

# Kennisdocument forel

*Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)



Foto's voorblad:  
Sportvisserij Nederland

**Kennisdocument forel,  
*Salmo trutta* Linnaeus, 1758**

**Kennisdocument 7**

**Sportvisserij Nederland**

**door**

**G.A.J. de Laak**

**januari 2008**



Leijenseweg 115  
Postbus 162  
3720 AD Bilthoven  
Telefoonnr.: 030-6058400  
Faxnr.: 030-6039874



# Statuspagina

<b>Titel</b>	Kennisdocument forel, <i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)
<b>Samenstelling</b>	Sportvisserij Nederland Postbus 162 3720 AD BILTHOVEN
<b>Telefoon</b>	030-605 84 00
<b>Telefax</b>	030-603 98 74
<b>E-mail</b>	<a href="mailto:info@sportvisserij nederland.nl">info@sportvisserij nederland.nl</a>
<b>Homepage</b>	<a href="http://www.sportvisserij nederland.nl">www.sportvisserij nederland.nl</a>
<b>Opdrachtgever</b>	Sportvisserij Nederland
<b>Auteur(s)</b>	G.A.J. de Laak
<b>Emailadres</b>	laak@sportvisserij nederland.nl
<b>Redactie en begeleiding</b>	W.A.M. van Emmerik
<b>Aantal pagina's</b>	80
<b>Trefwoorden</b>	Zeeforel, beekforel, forel, biologie, habitat, ecologie
<b>Projectnummer</b>	Kennisdocument 7
<b>Datum</b>	januari 2008

## **Bibliografische referentie:**

De Laak, G.A.J., 2007. Kennisdocument forel, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 7. 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 copyright-houder en de opdrachtgever.

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.



---

## Samenvatting

*Salmo trutta* is een vissoort met twee levenswijzen. De vis kan anadroom zijn; dat wil zeggen de vis brengt het een deel van zijn leven door in zee, maar voor de voortplanting trekt hij de rivier op. De jongen leven de eerste jaren op de beken of riviertjes en trekken na enkele jaren weer naar zee; deze vorm noemen we de zeeforel. Daarnaast kan de soort zijn gehele leven in het zoete water voltooien en blijft, afgezien van lokale migratie, in zijn geboorterivier. Deze vorm noemen we de beeforel. Door zijn migrerende en niet-migrerende leefwijze heeft de forel een grote flexibiliteit. Deze strategieën zijn ontwikkeld om een optimum fitness te bereiken, dat wil zeggen de kansen optimaal benutten om voor nageslacht te zorgen. In het buitenland (o.a. Ierland) komt ook een anadrome vorm voor, die in meren leeft. Deze vorm wordt de meerforel genoemd (*Salmo trutta lacustris*).

Het oorspronkelijke verspreidingsgebied van de zeeforel is Europa en delen van Eurazië. In veel landen (waaronder Canada en de V.S.) is de zeeforel geïntroduceerd. In veel landen is de forelpopulatie fors achteruitgegaan of zelfs uitgestorven. De forel is minder kritisch ten aanzien van zijn leefomgeving, daardoor is de soort niet zo sterk achteruitgegaan of zelfs uitgestorven als menige zalmpopulatie. De forel heeft een economische waarde.

De zee- en beeforel zijn in de meeste Europese rivieren tussen de 18<sup>e</sup> en 20<sup>e</sup> eeuw ernstig achteruitgegaan. De belangrijkste oorzaken daarvoor zijn: vernietiging van paai- en opgroeihabitat, watervervuiling, de grote visserijdruk en het toenemende aantal morfologische ingrepen in de rivier zelf, waaronder migratiebarrières.

Voor herstel en behoud van de beek- en zeeforel is het o.a. belangrijk dat er weer voldoende paai- en opgroeihabitat aanwezig is, migratie van zee naar de paaigronden en omgekeerd goed mogelijk is, er voldoende geleidelijke zoet-zout overgangen zijn en dat de waterkwaliteit voldoet. Het risico op sterfte door vangst moet voldoende klein zijn. Er is brede voorlichting nodig.

Aanvullend onderzoek naar de migratiemogelijkheden, habitatonderzoek en genetisch onderzoek is nodig. In het verbeteren en versterken van de populaties kan de zeeforel meeliften in het kader van zalmherstelprogramma's.

---

---

---



---

# Inhoudsopgave

1	Inleiding.....	11
1.1	Aanleiding .....	11
1.2	Beleidsstatus .....	11
1.3	Afkadering .....	12
1.4	Werkwijze.....	12
2	Systematiek en uiterlijke kenmerken .....	13
2.1	Systematiek.....	13
2.2	Uiterlijke kenmerken.....	15
2.3	Herkenning en determinatie.....	19
3	Ecologische kennis.....	21
3.1	Leefwijze .....	21
3.2	Geografische verspreiding.....	21
3.2.1	Voorkomen in Nederland .....	22
3.3	Strategieën.....	23
3.4	Migratie .....	24
3.5	Voortplanting .....	27
3.5.1	Paaigedrag en bevruchting.....	27
3.5.2	Sex-ratio bij de voortplanting.....	28
3.5.3	Paaigronden/habitat.....	29
3.5.4	Gonaden en fecunditeit.....	29
3.5.5	Duur van de reproductieve levensfase .....	30
3.6	Ontogenese .....	30
3.6.2	Ei-stadium .....	31
3.6.3	Embryonale en larvale stadium.....	32
3.6.4	Juvenile stadium .....	33
3.6.5	Precocious males .....	35
3.6.6	Adulte stadium .....	35
3.6.7	Levensduur .....	36
3.7	Groei, lengte en gewicht.....	37
3.7.1	Lengtegroei.....	37
3.7.2	Maximum lengte en gewicht.....	38
3.7.3	Lengte-gewicht verhouding .....	38
3.8	Voedsel .....	39
3.9	Overlevingspercentages in de verschillende levensstadia .....	40
3.10	Populatiodynamica.....	41
3.10.1	Minimum populatiegrootte .....	41
3.10.2	Populatieopbouw .....	41
3.10.3	Genetische aspecten .....	42
3.10.4	Hybridisatie.....	43
3.11	Parasieten / ziekten .....	44
3.12	Predatoren.....	45
4	Habitat- en milieu-eisen .....	47
4.1	Algemeen .....	47
4.2	Watertemperatuur .....	47

---

---

4.3	Zuurstofgehalte.....	47
4.4	Zuurgraad .....	48
4.5	Doorzicht en licht .....	48
4.6	Saliniteit.....	48
4.7	Stroomsnelheid / debiet / getijverschil .....	48
4.8	Waterdiepte.....	49
4.9	Bodensubstraat .....	49
4.10	Vegetatie.....	49
4.11	Waterkwaliteit.....	50
4.12	Ruimtelijke eisen .....	51
4.13	Migratie .....	51
5	Visserij.....	53
6	Bedreigingen .....	55
6.1.1	Visserij.....	55
6.1.2	Waterverontreiniging .....	56
6.1.3	Morfologieveranderingen leefgebied .....	57
6.1.4	Migratiebarrières .....	58
6.1.5	Aquacultuur .....	61
7	Kennisleemtes .....	63
7.1.1	Visserij.....	63
7.1.2	Waterverontreiniging .....	63
7.1.3	Paai- en opgroeigebieden .....	64
7.1.4	Overleving van verschillende levensstadia .....	64
7.1.5	Migratie.....	64
7.1.6	Genetica.....	66
7.1.7	Overige kennisleemtes .....	67
8	Beheer.....	69
8.1	Algemeen .....	69
8.2	Lopende projecten .....	69
	Verklarende woordenlijst.....	71
	Verwerkte literatuur .....	73

---

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding

Dit kennisdocument maakt deel uit van een reeks die door Sportvisserij Nederland wordt opgesteld voor een groot aantal Nederlandse vissoorten (zie ook pagina 79). Deze kennisdocumenten moeten de beschikbare kennis van een vissoort beter toegankelijk maken, waardoor de vissoorten beter kunnen worden gewaardeerd en beheerd.

## 1.2 Beleidsstatus

De forel wordt volgens bepaalde wetten (Visserijwet, Rode lijst) behandeld als twee soorten, namelijk de zeeforel en de beekforel.

### *Zeeforel*

Tot de inheemse vissen en rondbekken worden ook soorten gerekend die slechts een deel van hun levenscyclus op Nederlands grondgebied voltooien. Forel en zalm planten zich voort hoger stroomopwaarts in de Rijn en de Maas, maar worden wel als inheemse vissoorten beschouwd. De vissoort wordt genoemd in de Visserijwet, onder het Reglement minimummaten en gesloten tijden 1985. In een wijzigingsbesluit van 3 april 2000 (Wijzigingsbesluit Reglement minimummaten en gesloten tijden 1985 (bescherming zalm en zeeforel)) is vanaf 1 juni 2000 het gehele jaar gesloten is voor de vangst van zalm en zeeforel in de binnenwateren en de 12 mijlszone langs de Nederlandse kust. Volgens EU richtlijnen geldt een vangstverbod tussen 12 en 200 mijl uit de kust. Volgens de Rode lijst (de Nie & Van Ommering, 1998, 2004) is de zeeforel in Nederland kwetsbaar, d.w.z. een soort die in het stroomgebied van Maas en Rijn zijn levenscyclus meer niet op eigen kracht kan voltooien. Op Europees niveau heeft de zeeforel geen beschermd status.

De Beneluxbeschikking 96-5 (Beschikking inzake de vrije migratie van vissoorten in de hydrografische stroomgebieden van de Beneluxlanden (mei 1996)) geeft voorschriften over de vrije migratie van zalm in het stroomgebied van de Maas. Het herstel van zalmpopulaties zal in veel gevallen ook betekenen dat de zeeforelpopulaties hiervan profiteren. Op de IUCN (the World Conservation Union) lijst is *Salmo trutta* niet opgenomen.

### *Beekforel*

De beekforel wordt gezien als een inheemse vissoort. De vissoort wordt genoemd in de Visserijwet, onder het Reglement minimummaten en gesloten tijden 1985. Voor de vissoort geldt een gesloten tijd van 1 oktober tot en met 31 maart. Tevens geldt voor deze vissoort een minimum maat van 25 cm. In de Flora- en faunawet en de Habitatrichtlijn

wordt de beekforel niet genoemd. Op de Rode lijst wordt de beekforel beschouwd als verdwenen uit Nederland.

### **1.3 Afkadering**

Door regionale verschillen kan genetische aanleg en gedrag van forel verschillen. In arctische streken (bijvoorbeeld in Noorwegen) verblijven parrs (juvenielen in het zoete water) tot circa 6 jaar in het zoete water. In het Rijnsysteem is dit gemiddeld circa 2 jaar. Effecten die door onderzoek naar intra- en interspecifieke concurrentie zijn vastgesteld in deze noordelijke streken zijn mogelijk niet of in mindere mate van toepassing in onze meer gematigde streek. Een ander belangrijk verschil tussen rivieren in Scandinavië en de Rijn is de lengte van het Rijnsysteem. Rivieren in Scandinavië zijn in het algemeen kort, terwijl het Rijnsysteem zich kenmerkt door zijn grote lengte en vele zijrivieren, die vroeger geschikt waren voor de paai en opgroei van de zeeforel. Zeeforel en beekforel zijn één soort, namelijk de *Salmo trutta*.

In dit kennisdocument worden de migrerende vorm en de residente vorm beschreven. In het buitenland komen vaak ook lake-trouts voor, dit zijn residente vormen die deels migreren en opgroeien in een meer. Omdat deze situatie eigenlijk niet voorkomt in Nederland, wordt deze vorm niet of nauwelijks behandeld.

### **1.4 Werkwijze**

De onderstaande kennis is grotendeels gebaseerd op eerder uitgevoerd literatuuronderzoek door de OVB. Voor algemene ecologie en migratie is deels gebruik gemaakt van standaardwerken van Mills (1970) en Elliott (1994). In het hoofdstuk Beheer en Kennisleemtes is gebruik gemaakt van de Laak, 2002<sup>a,b</sup>.

De ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts) files zijn doorzocht met trefwoorden evenals de OVB (thans Sportvisserij Nederland) bibliotheek. Daarnaast is algemene literatuur en grijze literatuur (rapporten en verslagen) betrokken bij het onderzoek. Tevens is gebruik gemaakt van informatie op Internet.

In dit document is zoveel mogelijk onderscheid gemaakt tussen de anadrome en de residente vorm van de forel.

Een verklaring voor de gebruikte, soms Engelstalige, termen is gegeven in de verklarende woordenlijst in bijlage.

## 2 Systematiek en uiterlijke kenmerken

### 2.1 Systematiek

De forel behoort tot de zalmachtigen. De zalmachtigen waren voor het Pliocen (5.2 miljoen jaar-1.64 miljoen jaar geleden) al een aparte groep. Er zijn fossielen gevonden die duiden op een splitsing in meerdere genera in die tijd. Aangenomen wordt dat een fossiel genaamd *Eosalmo driftwoodensis*, die 35 miljoen jaren eerder leefde de voorvader van de zalmachtigen is geweest (Watson, 1999; Mills, 1989).

De zalmachtigen vallen onder de klasse van de Teleostei (recente echte kraakbeenvissen). De Teleostei vallen onder subklasse van de Actinopterygii, de straalvinnigen. De straalvinnigen is een van de groepen onder de Klasse van de Osteichthyes (de beenvissen in ruime zin) binnen de superklasse van de Gnathostomata (kaakbekkigen) (Berg, 1948).

In de orde van de zalmen (Salmoniformes) onderscheiden zich tenminste 3 subordes: Salmonoidei, Galaxioidei en Rectropina. In de suborde Salmonoidei komen de families Salmonidae, Osmeridae, Plecoglossidae en Salangidae voor. De familie Salmonidae kent tenminste 1 subfamilie: Salmoninae. De Familie van de zalmachtigen (Salmonidae) vormt samen met de families van de Coregonidae (houtingachtigen), Osmeridae (spieringachtigen), en Esocidae (snoekachtigen), Salvinidae (arctische forellen), Umbridae (Hondsvissen), en Thymallidae (vlagzalmen) de Orde van de Salmoniformes (zalmachtigen).

**Tabel 2.1**      **Tabel: Classificatie Salmoniden**

Rijk: Animalia  
Stam: *Chordata*  
Substam: *Vertebrata*  
Superklasse: *Osteichthyes*  
Klasse: *Actinopterygii*  
Subklasse: *Neopterygii*  
Infraklasse: *Teleostei*  
Superorde: *Ostariophysi*  
Orde: *Salmoniformes* (Zalmachtigen)  
Familie: *Salmonidae* (Salmoniden)  
Subfamilie: *Salmoninae* (Zalmen en forellen)  
Geslacht: *Salmo*  
Soort: *Salmo trutta*

De zeeforel en de beeforel worden beschouwd als de migrerende en de niet-migrerende (residente of stationaire) vorm van dezelfde soort, *Salmo trutta*.

De salmoniden worden gekenmerkt door de aanwezigheid van een vetvin. De salmoniden komen uitsluitend op het Noordelijk halfrond voor. De meeste soorten zijn anadroom (trekken naar zee). Veel soorten sterven na de paai.

Over de taxonomische systematiek van de Salmoniden bestaat nog steeds onduidelijkheid (Crisp, 1993). Maitland & Campbell (1992) beschouwen Vlagzalmen en Coregonen als aparte families. Wheeler (1992) beschouwt deze families als geslachten van de suborde Salmonidei. De subfamilie Salmoninae kent tenminste de genera *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Salmothymus* en *Brachymystax* (zie tabel 2.1).

In het verleden is er veel discussie geweest over de naamgeving van salmoniden. Dit is niet verwonderlijk, gezien de vele verschijningsvormen van salmoniden in hun levenscyclus en het gedrag dat behoort bij de anadrome levenswijze van deze soorten. Het voorkomen van meerdere salmonidensoorten in het stroomgebied van een rivier zal ook bijgedragen hebben aan onduidelijkheden. Sommige auteurs uit de 17e en 18e eeuw gaven de afzonderlijke levensstadia ('parr', smolts, kelts) van de salmoniden specifieke Latijnse soortnamen of noemden de ondersoort variëteit (varietas) of vorm (forma). Opmerkelijk is dat vele onderzoekers in die tijd al bekend waren met het fenomeen *precocious male*. Dit verschijnsel zal ook hebben bijgedragen aan de naamsverwarring. Voor zeeforel zijn er geen aanwijzingen in de literatuur gevonden dat er *precocious* vrouwtjes zijn.

Köck (1995) geeft een beschouwing van de naamgeving van zalmachtigen door systematici rond 1850-1900. Het was niet ongewoon dat een systematicus begin 1800 gedurende zijn leven drie totaal verschillende indelingen van de familie van salmoniden geeft.

Door onderzoek van onder andere Menzies (1931), Jones (1959) en Mills (1970) werd meer duidelijkheid geschapen in de naamgeving en de levenswijze van salmoniden (Mills, 1989).

De zeeforel en de beekforel worden beschouwd als de migrerende en de niet-migrerende (residente of stationaire) vorm van dezelfde soort, *Salmo trutta*. Vroeger werden deze vormen nogal eens onderscheiden als *Salmo trutta trutta* (zeeforel) en *Salmo trutta fario* (beekforel).

Van de zeeforel is bekend dat deze soort duidelijk migreert tussen het zoete opgroeigebied en de zee/oceaan, terwijl de beekforel (Engels: brown trout, n.b. brook trout is een *Salvelinus* soort) zijn hele leven voltooid in het zoete water. Sommige zeeforellen hebben de gewoonte om een tussenliggende strategie te kiezen. Deze vissen gaan niet naar zee, maar verblijven wel geruime tijd in brak water (estuarium). In Engeland worden deze forellen slob genoemd. Op basis van schubbezing in Nederland zijn er aanwijzingen dat ook deze vorm in het Rijn en/of Maassysteem voorkomt (De Laak, 2001).

Ook komen weinig migrerende vormen voor die in meren verblijven. In Ierland worden in de meren opgroeiende forellen vaak onderscheiden naar hun lengte die weer afhankelijk is van de voedselspecialisatie. Er onderscheiden zich drie vormen:

- Sonaghen. Dit zijn vissen die in het open water leven en zich voeden met zoöplankton en midges die ze van het wateroppervlak oppakken;
- Gillaro. Deze vissen voeden zich met grotere invertebraten als slakken, caddis larven en garnalen (*Mysis* soorten);
- Ferox. Deze vissen worden piscivoor als ze voldoende groot zijn om baars, arctische forel en forel te eten. De ferox bereikt de grootste lengte van de drie vormen.

De vormen zijn onderling te onderscheiden op grond van de verschijningsvorm en hebben ook verschillend paaihabitat en paaien niet of nauwelijks onderling (Ferguson, 1981). Omdat deze vormen niet in Nederland voorkomen wordt aan deze differentiatie in de soort forel in dit rapport weinig of geen aandacht besteed.

Van de forel zijn in de afgelopen eeuwen tientallen vermeende ondersoorten beschreven. In en rond de Adriatische kust komen ook een aantal relictpopulaties voor van de forel, zoals de marble trout en de *Salmo plathycephalus*. De *Salmo* (*Plathysalmo*) *plathycephalus*, (Behnke, 1968; In: Sušnik, et al., 2004) komt in Turkije voor. Door fylogenetisch onderzoek is gebleken dat deze soort zeer nauw verwant is aan de zeeforel en wordt de soort niet beschouwd als een aparte soort, maar gerekend tot het *Salmo trutta* complex. Door isolatie en specifiek habitat is deze vissoort genoodzaakt tot aanpassingen die resulteerden in speciale morfologie. De marble/soca trout (*Salmo trutta marmoratus*, Cuvier 1817) wordt door diverse auteurs wel beschouwd als aparte soort (Sušnik, et al., 2004). De forel is nog meer dan de zalm een vissoort die zich aanpast aan de heersende omstandigheden. Door enkele auteurs wordt ook wel gesproken van het *Salmo trutta* complex. Genetisch onderzoek zal in de toekomst nog meer duidelijkheid moeten scheppen in de oorsprong en mate van verwantschap van verschillende stocks. Resultaten van genetisch onderzoek zijn onderling niet altijd vergelijkbaar door de verschillende technieken die gebruikt worden.

De terminologie van de verschillende levensstadia van salmoniden in dit rapport is zoveel mogelijk in overeenstemming met de terminologie volgens Allen & Ritter (1977) (zie § 3.5) en de benamingen van de levensstadia worden verklaard in de woordenlijst.

## 2.2 Uiterlijke kenmerken

De familie van de Salmoniformes (zalmen) onderscheiden zich van de meeste andere vissen door de aanwezigheid van een vetvin. Salmoniden hebben geen bekdraden en de rugvin staat voor de buikvin. Het uiteinde van de kaak loopt door tot onder het oog. De kaak heeft kleine, maar goed ontwikkelde tandjes. Naast deze onderscheidende kenmerken is de determinatie van de afzonderlijke soorten erg lastig. De zalmachtigen hebben verschillende verschijningsvormen in de afzonderlijke levensstadia (zoet, smolts, zout). In de paaitijd zijn de

vissen ook anders gekleurd en de lichaamsvorm en dan vooral de kop verandert sterk bij het mannetje.

Meristische kenmerken forel: Rugvinstralen: 12-14 (10-15); Anale vinstralen (inclusief zachte): 10-12 (9-14); Vertebrae / rugwervels: (57-59), aantal schubben op de zijlijn 110-130. (Nijssen en de Groot, 1987, tussen haakjes: Froese en Pauly, 2004). Een zeeforel heeft vier kieuwbogen en op iedere kieuwboog zitten 13 tot 25 kieuwboogaanhangsels (Hochleitner, 2001). De staartvin is licht gevorkt tot recht. De staartwortel is hoger dan bij een zalm. In Nederland komen de zalm, zee/beeforel en de regenboogforel voor. Tussen deze soorten zijn problemen met de determinatie te verwachten.

Beeforel is meer gekleurd dan zeeforel, maar de verschijningsvorm kan ook binnen een rivier sterk variëren. De beeforel is meer geel tot bruin, buik wit tot soms zwart en rode of bruine stippen op zijkant. De chromatoforen (pigmentcellen) stellen de forel in staat de kleur aan te passen aan de omgeving (Mills, 1970).

#### *Opgroeifase*

De bevruchte eieren liggen in zogenaamde 'redd's. Na het uitkomen van de eieren verblijven de larven (alevins) in het paai-bed, totdat hun dooierzak verteerd is.



#### **Eieren en fry (foto: Sportvisserij Nederland)**

De vrijzwemmende zeeforellen zonder dooierzak in de zoetwaterfase heten fry of 'parr'. Zeeforelparrs zijn te herkennen aan hun donkere ovale vlekken aan de beide zijkanten van de vis, ter hoogte van de zijlijn. De vinnen en dan met name de borstsvinnen, van zeeforelparrs zijn kleiner en vaak meer rood/oranje gekleurd dan van zalmparrs.





**Zeeforelparr (foto: Sportvisserij Nederland)**

*Smoltfase*

Tijdens de smoltificering veranderen de parrs inwendig en uitwendig. De belangrijkste uitwendige verandering is zichtbaar doordat guanine in de schubben word gevormd. De smolt krijgt hierdoor een zilverachtig uiterlijk.

*Zee- of adulte fase*

Tijdens de zeefase zijn de zeeforellen zilverachtig gekleurd met een bruine tint boven de zijlijn. De bovenkaak loopt door tot achter het oog. Boven en onder de zijlijn bevinden zich zwarte vlekjes. De staartwortel is dikker dan bij een zalm en de staartvin loopt minder wijd uit. De staartvin is licht concaaf, d.w.z. er is geen duidelijke vork, maar de staartvin is wel licht hol ingesneden.



**Zeeforel zeefase (foto: Sportvisserij Nederland)**



**Beekforel, let op het verschil met de beekforel in § 3.6.6 (foto: Sportvisserij Nederland)**

*Paaikleed*

Tijdens de migratie vinden veranderingen in het inwendige en het uitwendige van de vis plaats. De meest opvallende uiterlijke verandering is de vorming van een haak (*kype*) aan het uiteinde van de onderkaak (*dentary*) bij het mannetje. De haak valt in een kuilje van de bovenkaak (*pre-maxilla*). Daarnaast zijn de mannetjes donkerder gekleurd dan tijdens de zeefase en hebben zij rood tot bruinachtige vlekken op opercula (kieuwdeksel) en de zijkanten. Ook de vrouwtjes zijn donkerder gekleurd.

## 2.3 Herkenning en determinatie

In deze paragraaf is een tabel opgenomen met de belangrijkste determinatiekenmerken van zalm en zeeforel. De forel zal niet gemakkelijk met andere vissoort verward worden. De soort is eenvoudig te herkennen aan de vetvin. Wel treedt regelmatig verwarring met de Atlantische zalm op. De Pacifische zalmen zijn te onderscheiden van de zalm en de zeeforel, doordat de Pacifische zalmen op de rug- en staartvin zwarte stippen hebben.

**Tabel 2.2 Kenmerken zalm en zeeforel. (Samengesteld uit OVB cursus Vissoorten, 1985)**

Kenmerk	Zalm	Zeeforel	
Uitwendig	Aantal schubben op zijlijn	109-120	120-130
	Aantal schubben boven zijlijn tot vetvin	10-13	14-17
	Rugvinstralen	10-12	12-14
	Anaalvinstralen	8-11	10-12
	Buikvinstralen	9-10	9-10
	Staartvin	Gevorkt	Recht of licht concaaf, soms convex
	Eind bek t.o.v oog	Recht onder oog	Loopt tot voorbij oog
	Basis staartwortel	Slank	Dik
	Lichaamsverhouding	Slanker dan zeeforel	Zwaarder dan zalm, bij gelijke lengte
	Verhouding kop:rest lichaam	Kleinere kop dan zeeforel	Naar verhouding grotere kop
	Kleur zee fase	Grijs/zilver met blauw/groene glans	Bruin aan bovenzijde
	Vorm stippen op zijkant	Kruisjes	Vlekjes, stippen
Inwendig	Ploegschaarbeen (vomer)	Tandjes op schacht	Tandjes op schacht en kop
	Vorm kieuwboogaanhangsel	Slank	Stomp
	Aantal kieuwboogaanhangsel	15-20	14-17
	Spierweefsel	Stevig	Zacht

De zalm en de zeeforel zijn soms moeilijk te onderscheiden. De determinatie wordt soms bemoeilijkt doordat de vis beschadigd is of beschadigd is geweest, zodat een aantal relatief simpele kenmerken (aantal schubbenrijen tussen vetvin en zijlijn) niet te bepalen is. Als de vis beschadigd is geweest worden op de plaats van de verdwenen schubben zogenaamde geregenereerde schubben gevormd. Deze schubben zijn niet regelmatig van vorm en missen de leeftijdsinformatie tot het moment waarop deze nieuwe schub gevormd werd. Ook komen hybriden

(kruisingen) van zalm en zeeforel voor. Ook gekweekte exemplaren hebben weer een ander habitus (verschijningsvorm) dan natuurlijk opgegroeide exemplaren. Van de zeeforel zijn verschillende stammen bekend. Zeeforellen uit Duitsland en Schotland kregen bij uitzettingen in Noord-Amerika verschillende namen mee en waren tot enkele generaties later duidelijk te onderscheiden, alhoewel de beide stammen wel onderling kruisten. Elliott et al., (1992) beschrijft dat er genetische verschillen bestaan tussen zeeforellen die voorkomen op de Britse eilanden die uitmonden in de Ierse Zee en de Atlantische Oceaan.

## 3 Ecologische kennis

### 3.1 Leefwijze

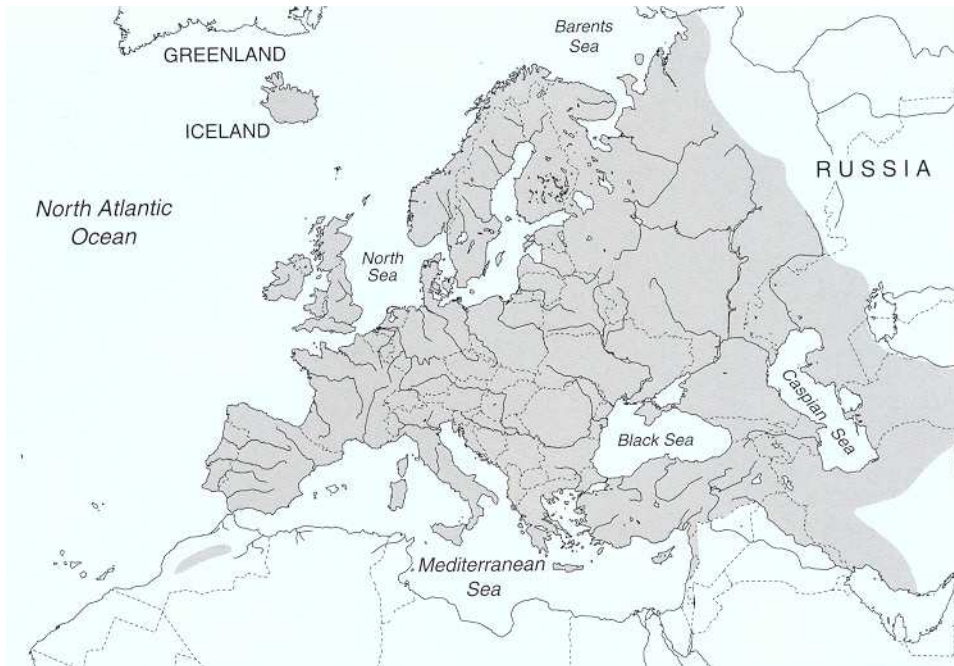
De forel is in principe een anadrome vissoort. De levenswijze vertoont veel overeenkomsten met die van de zalm. De vissen groeien op in het zoete koude water van de bovenlopen van rivieren. Na 1 tot 6 jaar verlaten de pre smolts in het voorjaar het zoete water. Deze smolts groeien in het estuarium of de zee erg snel. De zeeforel trekt niet zover de zee of oceaan op als de Atlantische zalm. Na 1 tot 3 (zelden meer) jaren op zee te zijn geweest, trekken ze de rivier weer op om te paaien in de vroege winter. Van de smolts trekt een deel in het najaar van hetzelfde jaar dat ze naar zee zijn gegaan, weer de rivier op. Van deze vissen neemt maar een gering percentage deel aan de paai. Na de paai sterft een deel van de ouderdieren en een deel (kelts, hengsten) trekt terug naar zee om weer aan te sterken en eventueel nog een keer aan de paaitrek deel te nemen. Vaak overwinteren de kelts in de rivier en trekken ze tegelijk met de smolts weer naar zee. Forel paait meestal meerdere malen als ze geslachtsrijp zijn, een deel sterft na de eerste paai (Mills, 1970). De juvenielen blijven in de beekjes vlak bij de paaigronden. Na deze opgroeiperiode veranderen ze van uiterlijk (dit wordt *smoltificeren* genoemd) en trekken ze naar zee.

Een deel van de populatie kan echter de gehele levenscyclus voltooien in het zoete water, ook al hebben ze de mogelijkheid naar zee te trekken. Dit is globaal de levenscyclus van forel.

### 3.2 Geografische verspreiding

Salmoniden komen uitsluitend op het noordelijk halfrond voor. De meeste soorten worden in de koude Arctische gebieden aangetroffen, of in hoog gelegen berggebieden, zoals de Alpen. De forel komt voor in heel Europa, Noord Afrika, Turkije en westelijke delen van Azië (landen rond de Kaspische zee, zoals Iran). Zeeforel komt niet in de Middellandse zee voor, beekforel komt wel voor in de rivieren die uitkomen in de Middellandse zee (Mills, 1970; Elliott *et al.*, 1994). Fishbase geeft aan dat de zeeforel ook inheems is in Afghanistan. Watson (1999) noemt naast Afghanistan het Aral meer als grens van de oostelijke verspreiding. Mills, 1970) noemt ook Irak en de noordelijke hellingen van de Himalaya als oostelijke grens van het verspreidingsgebied. De beekforel komt bijna overal voor, waar de zeeforel ook aanwezig is.

De forel heeft zich sinds het Pleistoceen in Europa in 5 verschillende regionale gebieden ontwikkeld. Tussen deze gebieden is geen of weinig uitwisseling van forel geweest, zodat we op geografisch niveau ook van 5 allopatrische populaties kunnen spreken.



**Figuur 3.1 Verspreidingskaart forel. Bron: Watson, 1999**

De forel is geïntroduceerd in vele landen van de wereld, met name in Noord-Amerika en Australië. Door Engelsen is de forel geïntroduceerd in hun voormalige koloniën zoals Nieuw Zeeland, Zimbabwe, Malawi, Lesoto, Kenia, Ethiopië en zelfs de Falklandeilanden. Ook in Zuid-Amerika is de forel geïntroduceerd. Verschillende landen rapporteren een negatief effect van de introductie van forel (Mills, 1970; Watson, 1999).

### **3.2.1 Voorkomen in Nederland**

De beekforel kwam vroeger voor in bijna alle zijbeken en zijriviertjes van de Maas in Limburg (o.a. Voer, Geul, Roer, Swalm en Niers). het voorkomen in Nederland buiten Limburg (Brabant, Gelderland, Overijssel en Drenthe) was waarschijnlijk grotendeels het resultaat van uitzettingen in de negentiende eeuw. In Gelderse beken als de Hierdense beek en de Rencumse Beken (o.a. Leuvenumse Beek) waren tot in de zestiger jaren van de vorige eeuw nog zichzelf instandhoudende populaties van de beekforel. Door respectievelijk gierlozingen en daling van de grondwaterspiegel zijn deze bestanden vervolgens verdwenen. Sinds 2005 worden in de Leuvenumse Beek weer met grote regelmaat beekforellen van verschillende jaarklassen aangetroffen. Door uitzettingen van broed of eitjes wordt de beekforel ook weer aangetroffen in enkele Achterhoekse en Kempense beken. Of hier ook sprake is van natuurlijke voortplanting is moeilijk vast te stellen.

Veel Nederlandse waterschappen hebben zich ten doel gesteld om beken weer vanaf de zee of de rivier optrekbaar te maken. Dit stelt zeeforellen in staat om geschikt paaihabitat in die beken te bereiken. Afgewacht moet worden of hieruit weer nieuwe populaties van beekforel en zeeforel kunnen ontstaan.

### 3.3 Strategieën

De forel kan in een breed scala van omstandigheden leven en overleven. Door de eeuwen heen heeft de vis zich aangepast aan extreme situaties. Daardoor is de zeeforel een polymorfe soort geworden. De soort kan zijn levenscyclus ook op onderdelen van zijn levenscyclus aanpassen.

Het verblijf gedeeltelijk in zoet en gedeeltelijk in zout water is een levensstrategie. Het beperkt de risico's dat een soort geheel uitsterft in een rivier, als er een catastrofe plaatsvindt. De soort vindt in het zoute water een habitat waar het geweldig snel kan groeien en dus voor veel nakomelingen kan zorgen. De investeringen in het deels opgroeien in zee zijn de migratie (energieverlies) en gevaar van predatie. Als deze investeringen niet opwegen tegen het reproductiesucces, zal de soort zijn strategie aanpassen. De forel heeft aldus veel strategieën en flexibiliteit ontwikkeld om zo goed mogelijk te overleven. De forel is een polymorfe soort. De soort is in staat om in veel watertypen te overleven, van kleine oligotrofe meertjes hoog in de bergen tot grote rivieren, waar de anadrome leefwijze vaak voorkomt. Vandaar dat in totaal wel 50 soorten of variëteiten zijn beschreven van deze soort, die uiteindelijk zijn gereduceerd tot slechts een soort, *Salmo trutta*. Om aan te geven dat de soort polymorf is, gebruiken sommige auteurs de term *Salmo trutta* complex.

Door Elliott *et al.*, (1994) worden de volgende vier levenscyclussen beschreven:

1. De forel blijft zijn/haar hele leven in de geboorterivier;
2. De forel'parr' migreert op een leeftijd van 1<sup>+</sup> of 2<sup>+</sup> naar een hoofdrivier en de volwassen vissen keren slechts terug om te paaien in de geboorterivier;
3. De forel'parr' migreert op een leeftijd van 1<sup>+</sup> tot 3<sup>+</sup> naar een meer. De paaipopulatie bestaat uit iteroparous (paaien gedurende het leven meerdere malen) mannetjes en vrouwtjes uit het meer die de geboorterivier weer opzoeken voor de paai. Een deel van de mannetjes'parr's migreert niet naar het meer en wordt geslachtsrijpe 'parr';
4. De 'parr' smoltificeert en trekt naar het estuarium of naar de zee en verblijft daar om op te groeien. Na een jaar of enkele jaren migreert de volwassen vis naar de paaigebieden in de geboorterivier om af te paaien.

In een populatie forel van een rivier of meer kunnen bovenstaande levensstrategieën naast elkaar voorkomen. Ook is het mogelijk dat slechts een deel van de populatie een bepaalde strategie kiest. Een voorbeeld hiervan is dat vrouwtjes meer migreren naar opgroeigebieden (zee of meer) met goede groeimogelijkheden, dan mannetjes. Mannetjes zijn eerder geneigd om in de geboorterivier te blijven en geslachtsrijp te worden bij een kleine lengte. Recent is beschreven dat in de Baltische zee zeeforellen ook paaien in water met een zoutgehalte van 4-5‰ (Klemetsen *et al.*, 2003). Onderzoekers hebben in laboratoriumproeven aangetoond dat bij de heersende zoutgehalten in Gotland de paai niet bijdraagt aan de populatie.

Naast de meer algemene biologische verschijnselen, zoals later smoltificeren in noordelijke regionen, worden hier nog enkele bijzondere strategieën of ecologische verschillen benoemd (Klemetsen *et al.*, 2003).

#### *Eigrootte*

De eieren van residente forellen zijn groter dan van anadrome vissen. De eigrootte bepaalt voor een groot deel de grootte van de alevin. Hoe groter de alevin, hoe groter de kans op overleven in de eerste maanden van de opgroeiperiode is. Het lijkt erop dat residente forellen ervoor zorgen dat hun nakomelingen een voordeel ten opzichte van de anadrome forel hebben in de vaak extreme opgroeiomstandigheden.

#### *Groei 'parr'/ Smoltificeren*

De groei van de 'parr' is sterk afhankelijk van de omstandigheden. In enkele Noorse rivieren smoltificeren 'parr's al in het najaar bij een lengte van 6 tot 8 cm. De omstandigheden in deze kleine riviertjes zijn voor oudere parrs niet optimaal of zelfs risicovol in verband met eventueel droogvallen of bevroren van de beek. In grote beken worden de parrs groter en ouder. De variatie in leeftijd en lengte neemt ook toe in grote beken.

#### *Migratie/Anadromie*

Het volbrengen van verschillende levensstadia in verschillende opgroei gebieden is soms aantrekkelijk. Door betere groeiomstandigheden kunnen de vissen in een kortere tijd groot worden en dus voor meer nakomelingen zorgen. Het lijkt dat voor vrouwtjes het migreren naar andere opgroei gebieden belangrijker voor de soort is dan voor mannetjes. Vrouwtjes zijn ook vaak groter (en hebben dus meer en/of grotere eieren) en ouder bij terugkeer dan mannetjes. Voor een mannetje maakt het niet zoveel uit of hij 50 of 60 cm is, hij is toch wel in staat alle eieren te bevruchten. De gemiddelde leeftijd van vrouwtjes bij de eerste paai is ook hoger dan bij mannetjes.

## **3.4 Migratie**

Forellen zijn (deels) anadrome vissen. Dit houdt in dat ze in het volwassen stadium van zee naar zoet water trekken om te paaien. Een deel van de populatie blijft echter het hele leven in het zoete water of in het estuariumgebied. De forel vertoont een breed scala aan migratiepatronen in verschillende rivieren. Uit meerdere onderzoeken in Engeland en Noorwegen blijkt dat forellen meestal vrij dicht onder de kust blijven. De post-smolts trekken in groepen van soortgenoten van dezelfde geboortेरivier langs de kust. De meeste vissen trekken niet verder dan 15 km weg, sommige trekken 80 tot 100 km weg. Tussen forelpopulaties van verschillende rivieren bestaat verschil in hoever ze de zee/oceaan optrekken (Solomon, 1995).

Ook migratie naar de meest bovenstrooms gelegen delen van een beek is van belang, de forel moet in tijden van droogte of andere ongunstige omstandigheden weg kunnen trekken. Deze meest bovenstrooms gelegen beekjes zijn van grote waarde voor de forel als opgroei gebied. Vaak komen er geen andere vissoorten meer voor door ongunstige groei-



omstandigheden in combinatie met een (natuurlijke) migratiebelemmering (Klemetsen *et. al.*, 2003).

#### *Homing*

Al in de Middeleeuwen werd door sommige mensen onderkend dat salmoniden een "homing" instinct hebben (Mills, 1989). Pacifische en Atlantische zalmen leggen in de zeefase duizenden kilometers af en komen met grote precisie tenslotte weer bij de geboortेरिवier terug. Dit verschijnsel wordt homing genoemd. Onder homing wordt verstaan: 'het naar de geboortेरिवier trekken van salmoniden om daar te paaieren'. Onder homing wordt dus niet verstaan vissen die in een rivier verblijven om bijvoorbeeld te foerageren. Van zeeforel is bekend dat niet volwassen exemplaren (grilse) soms een rivier optrekken om daar gedurende enkele weken tot maanden te verblijven. Deze vissen worden "dummy runners" genoemd. Strayers zijn vissen die een rivier optrekken, die niet hun geboortेरिवier is. Ook bestaat het verschijnsel "strayers". Strayers kunnen een rivier ver optrekken, maar behoren, gezien hun afkomst niet tot de originele salmonidenpopulatie van die rivier. Bij zeeforel lijkt het verschijnsel dummy runners en strayers meer voor te komen dan bij de Atlantische zalm.

Er zijn veel theorieën ontwikkeld en getest om te verklaren waardoor salmo-niden hun weg terug kunnen vinden naar hun geboortेरिवier. In het begin van deze eeuw werden klimatologische en fysische factoren als belangrijkste redenen aangevoerd. Factoren als temperatuur, verloop van zoutconcentratie, zuurstof of CO<sub>2</sub> gradiënten in zoet naar zoutwater, waterhardheid, zeestromingen, verplaatsingen op basis aardmagnetische velden in combinatie met een bicoördinaat systeem ('landkaart'), lichtintensiteit en lichtrichting werden als belangrijke factoren gezien voor het homing gedrag (Mills, 1993; Banks, 1969; Berg & Berg, 1987). Fysisch-chemische parameters kunnen echter niet de enige reden of prikkel zijn voor de migratie van salmoniden. Zouden dit de enige prikkels zijn, dan zouden vissen moeite hebben met het kiezen uit wateren met dezelfde fysisch-chemische karakteristieken. Ook zijn de fysisch-chemische parameters niet constant genoeg voor de periode dat de vis als smolt de rivier verlaat en weer terugkeert (na 1 tot 4 jaar) als volwassen exemplaar (Hasler 1958; In: Hoar & Randall, 1971).

Buckland (in: Mills, 1989) suggereerde reeds in 1880 dat zalm werd geleid door het vermogen de geur van de geboortेरिवier vanuit de oceaan te volgen.

Ook zeeforel gebruikt het reukvermogen om de geboortेरिवier terug te kunnen vinden (Mills, 1970). De theorie dat salmoniden zich oriënteren door middel van aardmagnetische velden is bevestigd door onderzoek van Moore *et al.* (1990; in Mills, 1993). Salmoniden hebben op de zijlijn magnetische kristallen, die een grove indicatie van de trekrichting kunnen geven.

De rol van reukvermogen van salmoniden in praktijksituaties is al in 1926 getest door Craigie voor kustsituaties (geciteerd in Elliott *et al.*, 1992). Bij dit onderzoek werd het reukapparaat van de vissen beschadigd. Meerdere onderzoeken zijn uitgevoerd waarbij het reukorgaan van salmoniden werd

dichtgeschroeid (cauterised) of waarbij de reukzenuw werd doorgesneden (neurotomised) (Stabell, 1984). Uit de meeste van deze studies blijkt dat de nauwkeurigheid van homing sterk verminderde bij de behandelde vissen. Cauterized vissen hadden een beter homingpercentage dan neurotomized vissen. Reukzin is ook essentieel voor de kustmigratie van haringachtigen (o.a. fint *Alosa fallax*), chum salmon (*O. nerka*) en anadrome zeeforel (*S. trutta*).

#### *Oriëntatie in zoetwaterfase*

Hasler en Wisby (1951) en Hasler (1954) hebben het belang aangetoond van geurstoffen in de oriëntatie (olfactory hypothese) van vis en de afhankelijkheid van een intact reukzinorgaan. Als bron van geurstoffen wordt door Hasler (1966) genoemd waterplanten en de minerale samenstelling van o. a. de bodemsamenstelling van de homing rivier.

Harden Jones (1968) stelt dat zalmsmolts tijdens hun weg naar zee de geuren die zij oppikken tijdens de stroomafwaartse migratie opslaan in hun geheugen (sequentiële imprinting), of deze zijn genetisch bepaald. Bij de paaimigratie wordt van het geheugen gebruik gemaakt (als het ware in omgekeerde richting) om de thuisrivier weer terug te vinden. Hierbij wordt gebruik gemaakt van zowel regiospecifieke geurstoffen (globale oriëntatie zee- en kustfase), als populatiespecifieke oriëntatie (tributary oriëntatie), maar ook landmarkers en specifieke stromingskarakteristieken (in estuaria) kunnen vastgelegd worden.

#### *Genetische component*

Door meer recent onderzoek is aangetoond dat het homing gedrag ook in meer of mindere mate bepaald wordt door een genetische component (Stabell, 1984; Hansen *et al.*, 1993; Nielsen, 1998). Onderzoekers zijn tot deze conclusie gekomen, omdat uit allerlei onderzoeken bleek dat kweekvissen (vis als juveniel exemplaar uitgezet in een riviersysteem) een lager homing succes hebben dan natuurlijk geproduceerde salmoniden, terwijl de overleving op zee even hoog is tussen beide groepen.

Het al dan niet migreren van een deel van de populatie is deels genetisch vastgelegd, maar wordt ook door andere factoren bepaald, met name die de groeisnelheid bepalen. De lengte van een rivier is hierbij een belangrijke factor, alsmede of er lentic areas zijn (meren) waar een verhoogd predatierisico bestaat. Migreren betekent een risico, omdat verplaatsen een hogere kans op predatie geeft. Ook betekent het een verlies van energie (de vis moet ook terugkeren). Het migreren moet uiteindelijk positief resultaat geven. In populaties forel treedt in grotere riviersystemen ook migratie op over betrekkelijk korte afstanden. Zeker als er meren of bredere diepere delen bestaan, waar gedurende de winter een betere kans is op overleven (Olsson & Greenberg, 2004).

De beekforel kan na enige dagen van acclimatiseren zonder problemen meer dan 5 maanden overleven in zeewater. Dit was een van de eerste aanwijzingen dat de zeeforel en de beekforel dezelfde soorten zijn (Elliott *et al.*, 1992).

Berg en Berg (1987) vonden een minimum straying percentage van 15,5% voor (zee)forel. Het strayingpercentage van zeeforel kelts (ongeveer 1400 exemplaren gemerkt) is in het onderzoek van Jensen (1968) nul. Dit geeft aan dat reconditioneren van kelts voor herstel van salmonidenpopulaties van groot belang kan zijn.

Uit onderzoek in Engelse rivieren blijkt dat zeeforel eigenlijk het gehele jaar de rivier optrekt. De meeste intrekende oudere vissen worden geregistreerd in mei in het zuiden van Engeland. In het noorden van Engeland kan de grootste intrekpiek ook in oktober liggen. 'Finnock' komt in het algemeen (geslachtsrijp en niet-geslachtsrijp) later binnen dan oudere vissen (Elliott *et al.*, *et al.*, 1992).

Zeeforel lijkt zich niet of nauwelijks te voeden tijdens de paaimigratie in het zoete water. Slechts 2% van 150 onderzochte vissen had voedsel in de maag, waaronder salmonide eieren, forel- en zalmparrs en macroinvertebraten (Elliott *et al.*, 1992).

Beekforel is plaatstrouw. Afhankelijk van het individu vinden geringe verplaatsingen plaats. Sommige individuen verplaatsen zich nauwelijks (max. 9 meter), andere individuen verplaatsen zich tot wel 80 meter. De migratie is erg variabel en kan gedurende de hele dag plaatsvinden of geconcentreerd overdag, 's nachts of tijdens de schemering. De individuele activiteiten hebben niet altijd een relatie met de 'drift rate' van het voedsel. Dit komt omdat een forel ook andere voedselbronnen kan benutten (bentisch voedsel of picivoor) of omdat individuen zich ontwikkeld hebben als specialisten voor een bepaald voedselitem (Giroux *et al.*, 2000).

## **3.5 Voortplanting**

### **3.5.1 Paaigedrag en bevruchting**

Tegen het eind van de herfst hebben de paarijpe dieren zich verzameld in stroomkommen ('pools'). Vrouwtjes arriveren in november en december als eerste op de paaiplaatsen. Een paaiplaats wordt 'redd' genoemd en de locatie van deze 'redd' is meestal aan het eind van een pool, waar de waterdiepte weer afneemt en de stroomsnelheid hoger wordt. Een 'redd' bevat meerdere pakketjes van eieren.

Elliott (1992; 1994) beschrijft het gedrag tijdens het paaien van zeeforel aan de hand van eerder verschenen literatuur.

1. Het vrouwtje verkent het grindbed en doet enige pogingen om een kuil te maken.
2. Enkele mannetjes vechten ondertussen onderling. Een mannetje blijkt dominant en stoot tegen het vrouwtje.
3. Het vrouwtje concentreert zich op het uitdiepen van het paaibed. Het mannetje verjaagt opdringende mannen en indringende vrouwtjes.
4. Als het paaibed 5 tot maximaal 15 cm diep is, gaat het vrouwtje erin liggen. Het mannetje vergezelt haar en duwt met zijn hele lichaam tegen haar aan. Hom en kuit komen gelijktijdig vrij als de vissen in het

paaibed liggen. Tijdens het lozen van de geslachtproducten hebben beide vissen de bek open. Zowel het mannetje als het vrouwtje schudden ('quivers') bij het vrijlaten van hom en kuit.

5. Daarna zwemt het vrouwtje iets stroomopwaarts van de 'redd' en door staartbewegingen bedekt zij de eieren binnen enkele minuten.

6. Deze stappen kunnen verschillende malen herhaald worden, het vrouwtje zet niet alle eieren in een keer af.

Het paaigedrag komt dus in hoge mate overeen met dat van zalm, behalve dat bij forel ook het vrouwtje schudgedrag vertoont (Jones, 1959).

Forelvrouwtjes verlaten de 'redd' na een paai, soms paaien ze even verderop in het paaibed. Mannetjes verblijven wel bij een 'redd' in de hoop met meerdere vrouwtjes te kunnen paaien. Het paaien vindt plaats vanaf een watertemperatuur van 6 °C. Een significant deel van de forel paait meerdere malen gedurende het leven ('repeat spawners'). Het aandeel van deze 'repeat spawners' varieerde van bijna 0 tot 70% in 29 Noorse rivieren. Het percentage vertoont een positieve correlatie met de rivierlengte en de gemiddelde afvoer, maar niet met de breedtegraad (Elliott *et al.*, 1992). Incidenteel paaien forellen in meren.

Anadrome forellen kunnen ook paaien met residente forellen. De nakomelingen van deze kruisingen kunnen uiterlijk niet van elkaar onderscheiden worden, maar biochemische verschillen zijn wel gevonden (Elliott *et al.*, 1992).

Het paaigebied van zalm en zeeforel kan elkaar overlappen. Hierdoor kunnen hybriden ontstaan (zie verder § 3.9).

### **3.5.2 Sex-ratio bij de voortplanting**

In diverse onderzoeken wordt aangetoond dat de vrouwtjes circa 3 maal zo vaak voorkomen dan mannetjes in de smoltfase (Elliott *et al.*, 1992). Bij zeeforel in Wales wordt een hoger aandeel vrouwtjes aangetroffen dan mannetjes, namelijk 1,28 vrouwtjes per man (Solomon, 1995). Voor het 'finnock' deel van de populatie is dit 1,83 (1,8 voor een andere rivier) voor oudere vissen zijn de vrouwtjes 2,74 (1,97 in een andere rivier) maal zo vaak aanwezig dan de mannetjes. Ook voor de rivieren Tyne en Tees wordt een hoger totaal aandeel vrouwtjes geregistreerd (1,64, resp. 2,77).

Voor enkele andere Engelse rivieren worden verhoudingen beschreven van het 'whitling' deel van de populatie 1,71:1 (vrouw:man) en 3,83 voor de oudere vissen in de populatie. Onder 'kelts' ligt de verhouding van vrouw:man zelfs op 8,7:1 in een bepaalde rivier (Solomon, 1995). Een hoog aandeel vrouwtjes houdt in dat de sterfte onder mannetjes hoger is, naarmate de vissen langer op zee verblijven (Solomon, 1995). Dit is ook beschreven voor zalmpopulaties. De oorzaak van dit verschijnsel is niet bekend.

### 3.5.3 Paaigronden/habitat

De paaigronden van de forel bevinden zich in bovenlopen van rivieren. Voor de Rijn zijn dit zijrivieren als de Ruhr, Sieg, Ill, Ahr, Moesel, tot beken in Zwitserland. Zeeforel is iets minder kieskeurig dan zalm in het bepalen van de 'redd's. Crisp en Carling (1989; geciteerd in Elliott *et al.*, 1992) stelden de volgende beschrijving van een 'redd' vast:

- Het percentage fijn sediment (<1 mm diameter) in het paaibed was meestal < 15%. Bij een zandpercentage van 40% was het uitkomstpercentage van de eieren nog maar 4%. Peat (veen) tot 40 volumeprocenten van het paaibed had weinig effect op het uitkomstpercentage.
- De stroomsnelheid lag boven de 15 cm/s, maar is minder dan 2 maal de lengte van het vrouwtje.
- De diepte van het water ter plekke van het paaibed is dieper dan de lichaamshoogte van de afpaaiende vissen, in het algemeen circa 0,2 maal de lengte van de vis. Paaibedden worden aangetroffen in 15 cm tot 90 cm diep water. Het optimum ligt rond de 30 cm.
- De 'redd' moet een bepaalde porositeit (mate waarin water door de kiezels stroomt) hebben.
- De meeste eieren liggen dichtbij elkaar in eipakketjes. Een klein deel van de eieren ligt wijd verspreid over de 'redd'.

De relatie tussen maximum kiezelgrootte waarin salmoniden kunnen paaieren is  $P=0,5L+4,6$  ( $P$ =mediaan kiezelgrootte in mm en  $L$ = vislengte in cm). Forel paait echter ook op een paaibed met een veel kleinere diameter. De indicatoren voor het paaieren op een bepaalde plaats zijn moeilijk vast te stellen. Aspecten als grondwaterstromingen, porositeit van het paaibed, zuurstofgehalte blijken niet altijd de voorwaarden (trigger) te zijn, omdat ook wel eens op plaatsen wordt gepaaid die niet geschikt zijn (Elliott *et al.*, 1992).

Voor beekforel zijn geen specificaties van het paaibed in de literatuur gevonden. Beekforellen paaieren in laaglandbeken vaak ook op een zandbodem. Belangrijk is dan dat het substraat voldoende doorstroomd wordt door zuurstofrijk kwelwater. Beekjes in Nederland die aan die voorwaarden voldoen zijn de Hierdense beek en de Keersop (pers. mededeling F. Moquette).

### 3.5.4 Gonaden en fecunditeit

Door Solomon (1995) worden diverse relaties gegeven voor de fecunditeit. De fecunditeit bij levende vissen kan bepaald worden door ze af te strijken. Bij dode vissen kunnen alle eieren uit de buikholte worden gehaald. Beide methoden geven verschillende resultaten, omdat bij het afstrijken namelijk eieren achterblijven in de buikholte. De volgende relatie geldt als gemiddelde voor dode en afgestreeken vissen:  $\log N = 2,338 * \log L - 2,958$  ( $L$  is lengte,  $N$  is aantal eieren) opgesteld. In het onderzoek werd tevens geconcludeerd dat de fecunditeit van vissen die als smolt op driejarige leeftijd smoltificeerden, lager is per cm lichaamslengte dan van 2 jarige smolts. Vissen die eerder gepaaid hebben, hebben een iets mindere (niet significant) fecunditeit. Bij grotere en al eerder

afgepaaide vissen blijven meer eieren achter in de buikholte dan bij jongere vissen.

Door Elliott *et al.* (1992) wordt voor een 'finnock' 481 eieren tot 2405 eieren voor 4 SW vissen genoemd. Een 35 cm lange vis heeft ongeveer 750 eieren. Een 50 cm lange zeeforel van de Ierse zee bevat 2700 eieren; een vis met een vergelijkbare lengte van de Atlantische kust heeft circa 2000 eieren.

Beekforel vrouwtjes kunnen bij een lengte van 15 cm geslachtsrijp zijn. Zij hebben ongeveer 100 eieren (Elliott, 1994).

### 3.5.5 Duur van de reproductieve levensfase

Een deel van de afpaaiende vissen trekt weer naar zee terug en kan in nogmaals aan de paai deelnemen. Het aandeel van deze vissen ('repeat spawners') ligt doorgaans tussen de 10 tot 40%, maar kan oplopen tot wel 70% in korte Noorse rivieren. Door Elliott *et al.* (1992) worden overlevingspercentages op zee genoemd van 29 tot 40% voor 'kelts'. Een deel van de populatie zal dus meerdere malen aan de paai deelnemen. Er zijn zeeforellen gerapporteerd die tot 12 keer aan een paai hebben deelgenomen (Solomon, 1995).

## 3.6 Ontogenese

In tabel 3.3 is een overzicht gegeven van de terminologie van de verschillende levensstadia van de Atlantische zalm. Deze indeling wordt ook gebruikt om de afzonderlijke levensstadia van (zee)forel te onderscheiden (Elliott *et al.*, 1994).

Voor de beekforel worden de stadia smolt en 1-4 zeewinter niet gebruikt. De term 'fingerling' wordt ook vaak gebruikt. Hiermee wordt meestal het levensstadium bedoeld tussen 'fry' en 'parr'. 'Fingerlings' hebben nog niet de kenmerkende donkere vlekken op de zijkant. Het levensstadium 'fingerling' is echter een belangrijke fase in de ontwikkeling van de jonge forel. In deze periode gaat het visje zich exogeen voeden en gaat de vis soortspecifiek gedrag vertonen, zoals territoriumdrift.

In de literatuur worden ook vaak de termen 'grilse', 'whitling' en 'finnock' gebruikt. Deze aanduidingen voor leeftijdsklassen verschillen per regio en 'grilse' in Noord-Amerika is een 1ZW vis, terwijl het in Engeland een vis is die na een zomer op zee al weer de rivier optrekt.

De termen 'whitling' en 'finnock' (of 'peal', 'sewin' of 'sprods') worden in Wales en Schotland gebruikt voor een zeeforel die nog in het eerste jaar op zee zit in de zomer (Solomon, 1995). Volgens Mills (1970) is 'sewin' een zeeforel die leeft aan de westzijde van de Engelse eilanden en 'finnock' een forel die aan de oostzijde leeft.

Zeeforellen die wel migreren en lange tijden in het estuarium verblijven, maar niet echt naar zee gaan worden in Engeland 'slob' genoemd.

**Tabel 3.3      Overzicht van de verschillende levensstadia van de Atlantische Zalm. Naar Alan & Ritter, 1977)**

Stadium	Term	definitie/omschrijving
1	Ei	ei geproduceerd door volwassen, vrouwelijke zalm tot aan bevruchting
2	groen ei	Bevrucht ei tot aan oogpuntstadium
3	oogpunt ei	stadium waarin zwarte oogvlekken van het embryo waarneembaar zijn tot aan het uitkomen van het ei
4	alevin	stadium vanaf uitkomen ei (Eng.: hatch) tot aan einde afhankelijkheid dooierzak
5	Broed/fry	stadium van onafhankelijkheid van dooierzak als primaire voedselbron, via emergentie/dispersie uit nest tot aan vrijzwemmend
6	Parr	stadium van vrij zwemmend tot aan smoltmigratie:
		0+ = parr minder dan 1 jaar oud
		1+ = parr 1 jaar of ouder, < 2 jaar
		2+ = parr 2 jaar of ouder, < 3 jaar enz.
		□parr = geslachtsrijpe mannetjesparr
		zilverparr = presmolt = stroomafwaarts migrerende, deels zilverkleurige parr voorafgaande aan de smolttrek
7	smolt	volledig zilverkleurige, naar zee migrerende jonge zalm
8	post-smolt	stadium vanaf overgang naar de zee tot snelle groeiperiode aan het einde van de eerste zee-winter (pre-grilse = post smolt die voor de voortplanting in het zoete water terugkeert in het jaar van de smoltmigratie)
		stadium vanaf snelle groeiperiode aan het einde van de eerste zeewinter
9	Zalm	tot voortplanting
(a)	1-zw-zalm	Zalm die 1 winter op zee heeft doorgebracht
(b)	2-zw-zalm	Zalm die 2 winters op zee heeft doorgebracht
(e)	3-zw-zalm	Zalm die 3 winters op zee heeft doorgebracht
(d)	4-zw-ahu	Zalm die 4 winters op zee heeft doorgebracht
(e)	eerdere-paaizalm	Zalm die al eerder aan de voortplanting heeft deelgenomen
10	kelt, hengst	afgepaaide zalm tot terugkeer in de zee

'Jacks' zijn mannelijke Pacifische zalmen die al na een zomer (6 maanden) aan de paai deelnemen. 'Hooknose' zijn mannelijke Pacifische zalmen die na 18 maanden deelnemen aan de paai. Het jaar dat de vissen geslachtsrijp worden is afhankelijk van de lengte. Grotere smolts worden snel geslachtsrijp ('Jack' tactiek), kleinere smolts blijven meestal nog een jaar op zee ('Hooknose' strategie). Dit zijn verschillende reproductieve strategieën, die binnen een zeeforelpopulatie kunnen voorkomen (Elliott *et al.*, 1994).

### 3.6.2      Ei-stadium

De forel is een lithofiele soort, waarbij de eieren en het broed zijn verborgen in het substraat (nesten; Eng: 'redd'). De nesten worden niet bewaakt. Het voortplantingsgedrag van de soort is gericht op het optimaliseren van de omstandigheden voor de eieren resp. embryo's en alevins in en rond het paaibed. Als belangrijke variabelen worden genoemd: waterdiepte, stroomsnelheid, permeabiliteit van het substraat, substraattypen (korrelgrootte; grootteverdeling), watertemperatuur,

zuurstofgehalte en pH. Het zuurstofgehalte van het water speelt een grotere rol bij het overlevingspercentage dan de watertemperatuur. De eieren hebben veel zuurstof nodig en bij een te laag zuurstofgehalte verschimmelen ze snel. Dit gebeurt o.a. als er veel fijn zand in de 'redd' komt. De watertemperatuur bepaalt wel de ontwikkelingssnelheid van de eieren. Zeeforeleieren kunnen zich ontwikkelen tussen <1,4 en 16 °C, maar boven 9 °C neemt de sterfte snel toe. Zeeforeleieren hebben iets minder daggraden nodig om uit te komen dan zalmeieren. Uit eieren die zich bij een lagere temperatuur ontwikkelen, blijkt groter broed ('fry') uit te komen.

Bij watertemperaturen van 5°C komen de eieren na 90 dagen uit, bij 3°C graden komen de eieren na 102 dagen uit (Watson, 1999). Mills (1970) geeft vergelijkbare waarden voor het uitkomen van de eieren, Elliott (1994) noemt 444 daggraden voor het uitkomen van eieren.

De eieren kunnen op een geringe diepte (4 cm) tot meer dan 20 cm diepte in het gravel worden begraven. In rivieren met een stenige ondergrond is er een relatie tussen de lengte van de vis en de diepte waarop de eieren begraven kunnen worden. In deze rivieren is de relatie  $y$  (diepte) =  $0.262 * \text{vislengte} + 2.4$ . In rivieren met een kalkbodem kon geen duidelijke relatie tussen beide parameters gevonden worden. Dit wordt geweten aan een soort cementlaag die voorkomt in veel kalkrivieren (Elliott *et al.*, 1992).

Het uitkomstpercentage van de eieren wordt verder beïnvloed door een lage pH. Een pH lager dan 3,5 was letaal voor alle zeeforeleieren binnen 10 dagen. Een pH waarde van 4,5 gaf een goede overleving, maar deze waarde kan in de aanwezigheid van metalen wel lethale effecten geven. Zelfs bij hoge pH waarden (>6,5) neemt de mortaliteit van eieren en alevins toe bij het voorkomen van bijvoorbeeld ijzer. Overigens is het voorkomen van Calcium en Natrium essentieel voor het uitkomen van de eieren. Beide elementen hebben ook effect op de 'alevin' overleving (Klemetsen *et al.*, 2003).

Net als voor de zalm geldt dat grotere zeeforellen grotere eieren geven. Voor kleine vissen wordt een eigewicht van 110 mg genoemd, voor grotere vissen wegen de eieren ongeveer 170 mg (Elliott *et al.*, 1992). De eieren zijn 4 a 5 millimeter groot en geel of oranjekleurig.

Voor de beekforel is geen literatuur gevonden die specifiek ingaat op het eistadium. Waarschijnlijk komen de stadia tussen de beide vormen sterk overeen.

### **3.6.3 Embryonale en larvale stadium**

Deze fase duurt van het oogpuntstadium tot het 'parr' stadium. Tijdens de embryonale fase is het ei sterk afhankelijk van een goede zuurstofvoorziening. Met name metabolische afbraakproducten als ammonia, dienen in het paaibed afgevoerd te worden. Daarbij is het zuurstofpercentage van het water in het paaibed van belang alsmede de doorstroming van het water door het paaibed en de ruimtelijke verdeling van de eieren/alevins in het paaibed.

De 'alevins' blijven na het uitkomen van de eieren in de 'redd' gedurende 5 tot 6 weken (of circa 400 daggraden) voordat ze uit de 'redd' komen. Als de larven uit de 'redd' komen, hebben ze een lengte van circa 20 mm.



De larven of 'alevins' zoeken weer beschutting als ze verstoord worden tussen de stenen in de 'redd'. Na enkele dagen van actief foerageren gaan de 'alevins' zich meer verspreiden en zoeken een locatie op enige afstand van elkaar. Dit is het eerste vertoon van territoriumafbakening (Elliott, 1994). Grotere 'alevins' zijn meer dominant en bezetten de beste plaatsen qua voedsel en beschutting. De overgebleven larven verplaatsen zich stroomafwaarts aan het begin van de nacht, met name tijdens hoge waterstanden en droogte. Als ze geen territorium kunnen vinden sterven ze door voedselgebrek. Het sterftcijfer vanaf het uitkomen uit het grind tot het 'parr'-stadium kan meer dan 90% bedragen, dit is sterk dichtheidsafhankelijk. Daarnaast wordt de populatie gelimiteerd door factoren als predatie.

De beekforel kan voorkomen in zowel zuur als basisch water. Door het ontbreken van predatie in zuur water door witvis (behalve snoek) en een geringe concurrentie met witvis is de overleving in vrij zuur water vaak erg goed.

De groeisnelheid is negatief gecorreleerd aan de populatiedichtheid binnen een riviersysteem. In de praktijk blijkt dat de fysische factoren als temperatuur en beschutting de groeisnelheid ook beïnvloeden. Bij een temperatuur van 12°C wordt de maximum groeisnelheid gerealiseerd. De meeste groei vindt aldus plaats in het voorjaar en de herfst (Elliott *et al.*, 1992).

### **3.6.4 Juvenile stadium**

Deze fase omvat het 'parr'-stadium tot het pre-'smolt'-stadium. Het belangrijkste voor de jonge forelparr is het verkrijgen van een geschikt territorium. De forelparr is erg agressief. Het territorium is 0,05 tot 0,5 m<sup>2</sup> (Elliott *et al.*, 1992). Daarnaast heeft de 'parr' een home range (leefgebied, deze varieert van 15 tot 30 m<sup>2</sup>. Afhankelijk van de dichtheden 'parr' kan de homerange variëren (Hesthagen, 1990). De dichtheden forel worden gedurende de eerste drie a vier maanden bepaald door dichtheidsafhankelijke factoren. Dichtheidsafhankelijke factoren bepalen de dichtheden broed pas bij een bepaalde initiële waarde. Bij extreme omstandigheden, zoals hoge afvoeren die zorgen voor het uitspoelen van eieren en 'parrs' worden deze initiële waarden niet bereikt.

De zalmparrs zijn concurrent voor ruimte en voedsel voor de forel. Wel treedt er een verschuiving in habitat op als beide vissoorten naast elkaar voorkomen. De zalm komt meer voor in de snelstromende delen (die vaak ondiep zijn), de forel meer in de rustigere en diepere delen van een poolriffle sequenties of langs de oevers van de rivier. De forel'parr' heeft wel beschutting (meestal instream cover) nodig. De zalm'parr' kan zich beter in de stroom handhaven dan de zeeforel door de grotere borstvinnen, waarmee ze zich tegen de bodem laten aandrukken. De borstvin van zalm'parr' is circa 50% groter dan die van forel. Door de turbulentie van dit ondiepe snelstromende water heeft de zalmparr wel voldoende bescherming tegen predatie (Karlström, 1969).

Forelparrs hebben een hominggedrag. Bij experimenten werd circa 70% van de gevangen beekforel (6 tot 19 cm lang en 2 tot 9 jaar oud) na

enkele dagen weer op de vangstlocatie gevangen. Circa 20% werd 25 meter stroomopwaarts aangetroffen, 10% werd binnen 25 meter stroomafwaarts aangetroffen. Bij hogere dichtheden van 'parr' werd het percentage teruggevangen vissen lager (Hesthagen, 1990).

De smoltproductie is ook een belangrijk kenmerk voor de waarde van een rivier voor salmoniden. De smoltproductie ligt in een aantal Engelse rivieren op 15 a 20 forelsmolts per 100 m<sup>2</sup> in Zweden. In Denemarken is de dichtheid van molts vastgesteld op 4 individuen per 100 m<sup>2</sup> (Elliott *et al.*, 1992). Elliott (1994) geeft een range in de productie aan van 0,14 tot 54,7 gram per m<sup>2</sup> per jaar. In droge jaren (zoals 1984, 1985) is de productie laag, maar een droog jaar hoeft niet per definitie een jaar te zijn met een lage productie.

Er zijn meerdere interacties tussen de omgeving en het organisme, die bepalen wanneer smoltificeren plaatsvindt. Van invloed zijn de groei (en groeigerelateerde factoren), de inwendige klok (circannual ritme) en sommige omgevingsparameters. De parr moet een bepaalde lengte bereikt hebben, wil het proces van smoltificeren kunnen aanvangen. Door groeigerelateerde factoren (temperatuur, fotoperiode, competitie en voedsel) en de inwendige klok (deels genetisch bepaald) gaan er in het lichaam op een zeker moment bepaalde hormonen aangemaakt worden (GH, Cortisol, T4, Insuline). Deze hormonen zorgen voor fysiologische en morfologische veranderingen. De fysiologische veranderingen zijn bijvoorbeeld een verhoogd zouttolerantie en een veranderend metabolisme. Het metabolisme is meer gericht op lengtegroei (B type growth; Elliott *et al.*, *et al.*, 1992) dan op vetaanleg of gonadenontwikkeling. De toename in lengtegroei is tussen de 19 tot 72% voor parrs die gaan smoltificeren. De morfologische veranderingen zijn de verandering van de vis in een typische slankere smoltvorm en de aanmaak van guanine die de smolt een zilveren uiterlijk geven. Daarnaast verandert onder invloed van hormonen ook het gedrag van de vis. De pre-smolt verliest zijn agressieve gedrag en verzamelt zich in scholen (NRC, 2004, Elliott *et al.*, *et al.*, 1992). De omgevingsparameters die de uiteindelijke smolt run in gang zetten zijn temperatuur, afvoer en de daaraan gerelateerde factor stroomsnelheid. "*The first spate (verhoogde afvoer) in May takes the molts away*" (Jones, 1959).

De toename in de groeisnelheid is belangrijker voor het smoltificeren dan het bereiken van een minimum lengte. Dit is de reden dat jongere parrs soms eerder en bij een kleinere lengte smoltificeren dan een oudere en grotere parrs in hetzelfde riviersysteem (Elliott *et al.*, 1992). De voedselopname van parrs die gaan smoltificeren ligt 4 keer zo hoog dan de voedselopname van residente leeftijdsgenoten, terwijl de presmolts meer energie bestemmen voor groei in plaats van vetaanleg (Klemetsen *et al.*, 2003).

De leeftijd waarop de parrs smoltificeren is deels ook afhankelijk van de breedtegraad. In noordelijke streken smoltificeren de parrs op een latere leeftijd. In noordelijke regionen smoltificeren parrs pas op een leeftijd van 4 tot 7 jaar, door een gemiddelde lagere temperatuur (Klemetsen *et al.*, 2003). In Engeland werden vaak MSA (Mean Smolt Ages) vastgesteld van iets minder dan 2 jaar tot 2,5 jaar (Solomon, 1995). In Nederland zijn van circa 500 zeeforellen ook de leeftijd bepaald

van vissen die voor de kust zijn gevangen. Van deze vissen is de MSA gemiddeld 2,0 jaar. Bij zeeforel wordt het volgende beeld in Nederland gezien: 9% smoltificeert na één zoetwaterjaar; 81% na twee zoetwaterjaren en 10% na drie zoetwaterjaren (de Laak & Vriese, 2001). Bij beekforel treedt het proces van smoltificeren niet op.

### **3.6.5 Precocious males**

'Precocious males' zijn geslachtsrijpe mannetjes forellen die niet naar zee zijn geweest. Net als bij Atlantische zalm komen deze vroeggeslachtsrijpe mannetjes ook bij forel voor. Deze mannetjes nemen deel aan de paai en kunnen aangevallen en verwond worden door grotere mannetjes. Het percentage vroegrijpe parrs varieert tussen de 18 en 57% in twee Zweedse rivieren (6-60 % voor negen Noorse rivieren). Het percentage varieert sterk en bleek gerelateerd aan de groeisnelheid. In jaren met een hoge groeisnelheid zijn er meer vroegrijpe parrs. Deze parrs zijn ook gemiddeld groter dan de parrs die later smoltificeren. Over de jaren heen bleek er geen correlatie tussen de rivieren, waarschijnlijk omdat de groeisnelheden in een jaar tussen twee rivieren sterk kan verschillen. In rivieren in Noorwegen werden in de rivieren met een lage groeisnelheid en hoger parr leeftijden weinig vroegrijpe parrs aangetroffen. Een klein deel (circa 1 a 2%) van de vroegrijpe parrs probeert alsnog te smoltificeren. Deze parrs hebben hun osmoregulerend vermogen verloren en waren niet in staat de verandering van zoet naar zout water te doorstaan (Elliott *et al.*, 1992; 1994).

### **3.6.6 Adulte stadium**

Het geslachtsrijp worden van de zeeforel is afhankelijk van de groeisnelheid die weer afhankelijk is van de temperatuur en de beschikbaarheid van voedsel in zee. Voor zalmen is de relatie tussen de NAOI (North Atlantic Oscillation Index) een goede voorspeller van de leeftijd van geslachtsrijpheid te zijn. Voor zeeforel is geen literatuur gevonden waarin dit is onderzocht. Maar dat een dergelijke relatie ook deels geldt voor de zeeforel ligt voor de hand.

De residente forel kan al na 1 jaar geslachtsrijp worden (1+ vis), bij een lengte van 15 cm, maar normaliter worden de residente vissen pas in het tweede of derde jaar geslachtsrijp.



**Volwassen beekforel uit een Achterhoekse beek (foto: Sportvisserij Nederland)**



**Volwassen zeeforel (foto: Sportvisserij Nederland)**

### **3.6.7 Levensduur**

De zeeforel brengt 1 tot 5 jaar in het zoete water door en 6 maanden tot 5 jaar in het zoute water. Afhankelijk van de leeftijden doorgebracht in het zoet en zoute water kan een zeeforel dus minimaal 1,5 en maximaal 10 jaar worden. Leeftijden van 9 of 10 jaar worden in de literatuur vaak gemeld.

Van beekforel worden soms oudere leeftijden gemeld. In Canada worden soms leeftijden van 13 jaar gerapporteerd, terwijl volgens Nall (1931: In Klemetsen *et al.*, 2003) de oudste beekforel die werd aangetroffen in Engeland 18 jaar was.

Het merendeel van de beek- en zeeforellen zal niet ouder worden dan 3 tot 6 jaar. In Engeland wordt gemiddeld 2 jaar in het zoete water doorgebracht in diverse rivieren (Elliott *et al.*, 1992; 1994).

## 3.7 Groei, lengte en gewicht

### 3.7.1 Lengtegroei

De groei van zeeforel parrs is dichtheidsafhankelijk en wordt voornamelijk bepaald door de temperatuur en de grootte van de eieren en alevins. De lengtegroei van zeeforel presmolts in het zoetwaterstadium is voor enkele Engelse rivieren bepaald en het aandeel smolts van verschillende leeftijdsklassen is als volgt (Solomon, 1995):

**Tabel 3.4 Lengte tot presmoltstadium voor Engelse rivieren (S1 is pre-smolt van 1 jaar)**

	S1	S2	S3	S4
Aandeel (%)	2 (0,2)	74,9 (79,0)	22,0 (19,6)	1,1 (1,2)
Lengte	13,8	17,0	18,2	21,7

Tussen haakjes worden de percentages van Nall (1931: In Solomon, 1995) gegeven. In het onderzoek van Nall in Engelse rivieren werd een klein aandeel S1 en S5 vissen aangetroffen. In een Nederlands onderzoek waarbij smolts voor de kust werden gevangen, bleek de lengte van de smolts tussen de 15 en 35 cm te liggen met een gemiddelde van circa 27 cm (Vriese & Wiegerinck, 1991). Van deze smolts zijn geen leeftijden bepaald.

De groei op zee is erg variabel. Van een 20 tal engelse rivieren is de leeftijd en lengte samengevat door Solomon (1995). De lengte van de afzonderlijke levensjaren is weergegeven in de volgende tabel.

**Tabel 3.5 Groei van zeeforel in Engelse rivieren (naar Solomon, 1995) en de groei van zeeforel in Nederland (de Laak & Vriese, 2001).**

	+	1+	2+	3+
Engeland (min en max)	27-39	36-55	37-68	56-74
Nederland (gem)	45	50	65	79

Voor forel wordt een range aangegeven van een 4 jarige vis met een gewicht van 20 gram voor voedselarme beekjes tot een gewicht van 1 kilo in snelgroeiende piscivore anadrome populatie. Voor forel in voedselarme meren heeft een piscivore vis van 4 jaar oud een lengte van 17,5 cm, terwijl een vis van 9 jaar oud en invertebraten eet, een lengte heeft van 36 cm (Klemetsen *et al.*, 2003).

De groei van beekforel in Engeland is als volgt: na 1 jaar 4,2 tot 9,1 cm; na 2 jaar 11,7 tot 23,1 cm; na 3 jaar 18,9 tot 36,1 cm en in het vierde

jaar wordt een lengte bereikt van 23,5 tot maximaal 43,1 cm (Mills, 1970).

### 3.7.2 Maximum lengte en gewicht

De maximum lengte van zeeforel is 140 centimeter (Froese & Pauly, 2004). Afhankelijk van de groeiomstandigheden bereiken beekforellen een lengte van 20 tot 50 cm. Uitschieters tot 80-100 cm worden ook wel eens vermeld (Froese & Pauly, 2004).

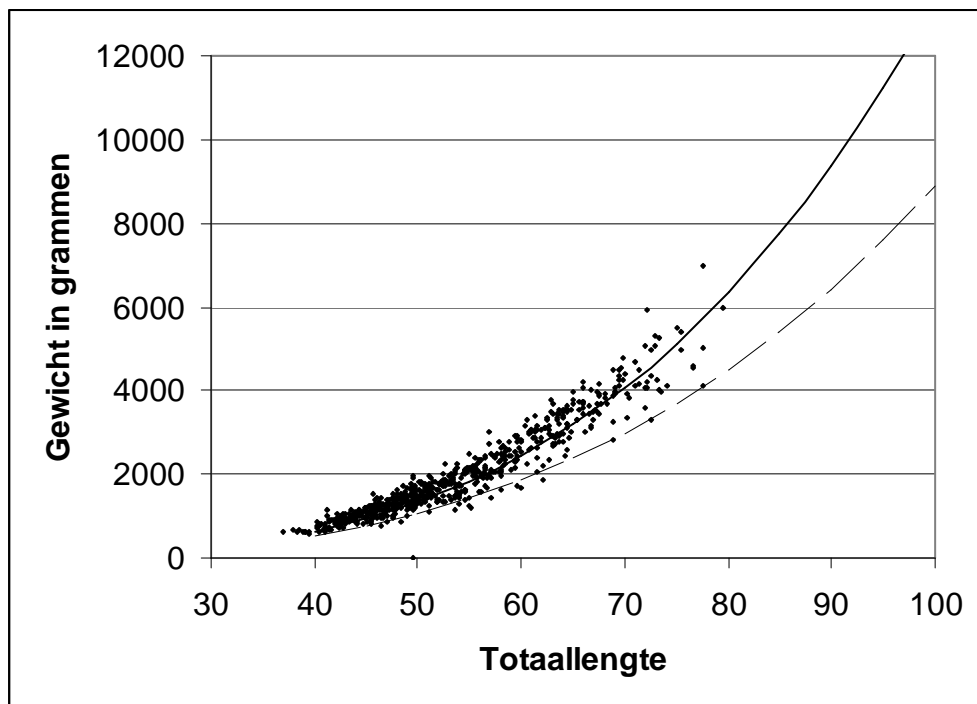
Het maximale gerapporteerde gewicht van zeeforel is volgens Froese & Pauly (2004) 50 kg. Meestal worden voor geslachtsrijpe zeeforellen gewichten opgegeven van 5 tot 10 kg bij een lengte van 80 tot 100 cm. Voor beekforel wordt een maximum gewicht vermeld van

### 3.7.3 Lengte-gewicht verhouding

In diverse onderzoeken zijn gewichten bepaald voor zeeforel. Slechts in sommige onderzoeken worden de gegevens gepresenteerd als een lengte-gewichtrelatie. In dit rapport wordt volstaan wordt met het vermelden van een lengte-gewichtrelatie relatie voor aan de kust gevangen zeeforellen in de periode 1996-2000 in Nederland. De lengte-gewichtrelatie voor deze zeeforellen is berekend als  $G=a*(TL)^b$ , waarbij  $a = 0,003106$  en  $b = 3,3157$  ( $r^2 = 0,9624$ ). Er zijn 644 vissen gewogen met een lengte tussen 39,0 cm TL en 80,1 cm TL (Klein Breteler & de Laak, 2003).

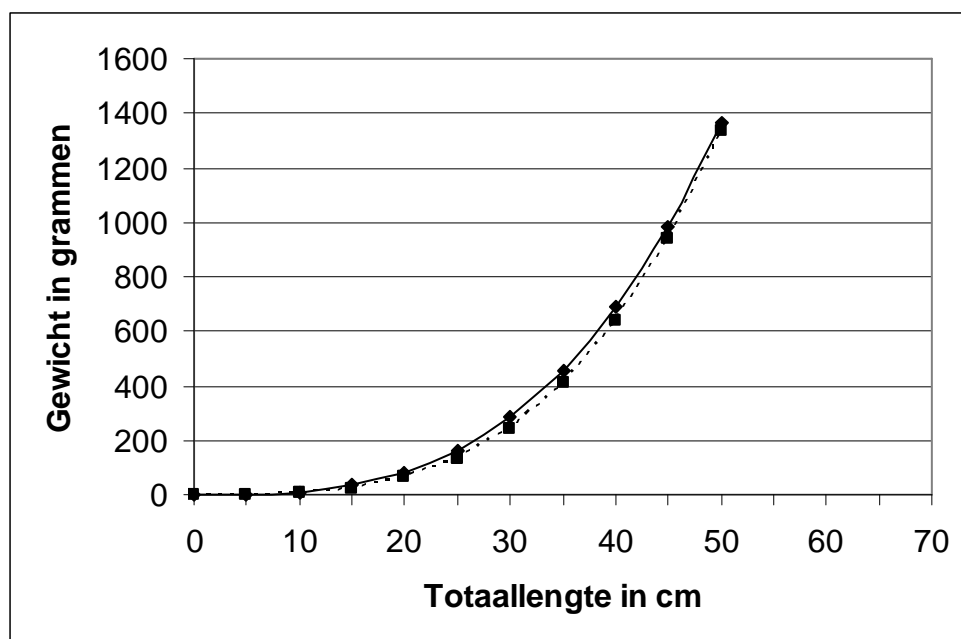
Voor 'fry' en 'parrs' zijn lengte-gewichtsrelaties bekend bij Sportvisserij Nederland, deze zijn niet weergegeven in de grafieken.

De spreiding van de gewichten staat in Figuur 3.2.



**Figuur 3.2** Lengte-gewichtrelatie zeeforel. Ter vergelijking is in de grafiek de lengte-gewichtrelatie van zalm weergegeven als stippellijn.

Opgemerkt dient te worden dat zeeforellen maximaal 120 cm kunnen worden. Van vissen groter dan 100 cm zijn geen individuele lengte gewichtgegevens bekend, zodat het niet reëel is deze waarden in de grafiek weer te geven.



**Figuur 3.3** Lengte-gewichtrelatie beekforel. Ter vergelijking is de lengte-gewichtrelatie van zeeforel als gestippelde lijn opgenomen.

De lengte-gewichtrelatie van zeeforel is valide vanaf 39 cm. Uit Figuur 3.3 blijkt dat de lengte-gewichtrelatie tussen de migrerende en de standpopulatie in het traject 39-50 cm nauwelijks verschilt.

### 3.8 Voedsel

Mills (1970) beschrijft de beekforel als een generalist in zijn voedselgedrag, andere auteurs noemen de forel een opportunist (Klemetsen *et al.*, 2003). Zowel bodemfauna, drift voedsel in de middelste waterlagen als voedsel van de oppervlakte wordt gegeten.

Het dieet varieert tussen habitat, seizoen, visgrootte en leeftijd (Klemetsen *et al.*, 2003). Op individueel niveau kan een vis (tijdelijk) een specialist zijn.

Beekforel predeert voornamelijk invertebraten. In de wintermaanden is dit voornamelijk bodemfauna en in het voorjaar/zomer wordt dit aangevuld met uitkomende insecten en terrestische fauna. De forel (zee- en beekforel) predeert soms andere vissoorten en is soms een belangrijke predator van jonge zalmen.

De samenstelling van het voedselpakket kan sterk variëren tussen locaties en tussen jaren (Elliott *et al.*, *et al.*, 1992). Parrs zijn selectief qua grootte van de voedseldeeltjes. De parr neemt voornamelijk grote delen op. Parrs tot een lengte van 25 cm eten voornamelijk terrestische en aquatische insecten van de groepen Ephemeroptera (haften), Trichoptera (kokerjuffers) en Plecoptera (steenvliegen). Grotere vissen (beekforel)

kunnen daarna overschakelen op vis of worden specialisten op bijvoorbeeld grotere (terrestische of aquatische) insecten (Giroux *et al.*, 2000).

Uit een onderzoek over meerdere jaren bleken van de in totaal 2400 gevangen forellen 347 beekforellen (14,5%) vis te hebben gegeten. Piscivore beekforellen kunnen prooien eten tot circa 1/3 van hun eigen lichaamslengte. Kleinere prooien zoals elritsen worden vaker met de staart eerst ingeslikt, dan grotere prooivissen zoals arctische forellen. Het merendeel van de forellen had in dit onderzoek 1 prooivis in de maag, hoewel ook een individu werd gevonden met 16 prooivissen in de maag (L' Abée-Lund *et al.*, 1996).

Tijdens de zeefase eten de post-smolts voornamelijk Noordse zandspiering (*Ammodytes marinus*) en de smelt (*Hyperoplus lanceolatus*) en *Atherina* (hoornaarvissen) soorten. Oudere zeeforellen eten voornamelijk Polychaeta (borstelwormen zoals: *Eunereis longissima*) en sprout (*Sprattus sprattus*). Minder vaak voorkomend zijn stekelbaarssoorten. Soms wordt haring (*Clupea harengus*) als een belangrijke prooivis genoemd, onduidelijk is of er verwarring is opgetreden met sprout. In estuariene gebieden kunnen *Amphipoden* (vlokreeften) en insecten ook een belangrijk deel van het voedsel vormen. In november en december worden meestal lege magen aangetroffen. In de vroege zomer wordt het meeste voedsel opgenomen, voornamelijk uit de middelste waterlagen of vanaf de oppervlakte. Meestal gebeurt dit 's nachts. In de winter en voorjaar wordt meer bodemvoedsel (benthisch) opgenomen bij zonsopgang en zonsondergang (Mills, 1970).

### 3.9 Overlevingspercentages in de verschillende levensstadia

De overleving van ei tot fry is meestal vrij hoog en ligt volgens Mills (1970) vaak rond de 94%. De overleving van vrijzwemmende larve tot het 'parr' stadium is erg variabel en wordt bepaald door omstandigheden als de voedselbeschikbaarheid, temperatuur, predatoren en de stroomsnelheid.

De overlevingspercentages op zee variëren sterk. Voor smolts wordt een percentage genoemd van 37% en 56-68 procent voor oudere vis in Noorwegen. In Ierland is 23% overleving voor mannetjes en 29% voor vrouwtjes berekend voor kleine vissen en 15% (man) resp. 31% (vrouw) voor grotere vissen. Voor een termijn van 15 jaar werden overlevingspercentages gevonden van 5,8 tot 15,1% voor twee Zuid Engelse populaties en 24% voor een Noord Engelse populatie (Elliott, 1994).

De overleving van smolt tot aan de terugkeer in het zoete water is in het onderzoek van Solomon (1995) meerdere malen bepaald. De overleving ligt in de orde van grootte van circa 1% (0,8 – 1,5%). Elliott *et al.* (1992) rapporteert veel hogere overlevingspercentages, van 1,3% tot 15,1% (voor finnock 9,1% tot 43,4 %).



Bij kelts wordt ook een sterk variabel overlevingspercentage gevonden: 40,5% voor een Ierse populatie, 25,7% voor een Engelse populatie en 16-21% voor een Schotse populatie (Elliott, 1994).

## **3.10 Populatiodynamica**

### **3.10.1 Minimum populatiegrootte**

Er zijn in de literatuur weinig gegevens gevonden over een minimum populatiegrootte. In een beek in Denemarken wordt geschat dat de minimale populatiegrootte anadrome forel uit circa 300 vissen moet bestaan (Hansen et al., 2002).

### **3.10.2 Populatieopbouw**

Er is veel onderzoek verricht naar de opbouw van forelpopulaties in Engeland en Scandinavië. De populatieopbouw van forel kan sterk variëren en is sterk afhankelijk van de levensstrategie die de subpopulaties hebben. Volgens Elliott *et al.*, (1994) zijn er vier basistypen (zie § 3.3). De niet migrerende vorm heeft een vrij simpele populatieopbouw van juveniele vissen met een leeftijd van circa 2 of 3 jaar oud en een cohort geslachtsrijpe vissen met een leeftijd van 2 of 3 jaar tot circa 10 jaar. Als er migrerende forellen voorkomen, dan wordt de populatiestructuur ingewikkelder, omdat deze subpopulaties ook in dezelfde rivier kunnen voorkomen. Uit een onderzoek in Engeland en Wales blijkt dat de zogenaamde 'whitling' of 'finnock' (meestal mannetjes; Elliott, 1994) bij een lengte van 25 tot 40 cm terugkeren in de geboortेरivier. Dit cohort vissen heeft een aandeel in de terugkerende populatie van 2,7 tot 97,6%. Het hoogste percentage wordt gevonden bij korte rivieren. Echter van dit cohort vissen neemt maar 14-31% actief deel aan de paai. Vissen van verschillende jaarklassen die in hetzelfde jaar terugkeren in de geboortेरivier, zorgen dat het paaisucces maximaal is. Mocht er door omstandigheden een jaarklasse niet of heel slecht vertegenwoordigd zijn, dan kunnen andere jaarklassen dit opvangen. Door het kruisen van vissen uit verschillende jaarklassen wordt voorkomt het dat jaarklassen genetisch geïsoleerd raken. Vissen uit een bepaalde jaarklassen zouden kunnen voortkomen uit een beperkt aantal ouderdieren als ze in hetzelfde jaar terugkeren (Elliott, 1994).

Uit de Tabel 3.6 blijkt dat bij forel een bijzonder ingewikkelde populatiestructuur bestaat, waarbij vissen van verschillende zoetwaterleeftijden ook op verschillende zeeleeftijden kunnen binnentrekken, dat wil zeggen vissen die maar 1 jaar op het zoete water hebben volbracht kunnen als 1SW, 2 SW of nog oudere vis binnentrekken, idem voor vissen die 2 jaar op het zoete water hebben volbracht. Zodoende is er een groot aantal combinaties mogelijk van zoet- en zoutwaterleeftijden.

**Tabel 3.6 Populatieopbouw terugkerende forellen in de River Tweed (Solomon, 1995).**

Post-Smolt age	Geslachtsrijp als 0+ groeiseizoen		Geslachtsrijp als 1+		Geslachtsrijp als 2+		Geslachtsrijp als >2+	
	Aantal	Lengte	Aantal	Lengte	Aantal	Lengte	Aantal	Lengte
0	434	34,9						
1	28	45,6	935	47,7				
2	3	58,5	116	60,5	1258	60,4		
3			21	67,8	22	72,3	28	76,1
>3			6	76,5-88,5	11	76,6-85,0	4	76,1-83,0

In dezelfde rivieren in Wales werd rond 1930 (Nall, in Solomon, 1995) vastgesteld dat 89% is gaan migreren als S2 en 11% als S3. Van alle rivieren in het onderzoek van Solomon (1995), was het aandeel 1SW vissen 44% (46,9 cm), 36 % als 2SW vis (62,4 cm) en 20% als 3 SW vissen. Uit beide onderzoeken wordt geconcludeerd dat de gemiddelde lengte van de afzonderlijke leeftijdsklassen groter is dan Schotse rivieren.

Voor de onderzoeken naar de leeftijdsopbouw moet enige voorzichtigheid betracht worden. De opbouw van de forelpopulatie in bijvoorbeeld estuariene gebieden kan behoorlijk verschillen van de leeftijdsopbouw op de paaigronden. Van zeeforel is bekend dat met name de 'whitling of fiinock' soms langere tijd verblijft in het estuarium. Dit estuarium hoeft beslist niet het estuarium te zijn van de rivier waar de vis is geboren. Ook trekken zeeforellen vaak een rivier op, die niet hun geboorterivier is, de zogenaamde 'strayers'. Hierdoor kunnen grote verschillen bestaan in de populatieopbouw aan de kust en de populatieopbouw van vissen die werkelijk aan de paai deelnemen.

Het aandeel vissen dat al eerder aan een paai heeft meegenomen is 5-69% van de populatie die aan de paai deelneemt (27 rivieren in Noorwegen). Vissen kunnen tot 12 maal aan de paai deelnemen (Solomon, 1995). Elliott (1994) noemt 5 tot 8 jaar als spreiding van leeftijden waarop beekforel deelneemt aan de paai in enkele onderzoeken in Engeland.

### **3.10.3 Genetische aspecten**

Een standpopulatie forel (beekforel) verliest na langdurige isolatie, niet het vermogen om naar zee te keren. Ook kruisen zee- en beekforellen, wat duidt op een soort, die genetisch hetzelfde zijn. Wel kennen de forellen een grote diversiteit aan verschijningsvormen tussen regio's wat zou kunnen duiden op genetische verschillen tussen de regio's. In hoeverre dit werkelijk genetische verschillen zijn, of dat dit aanpassingen aan het milieu zijn, is onduidelijk.

Het chromosoomaantal van een diploïde cel bij de forel bedraagt 80 (Froese & Pauly, 2004).

De forel heeft een populatie verdubbelingstijd van 1,4 tot 4,4 jaar (Froese & Pauly 2004).

### 3.10.4 Hybridisatie

Het paaigebied van zalm en zeeforel kan elkaar overlappen. Hierdoor kunnen hybriden ontstaan. In het algemeen paait zalm op ondiepere en sneller stromende delen van een zijrivier. Vaak zijn deze delen hoger (en/of meer stroomopwaarts) gelegen. Door afsluitingen van dit paai-habitat door bijvoorbeeld stuwen of vernietiging van dit habitat zijn zalmen genoodzaakt op de lager gelegen delen te paaien. Hierdoor is de kans groter dat er hybridisatie ontstaat. Overigens bestaat in een natuurlijk bestand zeeforel en zalm ook hybridisatie (<0,5%, Elliott *et al.*, 1992). Ook Nyman (1970) concludeert dat het percentage hybriden onder natuurlijke, ongestoorde omstandigheden laag is. Bij onderzoek van 4431 zalmen in Engeland en de Britse eilanden bleek 0,3-0,4% hybride te zijn (Payne *et al.*, 1971, Payne *et al.*, 1972). In sommige rivieren zoals de Tweed en Tay ligt het percentage hybriden hoger. In Elliott *et al.* (1992) worden percentages vermeld tussen 0 en 31%.

In Newfoundland, waar eind 1800 zeeforel werd geïntroduceerd, bleek het percentage hybriden 0,9% te zijn (Verspoor, 1988). Auteur vermeldt dat door de gebruikte onderzoeksmethode (gering aantal bemonsteringslocaties) het percentage hybriden onderschat kan zijn. Het hoge percentage hybriden in Newfoundland, vergeleken met gegevens uit Engeland (0,3-0,4%) en Zweden wordt door Verspoor verklaard door het feit dat zeeforel geen inheemse vissoort is.

Afhankelijk van de gebruikte onderzoeksmethode kunnen de gevonden percentages hybriden verschillen. Sommige onderzoekers baseren het percentage hybriden op de vorm van de schubben. Modernere technieken gaan uit van elektroforese of mitochondriaal DNA analyse. Het voorkomen van meerdere salmonidensoorten geeft meer kans op hybriden. Mogelijk speelt de lengte van de rivier ook een rol. Jordan & Verspoor (1993) geven een overzicht van eerdere resultaten van onderzoeken naar hybridisatie-percentages. Hieruit blijkt het percentage te variëren tussen 0 en 22,8%, meestal ligt het percentage hybriden in riviersystemen in Engeland rond circa 1-2%. River Tweed gaf hogere percentages (3,4%).

Hybriden hebben een betere groei dan de ouderdieren en een betere ziektieresistentie. Hybriden van zalm en zeeforel zijn vruchtbaar en kunnen teruggekruist worden met zalm of zeeforel (Mills, 1970).

In het algemeen komen er meer hybriden voor als de natuurlijke situatie verstoord wordt door de bouw van stuwen of in dit geval de introductie van een vissoort.

### 3.11 Parasieten / ziekten

In het zoetwaterstadium worden met name beekforellen soms aangetast door de externe parasieten *Argulus* (karperluis) en *Piscicola* (bloedzuiger) en de kieuwparasieten *Gyrodactylus* en *Discocotyle*. In sommige landen werden uitbraken van *Diphyllobothrium* sp. gerapporteerd. Deze worm geeft veel sterfte in het larvale stadium. De tussengastheren zijn slakken en vogels. Een andere parasiet met dezelfde tussengastheren is de worm *Diplostomum*, deze worm veroorzaakt een troebele lens en een opgezwollen oog. *Myxosoma cerebralis* (protozo) veroorzaakt de whirling disease. De ziekte was alleen bekend in kwekerijen, tegenwoordig komt deze ziekte ook voor in natuurlijke populaties in Schotland (Mills, 1970). Net als zalm is de zeeforel gevoelig voor *Aeromonas* sp. aantastingen, die de ziekte furunculosis veroorzaken. Deze bacterie zorgt in kwekerijen voor een groeiverlaging door in- en uitwendige bloedingen. De ziekte komt ook onder natuurlijke populaties voor, mogelijk versterkt door de aanwezigheid van kwekerijen. Deze ziekte wordt vaak gevolgd door schimmelaantastingen, zoals *Saprolegnia*.

Door het kweken van vis in rivieren, fjorden en op zee is de infectiedruk van bepaalde parasieten en ziekten toegenomen. De toename van de infectiedruk betreft vele ziektes, maar vooral de zeeluis *Lepeophtheirus salmonis* is een groot probleem voor forelsmolts die naar zee trekken. Als de infectie intensiteit boven de 30 zeeluisen per post-smolt komen en de larven bereiken het pre-adulte stadium, dan is een ernstige verzwakking bij de post-smolts waarneembaar en is sterfte te verwachten (Grimnes & Jakobsen, 1996) bij Atlantische zalmen. Ook oudere vissen die terugkeren naar de paaigebieden kunnen een ernstige infectie krijgen, hoewel de zeeluis niet kan overleven in zoet water. *Caligus elongatus* wordt ook zeeluis genoemd, maar komt minder vaak voor en is wat kleiner dan de *Lepeophtheirus salmonis*. De *Lepeophtheirus salmonis* veroorzaakt veranderingen (apoptosis en necrosis) van de opperhuid en de slijmhuide bij alle salmoniden. In een proef werden in de huid en het kieuwweefsel, waar de luis zelf niet aanwezig was, veranderingen waargenomen. Het kieuwweefsel werd dikker door intercellulaire zwellingen en er kwamen meer leukocyten voor. De kieuw  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activiteit neemt toe en daarmee ook het aantal  $\text{Cl}^-$  ionen in het plasma. Stressverhoging werd gemeten. De infectie werd uitgevoerd met 3, 6 en 10 luizen per zalm. Aangezien dit een matige infectie is onder natuurlijke omstandigheden, mag een behoorlijke negatieve impact van de zeeluisaantasting onder natuurlijke omstandigheden worden verwacht (Nolan *et al.*, 1999). Door de verstoorde  $\text{Cl}^-$  huishouding heeft de post smolt ook problemen met de osmoregulatie.

De zeeforelpopulatie van Ierse en Schotse wateren heeft erg te lijden gehad onder de aantasting van de zalmluis afkomstig van aquacultures rond 1970 tot 1980 (Solomon, 1995), zie ook § 6.1.5.



***Lepeoptheirus salmonis* -de staarten zijn de eieren van de copepode (foto: Sportvisserij Nederland)**

### 3.12 Predatoren

De forelparrs en smolts worden gegeten door otters, aalscholvers, witvis en snoek. Met name snoek kleiner dan 40 cm is soms een voedselconcurrent voor beekforel, daarnaast kunnen snoeken zich specialiseren op salmoniden. In een Iers meer werd aangetoond dat 2/3 van de aanwezige snoeken een dieet had van uitsluitend salmoniden (Mills, 1970). In Olsson & Greenberg (2004) worden kwabaal en snoek als predatoren van beekforel genoemd.

Over predatoren van de forel in de smolt- en zeefase zijn weinig gegevens gevonden. Aangenomen wordt dat de forel in deze stadia dezelfde predatoren heeft als de zalm. Tijdens de stroomafwaartse migratie is de smolt extra gevoelig voor predatie door grote roofvissen (snoek, snoekbaars, forel en roofblei) en aalscholvers. In het estuarium is de *smolt* gevoelig voor predatie van meeuwen, sterns, aalscholvers, kabeljauw, wijting en pollak. Ook zeehonden kunnen in het estuarium zowel *smolts* als volwassen forellen prederen.



## **4 Habitat- en milieu-eisen**

### **4.1 Algemeen**

Door Quak (1989) is een HGI model voor de forel ontwikkeld. Dit HGI model is gebaseerd op literatuurgegevens uit Noord-Amerika (Raleigh, 1986). Het HGI model is gericht op de residente vorm van de forel. In hoeverre het model voor de Europese situatie gebruikt kan en mag worden, is niet duidelijk.

Doordat zeeforel een anadrome levenswijze heeft, verblijft de vis gedurende het leven in verschillende habitats en stelt de zeeforel in al die levensstadia andere eisen aan het milieu. Het voert te ver om voor alle levensstadia de benodigde parameters te verzamelen. Dit te meer omdat de zeeforel niet alle levensstadia doorloopt in Nederland. De benodigde parameters voor beekforel zijn voor de Nederlandse situatie niet bekend. Voor verwijzingen zou gebruik kunnen worden gemaakt van Engelse of Duitse literatuur. Ook dit voert te ver om in het kader van dit kennisdocument geheel uit te zoeken.

### **4.2 Watertemperatuur**

De zeeforel komt voor in gematigde gebieden. De eieren kunnen zich goed ontwikkelen tussen de 0 en 16 °C, maar boven de 9 °C neemt de sterfte snel toe. De zeeforel kan maximum temperaturen van 25 tot 30 °C overleven, indien de vis gewend is aan deze temperaturen. Voor de juveniele stadia liggen de maximale waarden circa 5 graden lager (Mills, 1970). De minimum temperatuur is circa 0 °C. Bij deze temperatuur is een hoge sterfte te verwachten in natuurlijke situaties. De temperatuur waarbij de groei optimaal is in het zoet water ligt tussen de 12 en 19 °C. Smolts zijn gevoeliger voor hoge temperaturen dan parrs. De overleving van smolts neemt af bij temperaturen boven de 22 °C (Alabaster, 1967). In een studie naar de waarde van pools voor de overleving van beekforel tijdens droge perioden bleek dat de sterfte begon op te treden vanaf 24,7 °C en bij 29,7 °C waren alle vissen dood. Afhankelijk van de vorm en de temperatuur/zuurstofgehalten zijn pools meestal een refugia voor beekforel in perioden met erge droogte (Elliott, 2000). De stressreactie neemt toe bij een verhoogde watertemperatuur.

De parameter temperatuur heeft veel interacties met andere parameters zoals voedselbeschikbaarheid.

### **4.3 Zuurstofgehalte**

Forel vertoont een hoge stressreactie bij lagere zuurstofgehalten. De gevoeligheid voor lage zuurstofgehalten is verschillend voor de diverse levensstadia van forel. De eieren hebben een minimum zuurstofgehalte

van 1 mg/l nodig bij een voldoende hoge stroomsnelheid om te overleven, echter bij minder dan 5 mg/l stopt de ontwikkeling van de eieren al. Bij 3 mg/l zuurstof treedt sterfte op bij forelparrs. Tot 10 mg/l is groeivermindering te verwachten. Gehaltes van >10 mg/l lijken optimaal te zijn. Een en ander is wel afhankelijk van temperatuur. In de zomer mijden zeeforelparrs wateren met een zuurstofgehalte van 5 mg/l of lager (Elliott *et al.*, 1992).

#### **4.4 Zuurgraad**

De forel kan lage pH waarden overleven. Bij een pH van 3,5 tot 4,0 ontstaan er problemen door een verstoorde osmoregulatie. Bij hoge  $\text{Ca}^{2+}$  waarden in zuur water (3,5-4,0) kunnen meer forellen overleven. Vissen afkomstig uit een kwekerij hebben een lagere overleving dan natuurlijk in de beek opgegroeide vissen (Elliott *et al.*, 1992). Het optimum pH traject voor groei ligt tussen de 6,8 en 7,8 (Mills, 1970).

#### **4.5 Doorzicht en licht**

De forel heeft voor zijn foerageergedrag licht nodig. In meren wordt dieper water geëxploiteerd als het water helderder is. Forellen foerageren soms 's nachts op bentisch voedsel. In de literatuur zijn echter geen aanwijzingen gevonden welke eisen de forel stelt aan het doorzicht (Raleigh *et al.*, 1986).

#### **4.6 Saliniteit**

Recent is beschreven dat in de Baltische zee zeeforellen ook paaien in water met een zoutgehalte van 4-5‰ (Klemetsen *et al.*, 2003). Onderzoekers hebben in laboratoriumproeven aangetoond dat bij de heersende zoutgehaltes in Gotland de paai niet bijdraagt aan de populatie. De eieren of larven zijn dus niet bestand tegen deze zoutgehaltes.

De juveniele stadia van zeeforel zijn minder bestand tegen hoge zoutgehaltes, maar na een periode van gewenning kunnen zij goed overleven in het zoute water. Ook beekforel kan na een periode van gewenning goed overleven in het zoute water. Bij een plotselinge verplaatsing naar het zoute water heeft de forelparr (13-15 cm TL) wel gedurende twee dagen een verminderde maximale zwemsnelheid ( $U_{\text{burst}}$ ) (Pedersen & Malte, 2004). Volwassen exemplaren van forel zijn goed bestand tegen hoge zoutgehaltes.

#### **4.7 Stroomsnelheid / debiet / getijverschil**

Voor eieren is het belangrijk dat de stroomsnelheden niet te hoog zijn want dan spoelen de eieren uit. De stroomsnelheid moet wel voldoende hoog zijn, om afbraakproducten te verwijderen uit het grindbed en een goede zuurstofvoorziening van de eieren te garanderen. De



stroomsnelheid in het paaibed kan behoorlijk afwijken van de stroomsnelheid gemeten juist boven het paaibed.

Voor jong zeeforelfry is uit onderzoeken gebleken dat in opgroeikanalen de uitspoeling het laagst is bij 25 cm/s. Bij meer dan 25 cm/s neemt de uitspoeling toe.

Bij een lengte van 4 tot 5 cm worden stroomsnelheden van meer dan 50 cm/s getolereerd. Bij lagere temperaturen neemt de preferentie voor een hoge stroomsnelheid af. Bij een watertemperatuurstijging van 7 graden resulteert in een toename van 5 cm/s voor de kritische stroomsnelheid (= de stroomsnelheid waarbij vissen gaan uitspoelen).

Globaal kan gesteld worden dat de stroomsnelheid voor het paaieren, het eistadium en het fry stadium tussen de 20 en 80 cm/s moet liggen in de hoofdstroom.

Hoge afvoeren, maar ook droogte hebben grote invloed op de overleving van eieren en fry.

## 4.8 Waterdiepte

Paaibedden worden aangetroffen op 15 tot 90 cm diep water.

Fry of 0+ parr wordt bijna nooit aangetroffen in water dieper dan 50 cm (Elliott *et al.*, 1992). Met name delen met instream cover van bijvoorbeeld emergente vegetatie worden geprefereerd (Elliott *et al.*, 1992). Parrs ouder dan een jaar hebben een voorkeur voor een waterdiepte van 75 tot 150 cm. Voor de volwassen beekforel is een waterdiepte van >15 cm en een stroomsnelheid ter hoogte van de kop van minder dan 15 cm/s voor een optimaal rust habitat vereist.

In beken waar zalm en zeeforel fry samen voorkomen, hebben de zeeforelparrs een voorkeur voor een waterdiepte van 20-30 cm, terwijl jonge zalm voorkomt tot een diepte van 90 cm (Elliott *et al.*, 1992). De geprefereerde waterdiepte wordt beïnvloed door temperatuur, stroomsnelheid en de aanwezigheid van beschutting. Bij een afnemende temperatuur is er een tendens dat de zalm- en zeeforelfry meer beschutting gaat zoeken.

## 4.9 Bodemsubstraat

Voor het substraat op de paaiplaatsen geldt een range van 1 tot 7 cm diameter als optimaal. Het percentage zand in het paaibed moet bij voorkeur lager dan 5% zijn.

## 4.10 Vegetatie

Forel heeft voor de opgroei geen vegetatie nodig. Ook voor de andere levensstadia zijn vegetatie- of vegetatieresten niet nodig. Vegetatie in de beek kan duiden op een hogere productie en daaraan gekoppeld een hoge dichtheid aan forelparrs en oudere vissen.

Wel zijn de dichtheden juveniele en adulte vissen afhankelijk van de hoeveelheid beschaduwing, holle oevers en instream cover, zoals waterplanten.

## 4.11 Waterkwaliteit

Forel vertoont een hoge stressreactie bij verhoogde ammonia gehalten en CO<sup>2</sup> gehalten. Het voorkomen van aluminium in zuur water beïnvloedt de groei en de overleving negatief (Elliott *et al.*, 1992).

De forel is gevoelig voor een reeks aan verontreinigingen veroorzaakt door bestrijdingsmiddelen.

Verontreinigingen hebben invloed op alle levensstadia van salmoniden.

Mills (1989) geeft een indeling van giftige chemicaliën in -zuren en basen; - metalen; -fenolen (o.a. carbol) en cyanides en de groep van bestrijdingsmiddelen. Daarnaast zijn olie, oxidatie van organische stoffen, gesuspendeerde vaste stoffen, afvalwater van steden, industrie, boerderijen of viskwekerijen, radio-actieve stoffen en ijzerhoudend water (mijnbouw) in sommige gevallen giftig voor zalm en andere vissoorten. Ook zure regen wordt door sommige auteurs gemeld (Watt *et al.*, 1983). Effecten van zure regen worden voornamelijk gemeld uit noordelijker streken, met van nature lage pH waarden van het water en lijken voor de Nederlandse situatie van een geringe relevantie, gezien de relatief hoge pH van het Rijnwater.

Koper en zink tasten de kieuwen van vis aan, fosfor veroorzaakt haemolyse (uiteenvallen van bloedlichaampjes) en een snelle dood. De giftigheid van stoffen is onder meer afhankelijk van de afbreeksnelheid en de hardheid van het water. Ammonia oxideert snel, maar fenolen en sommige bestrijdingsmiddelen zijn persistent. De giftigheid van metalen is afhankelijk van onder meer de pH en waterhardheid. Letale dosis voor koper 48µg/l, zink 600µg/l bij een waterhardheid van 20mg/l. Effecten van verontreinigingen kunnen additief zijn (Mills, 1989). Brown (1969; geciteerd in van Brummelen, 1990) geeft als LC50 waarde voor ammonia, fenol en zink (als Zn<sup>2+</sup>) de volgende waarden op voor gekweekte regenboogforellen: 35,0, 8,0 en 4,0 mg/l. Het bestrijdingsmiddel Diazinon heeft een negatief effect op *homing* gedrag en alarm feromoonproductie tegen predatoren bij chinook salmon bij concentraties die in het veld zijn waargenomen (Scholz *et al.*, 2000).

Bij lage waarden van giftige of irriterende stoffen kan ook indirect schade aan vis ontstaan door een toenemende kans op bijvoorbeeld schimmelinfecties.

Van Brummelen (1990) constateerde in 1990 dat een aantal stoffen in het Rijnwater de drempelwaarden voor vermijding tijdelijk (op jaarbasis, maar ook lokaal) overschrijden. Met name in industriële of stedelijke gebieden is dit het geval. Het betreft de stoffen tetrachlooretheen, koper, zink, anionische detergenten, chloroform, cadmium, chroom, nikkel en lood. De auteur stelt dat de paaitrek van anadrome vissen in de Rijn door deze stoffen kan worden belemmerd. Onduidelijk is wat het effect op populatieniveau is (Van Brummelen, 1990). Sinds 1990 is de waterkwaliteit van de Rijn al wel duidelijk verbeterd, hoewel sommige stoffen nog in te hoge concentraties voorkomen.

Ook thermopollutie kan worden gezien als een verontreiniging en bekend is dat de migratie uitgesteld of verstoord wordt door hoge watertemperaturen.

Voor een reeks aan verontreinigingen zijn (sub)letale waarden vastgesteld voor salmoniden, met name de jonge levensstadia (Kamphuis & Nijdam, 1993).

## 4.12 Ruimtelijke eisen

De dichtheden juveniele vissen zijn in hoge mate afhankelijk van de ruimtelijke opbouw van een beek- of rivierdeel. Dit is echter een zeer complex probleem. Niet alleen de afzonderlijke parameters zijn van belang voor de vis, ook beïnvloeden ze elkaar. Bijvoorbeeld als de temperatuur afneemt, dan is het optimum voor stroomsnelheid ook anders. Behalve de parameters bodemsubstraat/vegetatie/diepte zijn de parameters stroomkommen, beschutting en beschaduwing ook belangrijk. Een beschutting in een rivierdeel van ongeveer 35% in de zomer is optimaal. De beschutting dient voor het vermijden van predatoren en om te rusten. In de winter hebben forelparrs diepere delen nodig om te overleven.

In de winter heeft volwassen beekforel een overwinteringsgebied in de vorm van een 'pool' nodig.

Het percentage paaigebied in een rivierdeel moet circa 5% bedragen. Dit houdt in dat er veel pool-riffle sequenties moeten zijn.

## 4.13 Migratie

De migratie van zeeforel in het Nederlandse benedenrivierengebied is beschreven in bij de Vaate en Breukelaar (2001). Hieruit blijkt dat van de aan de kust gezenderde 582 zeeforellen er 202 geregistreerd werden in Nederland. De belangrijkste intrekpunten zijn de Nieuwe Waterweg, de Afsluitdijk en het Haringvliet. De gemiddelde reissnelheid in stroomopwaartse richting bedroeg 21,8 km per dag. Van 6 vissen (1%) werd in twee achtereenvolgende jaren een intrek waargenomen. Van de 202 vissen die Nederland introkken werden 93 vissen in Duitsland waargenomen. Ook worden uitspraken gedaan in de keuze van de migratieroute door Nederland in relatie tot afvoer en temperatuur (bij de Vaate en Breukelaar, 2001).

De beekforel heeft een hoge mate van plaatstrouw en migreert alleen bij lage temperaturen in de winter (<4°C) naar pools (Mills, 1970). Beekforel verplaatst zich met circa 1 km per dag tijdens de stroomopwaartse migratie. Na het paaien verplaatsten de beekforellen zich met 2,3 km per dag terug naar het meer (Rustadbakken *et al*, 2004).



**Paai- en opgroeigebied van de forel in Schotland (foto: Sportvisserij Nederland)**

## 5 Visserij

### *Beroepsvisserij*

De zeeforel is in de visserij van het zoute en zoete water een belangrijke vissoort geweest tot na de 2<sup>e</sup> Wereldoorlog.

Momenteel geldt in het zoete water en de 12 mijlszone uit de kust een totaal vangstverbod voor zalm en zeeforel. Toch worden zalm en zeeforel regelmatig door beroepsvisserij en sportvisserij gevangen.

### *Sportvisserij*

De beek- en zeeforel zijn attractieve vissoorten voor de hengelsport. In sommige afgesloten voormalige zeearmen worden forellen uitgezet ten behoeve van de sportvisserij (Raaijmakers, 2003). Ook in afgesloten wateren, zoals zandwinputten wordt incidenteel zee- of beekforel uitgezet in Nederland.

Beekforel wordt ook uitgezet in enkele beken in het zuiden of oosten van het land. Specifieke evaluatie van de uitzettingen vindt niet plaats. De uitgezette forellen worden vaak betrokken van kwekerijen in het buitenland. Deze forellen zijn genetisch waarschijnlijk niet hetzelfde als de oorspronkelijk aanwezige forellen.

In Engeland, Duitsland en Scandinavië is forel ook een belangrijke soort voor de sportvisserij.

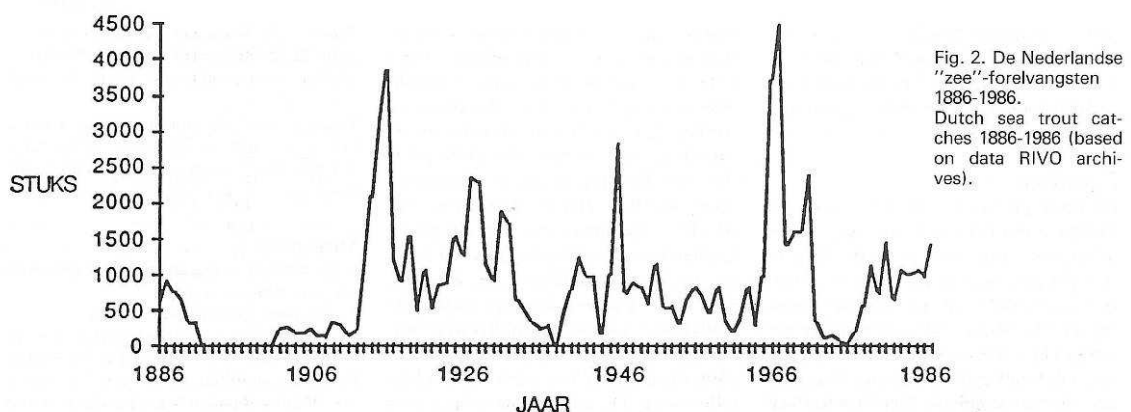


## 6 Bedreigingen

Net als bij de zalm heeft de zeeforelpopulatie lange tijd onder druk gestaan. Het is echter niet duidelijk in hoeverre de forelstand van de anadrome populatie is afgenomen. Voor de standpopulatie geldt dat zij in Nederland wel is afgenomen, volgens Rode Lijst is de standpopulatie in Nederland verdwenen. Lokaal komen nog wel (beek)forellen voor door uitzettingen.

Net als de zalm heeft de forel een complexe levenscyclus en levenswijze. Hierdoor is het niet verwonderlijk dat er vele bedreigingen zijn en dat meerdere factoren hebben geleid tot de achteruitgang van beide soorten.

In hoeverre de (anadrome) forelstand werkelijk is afgenomen, is de vraag. Vangststatistieken geven aan dat er jaarlijks grote fluctuaties in aantallen zijn geweest. Ook is niet duidelijk of er door de beroepsvissers een duidelijk onderscheid tussen zalm en zeeforel werd gemaakt (De Groot, 1990), zie onderstaande figuur.



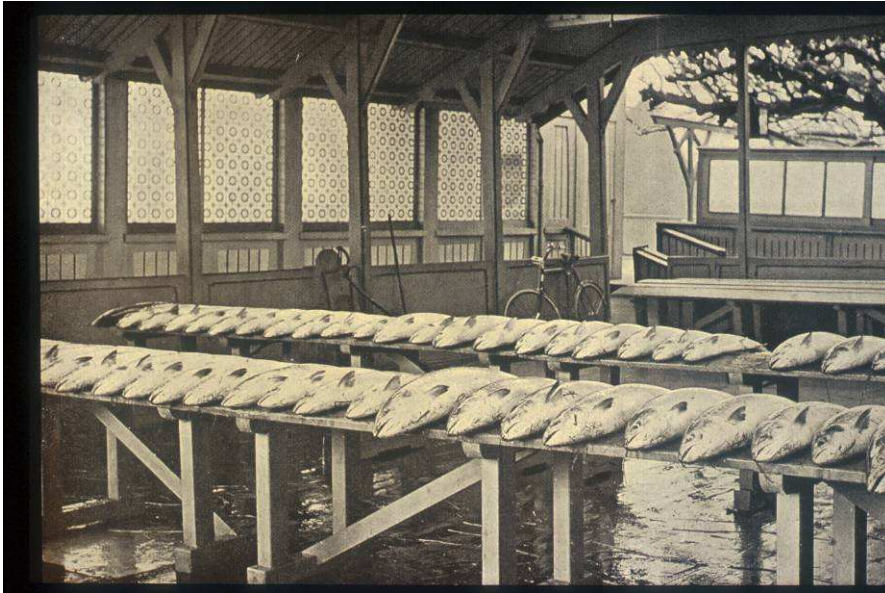
### Vangststatistieken in Nederland van (zee)forel in de periode 1889-1986

Mogelijk werden de zeeforellen (schotjes of schotzalmen) gezien als een minder waardevolle vis en werden ze grotendeels verhandeld zonder geveild te worden. Dit geldt zeker voor de periode van voor 1920 (de Groot, 1991).

#### 6.1.1 Visserij

Al sinds mensenheugenis wordt er gevestigd op zalm en forel. In de vroege prehistorie gebeurde dat met speren en schepnetten gemaakt van boomtakken, in de middeleeuwen met weren en eind 1800 met grote gemechaniseerde zegens tijdens de paaitrek op de Rijn. Echter rond 1900 kwam de zalm en forel minder voor op de Rijn en verdwenen ook de visserijbedrijven. De vangsten van zeeforel namen niet af, in tegenstelling tot de dramatische afname van de zalmvangsten. Waarschijnlijk is de

zeeforel ten aanzien van waterkwaliteit en habitat iets minder kritisch dan de zalm.



### **In de tijd dat de zalmvangsten nog goed waren, werd er ook zeeforel gevangen**

Sinds de jaren 70 van de vorige eeuw worden door verschillende organisaties commerciële visserijen uitgekocht in internationale wateren. De visserijen werden uitgekocht door nationale overheden of door organisaties zoals de NASCO en NASF. Momenteel zijn de meeste visserijen uitgekocht. Het betrof veelal de zogenaamde high-sea fisheries met onder andere long-lines en andere vangtuigen op de traditionele voedselgronden van de Atlantische zalm. Naar alle waarschijnlijkheid vindt er nog wel stroperij plaats. Door de uitkoop van deze visserijen werd een spoedig herstel van wilde zalm- en forelpopulaties verwacht. Dit herstel blijft echter uit (WWF, 2001).

## **6.1.2 Waterverontreiniging**

### *Rijn*

Sinds de industrialisatie is de watervervuiling van de Rijn, maar ook in de bijvoorbeeld de Thames snel toegenomen. Na 1900 ging het snel bergafwaarts met de zalm in de Rijn. De zalm was niet meer te eten vanwege een carbolsmaak (ontsmettingsmiddel). Watervervuiling, riviernormalisatie en verstuwning eisten hun tol. Begin 1900 vonden voor die tijd ongewoon grote vissterftes plaats op de benedenloop van de Duitse Rijn. Waarschijnlijk had dit te maken met massale lozingen van organisch materiaal uit aardappel- en beetwortelfabrieken. Door Redeke (1927) wordt gesteld dat vissterftes een algemeen verschijnsel zijn geworden en dat dit geweten moet worden aan de slechte waterkwaliteit. Amper 25 jaar daarvoor stelde Hoek dat de schade door verontreinigingen gemakkelijk kan worden overschat. In 1877 werd in Engeland reeds gewezen op de ernstige effecten van verontreinigingen in 21 rivieren op de visserij. In Engeland werd al in de 14<sup>e</sup> eeuw verboden om afvalproductie van



leerlooiërijen rechtstreeks op de rivier te lozen. Opmerkelijk is dat het de Rijnstaten niet gelukt is deze bedreiging te onderkennen.

Reekens meldt over waterverontreiniging het volgende: "Uit een naschrift bij het Maasrapport van Dr. Hoek blijkt, dat o.a. in 1911 in de Maas bij en boven Maastricht verschillende doode en halfdoode zalmen werden gevonden, die bij een door Dr. Redeke ingesteld onderzoek bleken lijdende te zijn aan een soort van furunculose, in het Badensche bij forellen en in Engeland bij zalmen bekend. Dr. Hoek meent, dat de ziekte verband houdt met de vervuiling, waaraan de Maas en sommige harer zijrivieren in België zijn blootgesteld."

Niet alleen de Maas had van de vervuiling te lijden. De vele beken in het Limburgse land werden gebruikt als openbaar riool, waarop vrijelijk huishoudelijk en industrieel afval geloosd kon worden. Over de Roer wordt in Reekens (1916) opgemerkt: "Van de Roer schijnt het bekend te wezen, dat deze indertijd door zalmen werd bezocht, waaraan echter door het vervuilen der rivier door verschillende fabrieken een einde werd gemaakt."

### 6.1.3 Morfologieveranderingen leefgebied

Door verschillende handelingen in de rivieren zoals grind- en zandwinning, soms ook uitbaggering van ondiepe delen van rivieren, of juist verslibbing van grindbodems, samenhangend met een afname van de stroomsnelheid (bijv. door hydrologische ingrepen), het bedijken en versterken van oevers en kanalisering is er voor gezorgd dat veel van het paai- en opgroei-habitat van de Atlantische zalm is verdwenen. Met name het verstuwen van midden- en bovenloopjes voor bijvoorbeeld energiewinning heeft ervoor gezorgd dat vele honderden hectares paai- en opgroei-gebied in het Rijnsytem zijn verdwenen. In de Scandinavische landen zijn deze ingrepen ook uitgevoerd, vaak nog op veel grotere schaal.

#### *Rijn*

Sinds 1812 zijn grootschalige waterstaatkundige werken uitgevoerd in de Rijn. Deze werken hadden onder meer tot doel het verbeteren van de veiligheid, het verbeteren van de scheepvaartroute, het veiligstellen van de drinkwaterproductie en energieopwekking. Hierdoor verdwenen of veranderden stromingspatronen, verdwenen ondieptes door zand / grindwinning, werden dode armen of meestromende nevengeulen geheel afgesloten, stroomversnellingen verdwenen door rivierbedverbreding, rotsen verdwenen, bochten werden afgesneden en *pool/riffles* (gedeeltes met stroomversnellingen afgewisseld met diepere en trager stromende delen) verdwenen. Door het uitvoeren van deze waterstaatkundige werken is de lengte van de Rijn sindsdien met circa 15% afgenomen (Holl, 1999). De veranderingen in stromingspatronen veroorzaken ook veranderingen in grensvlakken van water met verschillende samenstellingen. Door waterstaatkundige werken is de diepte van de Waal, Rijn en Lek met 0,4 meter tot 2,6 meter toegenomen van 1891 tot 1934 (de Groot, 1989). Voor de veiligheid werden in Nederland diverse openingen naar zee afgesloten (De afsluiting van de Zuiderzee (1932) en naar aanleiding van de februariramp in 1953 werden in Zeeland een

aantal zeegaten (Haringvliet, Volkerak, Oosterschelde) permanent afgesloten). In 1970 werden drie stuwen in de Nederrijn/Lek geplaatst (Driel, Amerongen en Hagestein), om het debiet door de IJssel te kunnen reguleren. Deze kanalisatie- en normalisatiewerkzaamheden hebben geleid tot een enorme habitatdegradatie.

Op de Waal, Lek en IJssel werden ook normalisatiewerken uitgevoerd. Het stroomprofiel werd ingebed in een zomer- en winterprofiel. Eilanden en zandbanken werden aan de wal gekoppeld door een omlegging van de rivier. In de Waal kwamen in 1850 nog 18 platen en eilanden voor. Het zomerprofiel van de grote rivieren in Nederland bestaat momenteel uit een verdiepte rivier. De stroomsnelheid in de hoofdstroom wordt gegarandeerd door kribben, zodat geen sediment kan neerslaan. Tijdens hoog water kan de rivier overstromen in uiterwaarden. De breedte van de uiterwaarden wordt beperkt door winterdijken.

Door de sterk toegenomen scheepvaart is er ook meer vermenging van water uit verschillende zijbeken of rivieren en zijn deze grensvlakken (thermo- en rheoclines) minder goed of niet meer te onderscheiden. Ook door verontreinigingen (waaronder thermopollutie) kan de migratie van salmoniden uitgesteld of verstoord worden.

#### *Maas*

Analoog aan de gebeurtenissen in de Rijn vonden ook grootschalige veranderingen plaats in het stroomgebied van de Maas.

Een van de eerste grote veranderingen in de Maas was de afsluiting van het Schanse Gat in 1856. Vroeger bestond er via het kanaal van St. Andries een open verbinding tussen Maas en Waal. Toen die opgeheven werd door aanleg van een dam met schutsluis, bleef alleen bij Woudrichem een open verbinding tussen beide rivieren. Een andere belangrijke wijziging was de aanleg van de Bergse Maas in de periode 1887-1904. Tengevolge hiervan werd de monding van de Maas verlegd en de verbinding bij Woudrichem afgesloten. Hierdoor werd een directe toegang naar de bovenloop geopend, via het Hollands Diep en de Amer.

### **6.1.4 Migratiebarrières**

#### *Rijn*

Ten behoeve van de waterkrachtcentrales werden ook stuwen in de hoofdstroom gebouwd om voldoende verval te creëren. Al in 1895 werd in de hoofdstroom van de Rijn bij Rheinfelden een waterkrachtcentrale (WKC) gebouwd. Rond 1930 was de Hoogrijn vanaf Basel niet meer optrekbaar. Hoewel sommige stuwen (o.a. Kembs) van vispassages werden voorzien, moeten deze als niet efficiënt worden aangemerkt. Op Frans/Duits grondgebied kwam kort na de Tweede Wereldoorlog het Grand Canal d'Alsace (Lateraalkanaal door de Elzas) gereed. Dit kanaal ligt geheel in beton. Aan het eind van WOII werd ook de kanalisatie van de Moezel afgerond. Enkele andere zijrivieren waren rond 1900 compleet afgesloten de Rijn. Bedacht moet worden dat in bovenstroomse gedeeltes al eerder verstuwings voor o.a. watermolens voor boomzagerijen/maalderijen heeft plaatsgevonden en dat hierdoor paai- en opgroei gebied verloren is gegaan.

Ook in Nederland zijn diverse riviercorrecties uitgevoerd. De eerst beschreven aanpassingen dateren van circa 1200. In 1851 werd de Nieuwe Merwede gegraven, om een voldoende grote afvoer van Rijnwater naar het Hollands Diep te garanderen. Daarnaast werd om voldoende afvoer te garanderen voor het Rijnwater de Nieuwe Waterweg in de periode 1866-1872 gegraven. In 1856 werd het Schansegat, de verbinding tussen Waal en Maas afgesloten. Er bleef een verbinding tussen de Maas en Waal bestaan tussen Well en Woudrichem. In 1887 werd de Bergsche Maas gegraven en werd de verbinding tussen Well en Woudrichem voorzien van een stuw met scheepvaartsluis. De Maas mondde via de Amer uit in het Hollandsch Diep.

Naar aanleiding van een storm en overstromingen in Zeeland in 1953 werden diverse zeegaten afgesloten door dijken of dammen. Een van de bekendste dammen ligt in het Haringvliet. De aanleg van deze maatregelen ter bescherming tegen hoog water (Deltaplan) betekende het eind van een vrije migratie tussen het zoete en zoute water voor diverse vissoorten.



### **De Haringvlietdam is een migratiebelemmering voor diverse vissoorten**

#### *Maas*

In 1875 was de Maas boven Luik al verstuwd. Hoek meldt hierover: "De Maas is op Fransch gebied van 19 stuwen, verdeeld over een lengte van 95 km voorzien. In België boven Luik vindt men er 21 en nog 2 tusschen Luik en Visé." Tevens meldt hij, dat sinds de stuwen boven Luik (in 1875) tot stand zijn gekomen, er geen zalmen boven Luik meer zijn waargenomen. De verstuwing van de Maas in België is aan nogal wat veranderingen onderhevig geweest. In het midden van de vorige eeuw waren er 24 stuwen op Belgisch gebied, 15 in de Maas tussen de Nederlandse grens en Namen en 9 tussen Namen en de Franse grens. Ten

einde de Maas tot Namen bevaarbaar te maken voor grotere schepen zijn de eerste 15 stuwen vervangen door 7 grotere (op grotendeels andere locaties) en werd de bodem uitgebaggerd tot een diepte van 5 meter. De situatie tussen Namen en de Franse grens bleef relatief ongewijzigd; de oude stuwen werden door moderne vervangen. Bovendien zijn in het stroomgebied van de Maas in Frankrijk grote arealen bosgebieden verdwenen.

In de Nederlandse Maas werden stuwen aangelegd bij Linne (1925), Roermond (1925), Belfeld (1928), Sambeek (1928) en Grave (1928) in de periode 1918-1929, gevolgd door de aanleg van het Julianakanaal (1929), de stuw bij Borgharen (1928) en het Lateraalkanaal Linne-Buggenum (1970). De Maas benedenstrooms van Grave werd genormaliseerd en de laatste stuw, bij Lith, werd aangelegd in 1936. Tengevolge hiervan nam het belang van de Maas als scheepvaartrivier toe. De perspectieven voor de ontwatering van grote gebieden in Noord-Brabant verbeterden aanzienlijk.



**Vispassage in de Maas. De vistrap ligt tussen de stuw (links) en de scheepvaartsluis (rechts). Foto: Sportvisserij Nederland.**

Men meende destijds de effecten op de zalmstand (en forel) te kunnen ondervangen door de stuwen te voorzien van vistrappen volgens het systeem van de Belgische ingenieur G. Denil, de zogenaamde "échelle à amortisseurs". De stuw bij Grave werd voorzien van één Deniltrap, de stuwen bij Linne, Roermond, Belfeld, Sambeek, Borgharen en Lith werden voorzien van twee Deniltrappen (Heermans, 1988). De ervaringen met deze vistrappen vielen niet gunstig uit.

Momenteel zijn in de Maas 7 stuwen op Nederlands grondgebied aanwezig in het traject Lith-Borgharen. Zes van deze stuwen hebben een vistrap.

Borgharen heeft nog geen vistrap, maar de bouw is begin 2006 gestart. Op de Maas zijn 2 WKC's aanwezig bij Lith en Linne. In Grave, Sambeek en Borgharen zijn WKC's gepland.

Aan het eind van de 20<sup>e</sup> eeuw werd een Hoogwater Actie Plan opgesteld, naar aanleiding van een aantal bijna overstromingen van de Rijn in 1993 en 1995. In dit plan krijgt de Rijn meer ruimte, door verbreding en afgraven van uiterwaarden, het verleggen van dijken en het aantakken van oude meanders (IRC, 2004).

Deze en andere maatregelen hebben blijkbaar succes, in de Sieg (in het kader van het zalmproject een belangrijke zijrivier van de Rijn) worden meer zeeforellen gevangen, hoewel de jaarlijkse vangsten sterk fluctueren.

### **6.1.5 Aquacultuur**

In het algemeen kan wel gesteld worden dat door menselijk handelen de forellen meer stress ondervinden, dan in natuurlijke systemen die niet door de mens zijn beïnvloed. Menselijk handelen wordt hier bedoeld in de breedste zin van het woord, dus de aanleg van dammen, verontreinigingen en aquacultuur.

De gekweekte zalmen en kruisingen met bijvoorbeeld zeeforel zijn volgens sommige auteurs een nieuwe biologische groep (entiteit) en worden *Salmo domesticus* genoemd. Deze zalm bedreigt de wilde zalm en forel door ecologische en genetische input in het oorspronkelijke verspreidingsgebied.

Het houden van salmoniden en het bestrijden van ziektes in de aquacultuur kan ook direct of indirecte effecten hebben op de langstreckende forellen. Door het kweken van vis (zalmen) in rivieren, fjorden en op zee is de infectiedruk van bepaalde parasieten of ziekten toegenomen. De toename van de infectiedruk betreft vele ziektes, maar vooral de zeeluis *Lepeophtheirus salmonis* is een groot probleem voor forelsmolts die naar zee trekken.



**Zalm met *Lepeoptheirus salmonis* (foto: Sportvisserij Nederland)**

De zeeforelpopulatie van Ierse en Schotse wateren heeft erg te lijden gehad onder de aantasting van de zalmluis afkomstig van aquacultures rond 1970 tot 1980 (Solomon, 1995).

Door de aquacultuur in netten zijn er ook andere problemen zoals eutrofiëring die weer onverwachte problemen met zich meebrengen. Door afval en afbraakproducten wordt onder andere het sediment verrijkt en kan het zuurstofloos worden. Hierdoor verandert de invertebratensamenstelling in het voordeel van bijvoorbeeld tubifexachtigen en wormen. Deze invertebraten zijn weer gastheer voor bijvoorbeeld Myxozoën. *M. cerebralis* veroorzaakt de Whirling disease (draaiziekte), die onder regenboogforelpopulaties in Colorado grote sterfte veroorzaakt.

# 7 Kennisleemtes

De zalmachtigen zijn van oudsher al omgeven geweest met mysteries en legenden. Waarschijnlijk is van weinig vissoorten zoveel bekend als van de zalmachtigen. Maar toch beschrijft een wetenschapper treffend: *In spite of some information on distribution and timing, our knowledge of salmon in the sea is dominated not by what we know but by what we do not know...* (Dempson et al., 1986)

Zeker van de zeefase was tot circa 1960 bijna niets bekend, maar ook van de zoetwaterfase weten we nog maar relatief weinig.

Veel is nog onbekend in het beheer van salmonidenpopulaties. Sommige projecten zijn succesvol bij een relatief geringe inspanning, sommige herstelprogramma's hebben na tien of tientallen jaren nog geen succes. Hoewel er in het Rijnstroomgebied veel gedaan is voor zalmherstel en aanvankelijk succes bleek te zijn (met name de Sieg) lopen de zalmvangsten (2004-2005) weer terug. Van de minder kritische soort zeeforel lopen de vangsten zelfs dramatisch terug. In 2007 zijn de zalmvangsten weer goed, maar de zeeforelvangsten zijn marginaal.

## 7.1.1 Visserij

Visserij lijkt momenteel geen bedreiging meer te vormen voor het herstel van zalmpopulaties. Laat jaren '70 van de vorige eeuw werden door o.a. NASCO de visserijen op de oceaan uitgekocht. In de binnenwateren van Nederland en een 12 mijlszone voor de kust geldt een vangstverbod, EU maatregelen verbieden de vangst in een zone van 12 tot 200 mijl uit de kust. Toch lijken al deze visserijbeperkingen geen herstel van de zalmstanden op te leveren. De vraag moet gesteld worden hoe effectief deze visserijbeperkingen – en de controle daarop – werkelijk zijn. Mogelijk vindt er veel sterfte plaats van smolts en juvenielen in het IJsselmeer door fuik- en staand wantvisserijen. Hierover loopt momenteel een onderzoek.

## 7.1.2 Waterverontreiniging

Vanaf de jaren zeventig van de 20<sup>e</sup> eeuw is de vervuiling van de rivieren in West-Europa afgenomen, deels door het Rijn Actie Plan (RAP). De waterkwaliteit van de Rijn is nu geen beperkende factor meer voor vissen. Voor wat betreft de microverontreinigingen zou dit echter anders kunnen zijn. Er komen nog geregeld nieuwe stoffen bij en er wordt meer bekend over bestaande/bekende stoffen, zoals de effecten van bijvoorbeeld gechloreerde koolwaterstoffen (zoals PCB's) en hormoonontregelende stoffen (EDC's). De laatste jaren staan de effecten van Endocrine Disruptive Chemicals (EDC's) sterk in de belangstelling. De EDC's staan ook bekend als Hormone Active Agents (HAA's). Deze stoffen versluieren of versterken de werking van hormonen. Hormonen regelen groei- en ontwikkeling, metabolisme, fysische aanpassingen aan een veranderende omgeving, reproductie, gedrag en de *parr-smolt* transformatie (NRC,

2004). Stoffen met een EDC achtig karakter kunnen hormonen uit afvalwater zijn, maar ook bepaalde weekmakers in plastic of TBT, een anti-foulingmiddel voor boten. De stoffen kunnen een brede impact hebben in hormonale processen, maar het meest bekend is de oestrogene werking van bepaalde chemicaliën op de geslachtsontwikkeling van jonge vissen. Onder invloed van deze stoffen ontwikkelen mannetjesvissen vrouwelijke geslachtsproducten. Dat dit grote gevolgen kan hebben voor de vruchtbaarheid is evident.

Ook is de forel gevoelig voor geringe concentraties vervuilende stoffen (zoals bestrijdingsmiddelen, olie en koper) in het water (zie ook paragraaf 4.11). In hoeverre deze een mogelijk herstel van forel belemmeren, is niet bekend.

### **7.1.3 Paai- en opgroeigebieden**

In diverse herstelprogramma's en onderzoeken is aangetoond dat er herstel van paai- en opgroeigebieden moet komen. Het herstel van alleen paai- en opgroeigebieden heeft soms geleid tot het herstel van zalm en zeeforelpopulaties in Noord-Amerika en Schotland. In het kader van het Rijn Actie Plan worden momenteel paai- en opgroeigebieden opnieuw ontsloten of heringericht. Ook worden oude rivierarmen weer aangetakt enz. De meeste van deze projecten worden uitgevoerd in Duitsland. In het Rijnsysteem lijkt het herstellen van de paai- en opgroeigebieden alleen, niet te leiden tot herstel van de forelpopulatie. Mogelijk hebben de paai- en opgroeigebieden niet voldoende kwaliteit vanwege de zandvracht (de hoeveelheid zand die in een beek komt door erosie) in een beek of rivier. De inspanningen in Nederland om de paai- en opgroeigebieden voor de residente forel te verbeteren zijn beperkt.

Ook is de waarde van het IJsselmeer en het estuarium als opgroeigebied voor forel niet bekend. Forellen worden regelmatig gevangen in het IJsselmeer, maar onbekend is in hoeverre het IJsselmeer en het estuarium van waarde is als opgroeigebied.

### **7.1.4 Overleving van verschillende levensstadia**

De overleving van forellen in de verschillende levensstadia zijn erg laag. Met name de overleving in de mariene fase is erg laag. Dit behoeft nader onderzoek.

### **7.1.5 Migratie**

Forellen migreren over lange afstanden en zijn in staat natuurlijke belemmeringen te overwinnen door hun sprong- en zwemcapaciteit. Bij migratie moet niet alleen worden gedacht aan de stroomopwaartse migratie, maar ook aan de stroomafwaartse migratie.

#### *Stroomopwaartse migratie*

Het aanleggen van vispassages heeft als herstelmaatregel in salmonidenherstelprogramma's een groot effect. De effectiviteit van de vistrap is afhankelijk van het type vistrap en ontwerp. Daarnaast spelen lokale



omstandigheden, zoals afvoercharacteristiek van de rivier een rol. Duidelijk is dat indien er meerdere vistrappen gepasseerd moeten worden er steeds minder vissen erin slagen het einddoel te bereiken. Zeker bij passage van meerdere vistrappen kan dit betekenen dat een deel van de vissen te laat op de paaigronden arriveert.

Voor de stroomopwaartse migratie ondervinden forellen problemen bij het binnentrekken van het zoete water bij de Afsluitdijk en het Haringvliet.

Ook in het Nederlandse deel van het rivierengebied ondervinden salmoniden moeilijkheden (stuwen en splitsingspunten) bij de optrek naar Duitsland. Door telemetrisch onderzoek bij zeeforel en zalm is hier inzicht in verkregen. Om een deel van de problemen te verminderen is voorgesteld de Kier in te stellen bij de Haringvlietdam (zie § 8.2).

Via de Nieuwe Waterweg en de Waal is de Rijn vrij optrekbaar tot aan Gamsheim.

Ook in België is onderzoek uitgevoerd naar de werking van vistrappen. Er is alleen vastgesteld welke vissoorten en aantallen zijn gepasseerd. Uit Duitsland zijn van slechts enkele vispassages onderzoeksgegevens bekend, zoals in de Sieg. Goede gegevens over efficiëntie van diverse vispassages ontbreken. De beste manier van vispassage is het verwijderen van stuwen. Vanwege veiligheid en economische belangen is dit vaak niet realistisch en haalbaar.

#### *Stroomafwaartse migratie*

De stroomafwaartse migratie staat de laatste jaren in de belangstelling. Vissen kunnen stuwen in stroomafwaartse richting passeren, zonder dat de vis door het hoogteverschil schade oploopt. Maar door de desoriëntatie is de vis een gemakkelijke prooi voor predatoren als snoek, snoekbaars en visetende vogels. Bij waterkrachtcentrales speelt deze desoriëntatie een grotere rol. Door drukverschillen en kortstondige hoge snelheidsveranderingen raken vissen duidelijk gedesoriënteerd. Daarnaast treedt bij waterkrachtcentrales een directe en indirecte sterfte op door mechanische beschadigingen en drukverschillen. De mate van beschadiging is afhankelijk van de vervalhoogte, het type turbine (grootte, aantal schoepen en rotatiesnelheid) dat is gebruikt, de vissoort en de lengte van de vis. Er zijn weinig gegevens over de directe of indirecte sterfte te vinden voor de Rijn en Maas.

Voor de stroomafwaartse migratie in de Rijn hoeven *smolts*, die afkomstig zijn uit opgroeigebieden benedenstrooms Iffezheim, relatief weinig obstakels te passeren. De Sieg is daarom een belangrijke zijrivier voor zalmherstel.

Indien de vissen via de route Waal of IJssel trekken dan zijn er geen stuwen die de stroomafwaartse migratie belemmeren. Via de Beneden-Rijn en Lek moeten de vissen 3 stuwen (waarvan er twee een WKC hebben) passeren. Indien de vissen via de IJssel migreren, dan komen zij in het IJsselmeer uit. Het is niet bekend wat de waarde van het IJsselmeer voor *smolts* (forel) is. In de vangstmeldingen van het zeldzame vissen project van het RIZA wordt vaak melding gemaakt van de vangst van *smolts* in fuiken die in het IJsselmeer staan. Voor zowel de stroomopwaartse als de stroomafwaartse migratie is de situatie op de Maas beduidend slechter dan de situatie op de Rijn.



Schade aan jonge zalmen bij een waterkrachtcentrale (Foto: J. Schneider)

### 7.1.6 Genetica

De laatste tientallen jaren is veel onderzoek verricht naar de genetische verschillen tussen forelpopulaties. Deze informatie kan gebruikt worden voor beheer van forelpopulaties. Deze onderzoeken hebben veel discussie opgeleverd. Het aantonen van genetisch verschillen tussen stocks is echter niet zo eenvoudig. Dit wordt uitgelegd aan de hand van het volgende voorbeeld.

Sommige soorten hebben weinig genetische differentiatie, zelfs over grote geografische gebieden. Zelfs onder strikte isolatie duurt het lang voordat er genetische verschillen gaan optreden in grote populaties. Zaken zoals generatieintervallen en dergelijke spelen hierbij uiteraard ook een rol. De genetische afstand van kikkerpopulaties onderling in ons koude kikkerlandje is veel groter dan de genetische afstand tussen een haring uit de Noordzee en een haring uit Labrador. In een grote populatie is weinig genetische flow (effectieve migratie van genetische informatie). Als in een kleine populatie een soortgenoot uit een ander geografisch gebied wordt geïntroduceerd en dit individu neemt succesvol deel aan de voortplanting, dan zal dit behoorlijk effect hebben op de genetische informatie van de hele populatie. Deze introductie kan zelfs leiden tot een uitteeltdepressie (genetische afname van de lokale aanpassingen) en daardoor een lagere fitness.

De genetische samenstelling van een hele soort is de genenpool. Subpopulaties hebben alle kenmerken van de genenpool of zijn slechts een deelverzameling van die genenpool. Als een populatie slechts een deel van de genenpool heeft, dan is deze populatie vaak vrij uniek (*highly differentiated*). Het verlies van deze subpopulatie (deelverzameling genen) is dan een verlies van een deel van de genenpool van die soort.

Door genetisch onderzoek is vast komen te staan dat morfologische, gedrags- of geografische verschillen vaak meer veroorzaakt zijn door milieu-invloeden (voedselomstandigheden/groeimogelijkheden, breedtegraad, rivierlengte) en dat de vissen, ondanks een afwijkende vorm of gedrag toch nauw verwant zijn. De vraag rijst dan ook al snel of een geïsoleerde populatie te allen tijde behouden moet blijven. Als de populatie een unieke deelverzameling is van de genenpool, dan lijkt behoud noodzakelijk (Rymann, z.j, Quinn, 2000).

### 7.1.7 Overige kennisleemtes

#### *Scheepvaart*

Het effect van scheepvaart op de migratie van salmoniden is weinig bekend. Door geluid van scheepsmotoren en schroefas en beïnvloeding van het stromingspatroon zijn nadelige effecten te verwachten. Forellen gebruiken de rivier als doortrekroute en rusten onderweg in diepere poelen of stroomkommen uit. Door kanalisatie zijn dergelijke poelen in de hoofdstroom verdwenen. Dit geeft met de hogere turbulentie in de hoofdstroom door scheepvaart mogelijk problemen bij de stroomopwaartse migratie. Scheepsmotoren produceren zowel hele lage (< 25 Hz), midden, als hele hoge frequenties, (> 20kHz). Daarbij worden onderwatergeluidniveau's gerealiseerd van 120 tot 150 dB (diesel, low speed) en 130- 158 dB voor benzinemotoren (260 PK, 2000 rpm). Vissen als blank- en ruisvoorn vertonen vluchtgedrag bij geluidsniveau's vanaf 120 - 125 dB. Nadelige invloeden van het stromingspatroon door scheepsmotoren zijn te verwachten. Tweetakt motoren beïnvloeden door olievervuiling ook de waterkwaliteit.

#### *Klimaatveranderingen*

Klimaatveranderingen (*Global warming*). Relatief kleine veranderingen in de watertemperatuur op de oceaan hebben grote effecten op de zalmopvatting. Het verdwijnen van de gletschers in de Alpen (sommige onderzoekers verwachten dit al binnen 50 jaar), zal grote consequenties hebben voor de stromingskarakteristieken van de Rijn. Ook allerlei andere karakteristieken (belangrijkste zijn temperatuur- en zuurstofgehalte) zullen indirect worden beïnvloed.

#### *Overige redenen*

Als overige redenen voor het verdwijnen van de zalm in de Rijn kunnen worden genoemd:

- Zand en grintwinning in de Rijn en zijrivieren in Duitsland.
- Vismigratiebelemmeringen (stuwten, dammen). Ook vispassages werken niet 100%.
- Effecten van waterkrachtcentrales op de stroomafwaartse migratie van *smolts* en *kelts*.
- Effecten van afsluiten zeegaten voor de intrek van adulten en de migratie van *smolts* naar zee. Mogelijk hebben de *smolts* meer moeite om zich aan te passen aan de scherpe overgang zoet-zout. Dit probleem speelt met name in Nederland.
- Effecten van koelwaterlozingen.

- Veranderingen in trofiegraad, veranderingen in visstand (predatie bij stroomafwaartse migratie *smolts*, bemoeilijken mogelijk de terugkeer zalm).

# 8 Beheer

## 8.1 Algemeen

In het buitenland is veel ervaring opgedaan in het beheer van zeeforel en beekforel. In het algemeen lift de zeeforel mee in zalmherstelprogramma's. In diverse programma's wordt erop gewezen dat het erg belangrijk is te weten waar de bottlenecks in de productie liggen en daar eerst op te focussen. Anders loopt men het risico dat men manipuleert zonder resultaten. Door een goede analyse moet men erachter zien te komen waar de werkelijke beperkingen in het habitat liggen en kunnen er concrete resultaatgerichte aanpassingen plaatsvinden. De effecten moeten op populatieniveau geëvalueerd worden.

Verschillende auteurs wijzen er ook op dat een goede voorspelling van de effecten van maatregelen, momenteel nog niet in modellen berekend kunnen worden. Dit voornamelijk vanwege de complexiteit van interacties van de anadrome en residente forel onderling, de interacties met zalm en/of andere vissoorten en predatoren. Daarnaast kunnen interacties pas goed in verband worden gebracht als de effecten van een interactie voor een voldoende lange periode zijn vastgesteld. Soms beperkt een specifiek (habitat) onderzoek zich tot 1 of 2 jaren. Daar verschillende auteurs wordt erop gewezen dat dit eigenlijk een veel te korte periode is om effecten en invloeden goed in kaart te brengen.

In Nederland is weinig of geen ervaring met het beheer van forelpopulaties.

## 8.2 Lopende projecten

In Nederland zijn geen specifieke projecten gericht op het herstel of de terugkeer van de zeeforel of de beekforel. In de Achterhoek zijn in het kader van zalmherstel projecten uitgevoerd waarbij zalm en zeeforel zijn uitgezet (Semmekrot & Quak, 1991). De resultaten geven aan dat er weinig opgroeigebied in de Achterhoekse beken aanwezig is en dat door migratiebelemmeringen geen zichzelf instandhoudende populatie forel kan voorkomen (Semmekrot, 1992).

Wel is Nederland een onderzoek uitgevoerd naar de migratie van zeeforel in Nederland (bij de Vaate en Breukelaar, 2001). Over de resultaten van dit onderzoek zijn in hoofdlijnen beschreven in § 4.13.

Als vervolg op dit onderzoek wordt de nulpuntsituatie voorafgaand aan de Kier vastgelegd. De in- en uittrekmomenten van zeeforel bij de Haringvlietdam worden gedurende 3 jaar voorafgaand aan het instellen van een gewijzigd spuibeheer vastgelegd. Na het instellen van een gewijzigd spuibeheer (Kier) wordt wederom een periode van 3 jaar

gemonitord. De resultaten van het onderzoek zijn een indicatie van de effecten op migratie van salmoniden bij een gewijzigd spuibehoor (zie ook [www.haringvlietsluizen.nl](http://www.haringvlietsluizen.nl) ).

Voor de zeeforel zijn geen specifieke herstelprogramma's ontwikkeld, men verwacht dat de zeeforel ook profiteert van de maatregelen die worden genomen in het kader van het zalmherstelprogramma in de Rijn en Maas.

## Verklarende woordenlijst

Term	Omschrijving
Alevin	Dooierzaklarve.
Anadroom	Naar zee trekkende vissoort, die terugkeert naar zoete water als volwassen exemplaar om te paaien.
B-type growth	Verschijsel van versnelde groei van <i>presmolts</i> in het voorjaar
Compactie	Mate van ineenzakken grindbed nadat vrouwtje er eieren in heeft gelegd.
Dooierzaklarve (=embryo)	De jonge die, direct na uitkomen uit het ei, nog leeft van voedingsstoffen uit de dooierzak.
Dummy runner	Vis die het stroomgebied van de geboorterivier binnenkomt, zonder paaimigratiegedrag. Niet te verwarren met strayer.
Eenzeewinter vis; One-sea-winter fish (1ZW)	Vissen die na een verblijf van één winter op zee terugkeren om te gaan paaien.
Entrapment	Insluiten van eieren en dooierzaklarven door compactie van grindbed
Estuarium	Intergetijdgebied tussen zoet en zout water
Fenotypisch	Uiterlijke verschijningsvorm.
Feromoon hypothese	De hypothese dat salmoniden zich laten leiden door de geur van geslachtshormonen van juveniele vissen in de oriëntatie.
Fototaxis	Gedrag veroorzaakt door gevoeligheid voor licht. Positieve fototaxis wil zeggen, vis zwemt naar licht toe.
Fingerling	Het stadium na het dooierzakstadium tot aan het verlaten van het paaibed (+/- 3 cm). Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975
Finnock	Vissen die 1 zomer op zee hebben doorgebracht en in najaar in estuarium of zoet water worden gevangen. Ook wel: <i>grilse</i> , herling, whitling. Klein deel hiervan paait. Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975
Fry	Stadium van onafhankelijkheid van dooierzak tot verspreiding van <i>redd</i> . Vrijzwemmende larve.
Genetic flow	De mate waarin genetische eigenschappen verdwijnen of behouden blijven in een populatie.
Grilse	Een zee-winter zalm die terugkeert in het zoete water, meestal om te paaien. Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975.
GSI	Gonado-somatische index - de verhouding tussen het gewicht van de gonaden en het gewicht van het gehele lichaam van de vis.
Hengst	Een uitgepaaide vis die weer op weg is naar zee.(=kelt)
Herling	Zie: Finnock. Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975
Homing	Het naar de geboorterivier trekken van salmoniden om daar te paaien.
Homestone	Favoriete plaats van een <i>parr</i> , meestal naast/achter een steen of tak
Homing river/natal river	Rivier waar de vis geboren is
Hybride	Kruisingsproduct tussen twee soorten (F1).
Intergravel flow	Stroming van water door grind van het grindbed. Voert afvalstoffen weg en zuurstof aan.
Interspecifieke competitie	Concurrentie om voedsel en territorium tussen soorten
Intraspecifieke competitie	Concurrentie om voedsel en territorium tussen soortgenoten
Iterparus	Meerdere keren gedurende het leven paren.
Juveniel	Onvolwassen stadium (tegengestelde van adult)
Kelt	Zie Hengst
Land-locked	Populatie die door natuurlijke oorzaak of door menselijk handelen de zee niet meer kan bereiken. Niet te verwarren met niet-migrerende

Term	Omschrijving
	soorten of(sub) populaties
Multizeewinter vis; Multi Sea Winter fish (MZW)	Vis die twee winters of meer op zee heeft doorgebracht alvorens het zoete water op te trekken.
olfactory hypothese	De hypothese dat salmoniden zich laten leiden door geurstoffen van het water in de oriëntatie.
Osmoregulatie	Regulatie van het osmoseproces; uitwisseling van opgeloste stoffen en water tussen het inwendige van de vis en zijn omgeving.
<i>Parr</i>	Stadium van verspreiding van <i>redd</i> tot benedenstroomse migratie als smolt.
Premature alevins	Verschijsel dat eieren te vroeg uitkomen door omgevingsfactoren.
Pre smolt	Eerste stadium van verandering van <i>parr</i> naar smolt
repeated of previous spawners	Zalmen die vaker dan 1 keer paaien worden <i>repeated of previous spawners</i> genoemd
Post smolt, zeeforel	Stadium van vertrek uit rivier als <i>smolt</i> tot A) Binnentrekken zoete water in het jaar van smoltificeren B) einde eerste zeewinter, als er geen terugkeer is geweest naar zoet water in jaar van smoltificatie.
Post-smolt, zalm	Stadium van vertrek uit rivier tot het begin van de vorming van winterbanden op de schub
Polymorfisme	verschillende rassen of stammen (engels: stocks), met fenotypische verschillen, maar die onderling wel kunnen kruisen
Precocious male parr	Verschijsel dat <i>parrs</i> niet smoltificeren, maar op geboorterivier blijven. Vissen worden geslachtsrijp en kunnen wel deelnemen aan paai. Wordt soms ook bij vrouwtjes waargenomen.
Previous spawner	Vis die al eerder heeft gepaaid en weer de rivier optrekt. Wordt ook wel <i>kelt</i> genoemd. Volgens Allan & Ritter (1977) onjuiste term.
Pools	Diepere delen van de rivier waar de stroomsnelheid lager en mindere turbulent is. Tegengestelde van riffles.
Polymorphism	Zie sympatric populations
Redd	Plaats van het grindbed waar de eieren in worden gelegd (nest).
Rheocline	Grensvlak tussen sterke en minder sterke stroming
Rheotaxis	Gedrag veroorzaakt door gevoeligheid voor stroming. Positieve rheotaxis wil zeggen dat de vis voorkeur heeft om tegen de stroom in te zwemmen.
Rude navigation	Ruwe migratie van salmoniden van de oceaan tot zee/kust, waarbij vis ondermeer afgaat op aardmagnetisme en stand van de zon
Salmoniden	Familienaam voor geslachten in de familie zalmen
Semelparus	Slechts een maal in het leven deelname aan paai.
Smolt	Juveniel stadium tijdens de stroomafwaartse migratie
Smoltificeren	Overgang van <i>parr</i> naar smolt; aanpassing voor de migratie naar en het leven in zee.
Straying, strayers	Vissen die een stroomgebied van een rivier binnentrekken, die niet hun geboorterivier/locatie van uitzetting is.
Sympatric populations	Groep van vissen in (sub)populatie met specifieke kenmerken (morfologie en populatiekarakteristieken) en genetisch verschillend. Kunnen wel onderling kruisen, maar doen dit in natuurlijke situatie niet door b.v. afstand
Telemetry	"op afstand meten" Bij gedragstudies wordt telemetrie gebruikt om door middel van (radio) zenders en ontvangers waarnemingen te verrichten.
Thermocline	Grensvlak tussen waterlagen met verschillende temperaturen
Twee zeewinter vis; Two sea-winter fish (2ZW)	Vis die twee volledige winters op zee heeft doorgebracht.
Whitling	Zie: Finnock. Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975



## Verwerkte literatuur

- Alabaster, J.S., 1967. The survival of Salmon (*Salmo salar* L.) and Sea trout (*Salmo trutta* L.) in fresh and saline water at high temperatures. Water Research, Pergamon press 1967. Vol.1 pp 717-730.
- Allan, I. R. H., & J. A. Ritter, 1977. Salmonid terminology . J. Cons. Perm. Int. Expl. Mer., vol 37: p293-299.
- Banks, 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. Journal of Fish Biology. 1969, 1, 85-136.
- Behnke, 1968. In: Sušnik, *et al.*, 2004.
- Berg, L.S. 1948. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries: deel 1. 4th edition improved and augmented. IPSR Press, 1962.
- Berg, O.K., & M. Berg, 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in northern Norway. Journal of Fish Biology (1987) 31, 113-121.
- Bij de Vaate, A., & A.W. Breukelaar (eds.), 2001. De migratie van zeeforel in Nederland. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, rapport nr. 2001.046.
- Brummelen, T.C. van, 1990. Chemicals affecting the spawning migration of anadromous fish by causing avoidance responses or oriental disability, with special reference to concentrations in the River Rhine. (Publikaties en Rapporten van het Projekt EHR; 17-1989. RIZA, RIVM RIVO DLO, RIZA, Lelystad.
- Craigie, E.H., 1926. A preliminary experiment upon the relation of the olfactory sense to migration of the sockeye salmon (*O. nerka*). Trans. Of the Royal Soc. of Can. 5, 215-224. Geciteerd in: Elliott *et al.*, 1992.
- Crisp, D.T., 1993. The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. Fresh Water Forum. Vol. 3(3), p 176-201
- De Groot, S.J., 1989. Literature survey into the possibility of restocking the River Rhine and its tributaries with Atlantic salmon (*SALMO SALAR*). RIZA, Lelystad (Nederland) : DBW/RIZA, Publikaties en Rapporten van het Projekt "EHR"; 11-1989.
- De Groot, S.J., 1990. Herstel van riviervissen in de Rijn een realiteit? 2. De Forel *Salmo trutta trutta*. De Levende Natuur. Journal of nature conservation and management. 91<sup>ste</sup> jaargang, nummer 3. Mei 1990.
- De Laak, G.A.J., F.T. Vriese, 2001. Migratie van Salmoniden: bepalende factoren voor terugkeer naar het zoete water. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB Onderzoeksrapport OND00123. 38 p.
- De Laak, G.A.J., F.T. Vriese, 2001. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Eindrapportage Vangen, merken en schubbezen van salmoniden, 1996 – 2000. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB Onderzoeksrapport OND00124. 66 p.
- De Laak, G.A.J., 2002a. Herstelprogramma Zalm in Rijn en Maas. Stand van zaken 2002. Deelrapport 1: Inventarisatie. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB rapport nummer: OND00134 deel 1 (3), 67 pp.
- De Laak, G.A.J., 2002b. Herstelprogramma Zalm in Rijn en Maas. Stand van zaken 2002. Deelrapport 2: Analyse. Organisatie ter Verbetering

- van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB rapport nummer: OND00134 deel 2 (3), 34 pp.
- De Nie, H.W. & G. van Ommering. 1998. Bedreigde en kwetsbare zoet-watervissen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative ecology and the Brown trout. Oxford series in Ecology and Evolution. Oxford University Press Inc., New York.
- Elliott, J.M., D. Trevor Crisp, R.H.K. Mann, I. Pettman, A.D. Pickering, T.G. Pottinger & I.J. Winfield, 1992. Sea trout literature review and bibliography; NRA National Rivers Authority. Bristol (Groot-Brittanië) : NRA, 1992 . 141 p (Fisheries Technical Report; 3)
- Elliott, J.M., 2000. Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout response to thermal and oxygen stress. *Journal of Fish biology* (2000) 56, 938-948.
- Ferguson, A; Mason, F.M., 1981. Allozyme Evidence for Reproductively Isolated Sympatric Populations of Brown Trout *Salmo trutta* L. in Lough Melvin, Ireland. *Journal of Fish Biology*, vol. 18, no. 6, pp. 629-642, 1981.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2004. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) version 10/2007.
- Giroux, F., M. Ovidio, J.-C. Philippart & E. Baras, 2000. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream. *Journal of Fish Biology* (2000) 56, 1248-1257.
- Grimnes, A., & P.J. Jakobsen, 1996. The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* (1996) 48, 1179-1194.
- Hansen, L.P., N. Jonsson, B. Jonsson, 1993. Oceanic migration in homing Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 1993 p. 927-941 p.
- Hansen, M. M, D. E. Ruzzante, E. E. Nielsen, D. Bekkevold & K.-L. D. Mensberg, 2002. Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology [Mol. Ecol.]*. Vol. 11, no. 12, pp. 2523-2535. Dec 2002.
- Harden Jones, F.R., 1968. Fish migration. Edward Arnold, London.
- Hasler, A.D., 1954. Odor perception and orientation in fishes. *J.Res. Bd. Can.* 11, 107-129.
- Hasler, A.D., 1958. Orientation and fish migration. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hasler, A.D., 1966. Underwater Guideposts: Homing of Salmon. Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- Hasler, A.D., R.M. Horall, W.J. Wisby & W.J. Breamer, 1958. Sun orientation and homing in fishes. *Limnol. Oceanog.* 3, 353-361. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hasler, A.D., & W.J. Wisby, 1951. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. *Amer. Nat.*, 85, 223-238. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hesthagen, T., 1990. Home range of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in a Norwegian stream. *Freshwater Biology* (1990). 24, 63-67.
- Hoar W.S. & D.J. Randall (eds.), 1971. Environmental behaviour. *Fish Physiology* dl. 6, 559 p. Academic Press, New York, 1971.

- Hochleithner, M., 2001. Lachsfische. Biologie und Aquakultur. Aqua Tech publications, Austria.
- Holl, M., 1999. Historisch overzicht van de zalm en andere trekvisen van de Rijn. Stand van zaken. In: Symposiumbundel 2e Internationale Rijn-symposium 'Zalm 2000'. Internationale Commissie ter Bescherming van de Rijn (IKSR/CIPR).
- IRC, 2004. Rhein & Lachs 2020". Programm für Wanderfische im Rhein-system. IKSR-CIPR-ICBR, Koblenz.
- Jensen, K.W., 1968. Sea trout of the river Istra, western Norway. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 48: 187-213.
- Jones, J.W., 1959. The Salmon. Collins, London.
- Jordan, W.C., & E. Verspoor, 1993. Incidence of natural hybrids between Atlantic salmon and brown trout, in Britain. Aquaculture and Fish. Mgmt, 1993, 24, 373-377.
- Kamphuis, M. & W. Nijdam. 1993. Literatuuronderzoek RIZA. Deelrapport 3: Waterkwaliteit gerelateerd aan vissoorten. OVB, Nieuwegein.
- Karlström, Ö., 1969. Habitat selection and population densities of Salmon (*Salmo salar* L) and Trout (*Salmo trutta* L) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Doctoraal dissertatie. Institute of Zoology, Uppsala University, 12 may 1977.
- Klein Breteler J.G.P. & G.A.J. de Laak, 2003. Lengte – Gewicht relaties Nederlandse vissoorten. Deelrapport I, versie 2. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB rapport nummer: OND00074, 13 p
- Klemetsen, A., P-A. Amundsen, J.B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M.F. O'Connell, & E. Mortensen, 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. Ecology of Freshwater Fish. Vol. 12, no. 1, pp. 1-59. Mar 2003.
- Köck, G. 1995. Die Systematik im Wandel der Zeit am Beispiel der Salmoniden. Österr. Fischerei, vol. 48 (8/9).; p. p. 188-192
- L' Abée-Lund, J.H., P. Aass, H. Sægrov, 1996. Prey orientation in piscivorous brown trout. Journal of Fish Biology (1996) 48, 871-877.
- Maitland, P.S. & C.N. Campbell, 1992. Freshwater fishes of the British Isles. The New Naturalist, Harper Collins Publishers.
- Menzies, W.J.M., 1931. The Salmon. 2nd edn. Blackwood, Edingburgh. Geciteerd in: Mills, D.H., 1971. Salmon and Trout: A resource, its ecology, conservation and Management. Oliver and Boyd, Edingburgh.
- Mills, D., 1970. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Mills, D., (ed.), 1989. Ecology and Management of Atlantic Salmon. Dep. Of Forestry and Natural Resources University of Edingburgh. Chapman and Hall, London, New York.
- Mills, D. (ed.), 1993. Salmon in the sea and new enhancement strategies. The Atlantic Salmon Federation. Fishing News Books. Blackwell Sci Publ., Oxford.
- Nielsen, J.L., 1998. Population genetics and the conservation and management of Atlanitc Salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 55, 1998. P 145-152.
- Nijssen, H., & S.J. de Groot, 1987. De vissen van Nederland. KNNV, Utrecht, 1987.

- Nolan, D.T., P. Reilly, S.E. Wendelaar Bonga, 1999. Infection with low numbers of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* induces stress-related effects in postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 56, no. 6, pp. 947-959. 1999.
- NRC, 2004. Atlantic salmon in Maine. National Research Council. National Academy of Science, Washington.
- Nymann, O.L., 1970. Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*Salmo salar* L) and trout (*Salmo trutta* L.). Trans. Am. Fish. Soc. 99 (1), 229-236.
- Olsson, I.C. & L.A. Greenberg, 2004. Partial migration in a landlocked brown trout population. Journal of Fish Biology (2004) 65, 106-121.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forrest., 1971. Geographical Variation in the Atlantic Salmon. Nature. Vol. 231 May 28, 1971 P250-252
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forrest, 1972. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic Salmon. Journal of Fish Biology., 4, 233-236.
- Pedersen, L.F. & H. Malte, 2004. Repetitive acceleration swimming performance of brown trout in fresh water and after acute seawater exposure. Journal of Fish Biology (2004) 64, 273-278.
- Quak, J. (1989). Viswater Geschiktheids Model Forel. OVB-voorlichtingsrapport. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein.
- Quinn, T. 2000. *Homing*, straying and colonization. In: W. Stewart Grant (editor). 1997. Genetic effects of straying of non-native fish hatchery fish into natural populations: proceedings of the workshop. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech Memo. NMFS-NWFSC-30.  
<http://www.nwfsc.noaa.gov/publications/techmemos/tm30/tm30.html>
- Raat, A.J.P., 2003. Stocking of sea trout, *Salmo trutta*, in Lake Veere, South-west Netherlands. Fisheries Management and Ecology. Vol. 10, no. 2, pp. 61-71. Apr. 2003.
- Raleigh, R. F., L. D. Zuckerman, and P. C. Nelson. 1986. Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Brown trout, revised. U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. 82(10.124). 65 pp. [First printed as: FWS/OBS-82/10.71, September 1984-J.
- Ryman, z. j. Genetic population structure. Division of Population Genetics Stockholm University, Stockholm, Sweden.
- Rustadbakken, A., J.H. L'Abée-Lund, J.V. Arnekleiv & M. Kraabøl. Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. Journal of Fish Biology (2004) 64, 2-25.
- Scholz, L., N.K. Truelove, B.L. French, B.A. Berejikian, T.P. Quinn, E. Casillas & T.K. Collier. 2000. Diazinon disrupts antipredator and *homing* behaviors in Chinook salmon. Canadian Journal of Fisheries And Aquatic Sciences 57: 1911-1918.
- Semmekrot, S. & J. Quak, 1991. Monitoring van Salmoniden en een inventarisatie van de visstand in enkele Achterhoekse beken, januari-maart 1991. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB Onderzoeksrapport 1991-10, 65 p.
- Semmekrot, S., 1992. Analyse van het ecologisch potentieel van beken in Nederland voor salmoniden. OVB Onderzoeksrapport 1992-01. Nieuwegein, Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij.

- Solomon, D.J., 1995. Sea trout stocks in England and Wales. National Rivers Authority (NRA), Bristol. NRA report R&D 25.
- Stabell, O.B., 1984. Homing and olfaction in Salmonids: a critical review with special reference to the atlantic salmon. *Biol. Rev.* (1984), 59 p 333-388.
- Sušnik, S., Schoffmann, J. & A. Snoj, 2004. Phylogenetic position of *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalus* Behnke, 1968, from south-central Turkey, evidenced by genetic data. *Journal of Fish Biology* (2004) 64: p 9947-960.
- Verspoor, E., 1988. Widespread hybridization between native Atlantic salmon and introduced Brown trout. *Journal of Fish Biology.* (1988) 32, 327-334.
- Vriese, F.T. & H. Wiegerinck, 1991. Trout tagging experiments in Dutch coastal waters during the summer of 1990. ICES Council Meeting Papers., ICES, Copenhagen (Denmark), 1991,
- Watson, R. 1999. Salmon, Trout & Charr of the world. A fisherman's Natural history. Swan Hill Press, England
- Watt, W.D., Scott, C.D., White, W.J., 1983. Evidence of acidification of some Nova Scotian rivers and its impact on Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* Vol. 40, no. 4, pp. 462-473. 1983.
- Wheeler, 1992. A list of the common and scientific names of fishes of the British isles. *Journal of Fish Biology.* (1992) 41 Suppl. A. p 37.
- WWF, 2001. The status of Wild Atlantic Salmon: A river by river assessment. World Wildlife Foundation, Canada.

---

---

### In deze reeks verschenen:

01. Kennisdocument grote modderkruiper, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758)
02. Kennisdocument Atlantische steur, *Acipenser sturio* (Linnaeus, 1758)
03. Kennisdocument gestippelde alver, *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1782)
04. Kennisdocument sneep, *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758)
05. Kennisdocument pos, *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)
06. Kennisdocument Atlantische zalm, *Salmo salar* (Linnaeus, 1758)
07. Kennisdocument forel, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)
08. Kennisdocument vlagzalm, *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758)
09. Kennisdocument rivierdonderpad, *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758)
10. Kennisdocument riviergrondel, *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)
11. Kennisdocument Europese aal of paling, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)
12. Kennisdocument schol, *Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758)
13. Kennisdocument snoek, *Esox lucius* (Linnaeus, 1758)
14. Kennisdocument barbeel, *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758)
15. Kennisdocument bittervoorn, *Rhodeus amarus* (Pallas, 1776)
16. Kennisdocument snoekbaars, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)
17. Kennisdocument diklipharder, *Chelon labrosus* (Risso, 1827)
18. Kennisdocument haring, *Clupea harengus harengus* (Linnaeus, 1758)
19. Kennisdocument kolbleij, *Abramis (of Blicca) bjoerkna* (Linnaeus, 1758)
20. Kennisdocument ,winde *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)
21. Kennisdocument zeebaars, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)
22. Kennisdocument karper, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)

Zie de website voor een digitale PDF versie en nieuwe kennisdocumenten ([http://www.sportvisserijnederland.nl/vis\\_en\\_water/](http://www.sportvisserijnederland.nl/vis_en_water/))



**Sportvisserij Nederland**  
Postbus 162  
3720 Ad Bilthoven

