstelling en abundantie van de verschillende groepen invertebraten zijn gerelateerd aan de verschillende typen macrofyten (drijfblad, emergent, submers) en verschillende soorten waterplanten (Cyr & Downing, 1988; Grenouillet, 2001a).

Het habitatgebruik van vissen kan een belangrijke invloed hebben op hun foerageer-efficiëntie. Winfield (1986) demonstreerde bijvoorbeeld dat de foerageer-efficiëntie van juveniele blankvoorn en ruisvoorn afnam bij een toename van de habitat-complexiteit, hoofdzakelijk omdat hun zwemsnelheden in dit type habitat lager werd. Diehl (1988) vond eveneens dat prooiopname bij baars, brasem en blankvoorn in complexe habitats werd gereduceerd; Diehl & Eklöv (1995) namen waar dat de baars in begroeide habitats een langzamere groei vertoonden als gevolg van een lagere foerageer efficiëntie.

Inter- en intraspecifieke interacties

Interspecifieke interacties kunnen belangrijke implicaties hebben voor de groei, overleving en het rekruteringsucces van vissen. Competitie kan ontstaan als gedragsinteracties een ongelijke verdeling van een voedselbron veroorzaken (Wootton, 1990). Vissen kunnen (moeten) door de aanwezigheid van competitieve soorten hun dieet aanpassen en krijgen als gevolg daarvan bijvoorbeeld een lagere groeisnelheid. Persson & Greenberg (1990) demonstreerden dat blankvoorn een negatieve invloed had op de groei van juveniele baars, waarbij de individuele groeisnelheid afnam met een toename van de dichtheid aan blankvoorn. Competitie om dezelfde voedselbronnen bleek hierbij de sturende factor: bij afwezigheid van blankvoorn voedde de baars zich hoofdzakelijk met planktonische cladoceren, in aanwezigheid van blankvoorn vooral met copepoden en macro-invertebraten. Om interspecifieke competitie te onderdrukken kunnen vissen een voorkeur hebben voor schoolvorming met soortgenoten tegenover de vorming van heterospecifieke scholen (Ward et al., 2002). Wel wordt opgemerkt dat de mate van competitie tussen soorten, kan variëren tussen habitats en de daaraan gerelateerde habitatcomplexiteit (Winfield, 1986; Diehl, 1988).

Overlap in diëten – als indicatie van competitie – is vaak het grootst in de vroeg-larvale periode, waarschijnlijk omdat vissen dan morfologisch en in gedrag nog het minst gedifferentieerd zijn (Garner, 1996a). Verschillende studies tonen een hoge mate van overlap in het menu van jonge larven. Zo wordt het dieet van jonge larven van verschillende cypriniden gedomineerd door rotiferen. Maar ook in de juveniele fasen kan het overlap in dieet substantieel zijn. Uit het onderzoek van Matena (1998) in een laagland stuwmeer, bleek een sterke interspecifieke voedselcompetitie te bestaan tussen juvenielen van baars, blankvoorn, snoekbaars, pos en brasem. Dieet overlap bij larven betekent niet per definitie een competitie om voedsel. Zo kunnen larven van vroege paaiers al het juveniele stadium (met een ander menu) hebben bereikt, als de nakomelingen van late paaiers nog verkeren in het larve stadium. Directe competitie om voedsel-

bronnen tussen larven van vroege en late paaiers is daarom niet aannemelijk. Er is pas sprake van competitie als de vraag naar voedsel het onmiddellijk aanwezig aanbod overstijgt (Zaret & Rand, 1971; Wootton, 1990). De overlap tussen soorten is vaak het grootst voor jonge larven die foerageren op de meest abundante voedselbronnen (Garner, 1996a; Thiel et al., 1996; Bromley et al., 1997; Nunn et al., 2007b; Pedersen & Fossheim, 2008). Voor sommige onderzoekers is dat juist een indicatie dat competitie vooral een rol gaat spelen bij oudere larven en juvenielen (Cowan et al., 2000). Zo is 'Resource partitioning' een kenmerkend element van verschillende juveniele vis aggregaties, welke vaak samenvalt met een toename van het belang van een soortspecifieke prooiselectie. De kans op competitie is hierbij het grootst voor ecologisch vergelijkbare soorten en trofische gilden (Mark et al., 1987; Matena, 1995; Garner, 1996a; Demain et al., 2011). Intraspecifieke interacties kunnen ook van belang zijn en zijn in feite onvermijdelijk omdat soortgenoten (in het bijzonder ook binnen dezelfde jaarklasse) identieke niches bezetten (Ward et al., 2006). Een aantal studies demonstreert een negatieve relatie tussen de dichtheid en de groei bij larvale en juveniele vis (bijv. Bystrom & Garcia-Berthou, 1999; Romare, 2000). De hoge dichtheden die kunnen voorkomen in opgroeigebieden kunnen een toenemend effect hebben op intra- en interspecifieke interacties – zoals foerageergedrag – en daarmee een effect op groei en overleving. Grenouillet et al. (2001b) bijvoorbeeld stelden dat de overleving van blankvoorn broed in het eerste levensjaar dichtheid-afhankelijk was, met een negatief effect van deze intraspecifieke competitie op de rekrutering. Cryer et al. (1986) en Perrow & Irvine (1992) toonden aan dat druk op prooipopulaties door juveniele blankvoorn een negatieve impact had op hun groei. De beschikbaarheid van zoöplankton kan limiterend worden bij hoge dichtheden van larven. Maar als de voedselbron (nog) niet limiterend is, kunnen hoge dichtheden van larven de foerageer effectiviteit vergroten: schoolvorming vergroot de waarschijnlijkheid om voedselbronnen te vinden die niet random zijn verspreid (bijv. plankton aggregaties) (Pitcher, 1986). Op individueel niveau wordt de impact van intraspecifieke interacties gedirigeerd door een scala van complexe en interacterende factoren, met inbegrip van sociale status (hiërarchie) en honger (Pitcher, 1986; Gotceitas & Godin, 1991; Krause, 1994). Ward et al. (2006) geven een gedetailleerde review over intraspecifieke competitie om voedsel bij vissen. Het risico op predatie – zowel inter- als intraspecifiek – kan het foerageergedrag van larvale en juveniele vis beïnvloeden. De voedselopname van juveniele baars bijvoorbeeld blijkt vaak te worden gereduceerd in de aanwezigheid van snoek; dit kan leiden tot een vergroting van het relatieve belang van kleine prooi voor baars (Mikheev et al., 2006; Wanzenböck et al., 2006). Ook kan juveniele baars in aanwezigheid van piscivoren vaker beschutting zoeken in meer complexe habitats, waarbij hun foerageer-efficiëntie lager wordt (Diehl & Eklöv, 1995). Hoewel een dergelijk aanpassing het voor vissen mogelijk maakt zelfs in risicovolle omstandigheden te foerageren, heeft dit gevolgen voor de voedsel (energie) opname, conditie, groei en overleving. Van individuen die continu bloot staan aan (zwarte) predatiedruk, is het aannemelijk dat zij minder en kleinere prooidieren opnemen in vergelijking met individuen die onder relatief veiliger condities kunnen foerageren (Fuiman & Magurran, 1994; Diehl & Eklöv, 1995).

Predator-prooi relaties

Planktivore vissen kunnen een belangrijke invloed hebben op de soortensamenstelling en grootte-samenstelling van zoöplankton gemeenschappen (Brooks & Dodson, 1965; Cushing, 1983; Lazzaro, 1987). Verschijnselen die vaak gepaard gaan met (zwarte) predatie door vissen zijn verlaging van de plankton biomassa, kleinere individuele grootte van het plankton en verminderde aanwezigheid van kwetsbare (meestal grotere) soorten. Groot zoöplankton begraast fytoplankton effectiever dan kleiner plankton en domineert zonder predatie de zoöplankton gemeenschap (Brooks & Dodson, 1965). Zoöplanktivore vissen, ook vanaf het larvale en juveniele stadium, kunnen daarmee veranderingen veroorzaken in het functioneren van het ecosysteem: een toenemende predatie op zoöplankton vermindert de graasdruk op fytoplankton en daarmee de helderheid van het water. Selectieve wegvraat van grote zoöplankton soorten kan verschuivingen veroorzaken in de soortensamenstelling van de plankton gemeenschappen, alsmede een reductie van het gemiddelde, individuele formaat van de grotere soorten en een shift in de gemeenschap als geheel (Cryer et al., 1986; Romare et al., 1999). In het bijzonder larvale en juveniele vis hebben de potentie om populaties van de grotere planktonsoorten te onderdrukken (Cushing, 1983; Bollens, 1988; Mills & Forney, 1988; Munk & Nielsen, 1994; Kurmayer & Wanzenböck, 1996; Mehner & Winfield, 1997; Mehner & Thiel, 1999). Cryer et al. (1986) bijvoorbeeld, namen waar dat in zomers met een hoge

0+ blankvoorn abundantie, zoöplankton (cladoceren) schaars was, en copepoden en rotiferen domineerden. Een aantal studies suggereert een oorzakelijk verband tussen de rekrutering van vis en zoöplankton dynamica, waarbij abundant voorkomende 0+ vis een slechte groei vertoonde als een gevolg van het uitputten van hun prooipopulaties.

Piscivorie kan de soort en groottesamenstelling van larvale en juveniele visgemeenschappen beïnvloeden. Braband (2001) bijvoorbeeld, merkt op dat piscivore 0+ baars een significante invloed had op de lengteverdeling van de 0+ blankvoorn cohorten, waarbij kleinere individuen meer frequent werden gepredeerd dan grotere. Beeck et al. (2002) speculeerde dat piscivorie door grote 0+ baarsjes een bijdrage had geleverd aan het compleet verdwijnen van kleine individuen van 0+ brasem uit een eutroof meer aan het einde van de zomer.

Wegvraat van zoöplanktivore vis door piscivore larven en juvenielen kan bijdragen aan reductie van de graasdruk op zoöplankton en daarmee op zijn beurt aan een verhoogde graasdruk op fytoplankton (Beeck et al., 2002). Los van de directe effecten van vispredatie op de zoöplankton demografie, kan er ook sprake zijn van indirecte effecten door verschuivingen in populatie kenmerken zoals veranderingen in rekrutering, fecunditeit, lengte/leeftijd bij geslachtsrijpheid, morfologie (bijv. hoogrugigheid) of gedrag (bijv. dagelijkse verticale en horizontale migratie) (Hanazato et al., 2001; Lass & Spaak, 2003). Al deze factoren kunnen van invloed zijn op het functioneren van het ecosysteem. Dergelijke verschijnselen kunnen ook de impact van vispredatie maskeren. Gliwicz (2001) bijvoorbeeld, vond dat soortspecifieke dichtheden van bepaalde soorten zoöplankton niet afhankelijk was van reproductie (geboortesnelheid, inspanning): een duidelijke indicatie dat grotere aantallen prooi door vissen werden geconsumeerd in tijden van verhoogde plankton reproductie. Vissen kunnen ehipiale of eidragende individuen selecteren als gevolg van hun grotere zichtbaarheid en daarmee de potentie van zoöplankton reproductie beïnvloeden. Zo beschreven Gliwicz et al. (2004) een sterke selectie van spiering voor 'late instars' en vrouwtjes *Daphnia* spp en *Bosmina* met grotere ei-clusters; ook voor de kwabaal is dit gerapporteerd (Ghan & Sprules, 1993).

Bijlage IV Voedseltypen vislarven en juveniele vis

Voedseltypen van larven (L) en juvenielen (J) van een aantal vissoorten in zoet en zout water volgens Nunn et al. 2012, bewerking Noordhuis, 2018.

		Zoet								Zout						
		Fint	3D Stekelbaars	Spijring	Zalm	Brasem	Blankvoorn	Baars	Snoekbaars		Fint	Haring	Sprot	Zeebaars	Spijring	Bot
Fytoplankton																
Bacillariophyta	Kiezelalgen			L		L	L									
Cyanobacteria	Blauwalgen						J	L								
Zoöplankton																
Rotifera	Raderdierpjes		L	L		L	L									
Bosminidae	Watervlooien		L, J	J		L, J	L, J	L, J	L			L	L, J			
Daphniidae	Watervlooien		L	L, J		L, J	L, J	L, J	L, J							
Chydoridae	Watervlooien	L, J	L, J			L, J	L	L, J	L							
Polyphamidae	Watervlooien			J				L, J								
Podonidae	Watervlooien											L	L, J			
Leptodoridae	Roofwatervlooien			J				L, J	J							
Copepoda	Roeipootkreeftjes			L												
Cyclopoida	Roeipootkreeftjes	L, J	L, J	J		L, J	L, J	L, J	L, J			L	L			J
Calanoida	Roeipootkreeftjes			J							J	L, J	L, J	L, J	L	J
Harpacticoida	Roeipootkreeftjes										J			J		J
Cirripedia nauplii	Zeepokken (larven)													J		
Decapoda larvae	Krabben en kreeften													J		
Macrofauna - Insektenlarven																
Chironomidae	Vedermuggen	L, J	L, J		L, J	L, J	L, J	J								J
Chaoboridae	Pluimmuggen			J												
Simuliidae	Kriebelmuggen	L, J														
Diptera	Vliegen en muggen	L, J			J											
Trichoptera	Kokerjuffers	J			L, J											
Ephemeroptera	Haften	L, J			L, J			J								J
Plecoptera	Steenvliegen				L											
Coleoptera	Kevers				L, J											
Macrofauna - Kreeftachtigen																
Mysidacea	Asgarnalen			J							J			L, J	L	J
Euphausiacea	Garnalen (krill)											J				
Amphipoda	Vlokreeftjes														L	J
Gammaridae	Vlokreeftjes		J		J									J		
Corophiidae	Slijkgarnalen													J		
Isopoda	Pissebedden										J					
Asellidae	Pissebedden		J													
Macrofauna - Wormen																
Oligochaeta	Borstelarme wormen		J													J
Polychaeta	Borstelwormen													J		J
Overig																
Aufwuchs	Aangroeiisel					J	L, J									
Detritus							J									
Vis		J							J		J			J		J



Sportvisserij Nederland
Postbus 162
3720 AD Bilthoven