

Van ei tot kinderkamerbewoner

Een literatuuronderzoek naar de potentiële invloed van kustingrepen op het transportproces van vislarven en andere factoren en processen die van belang zijn voor de jaarklassterkte van vissen

December 1999

Van ei tot kinderkamerbewoner

Een literatuuronderzoek naar de potentiële invloed van kustingrepen op het transportproces van vislarven en andere factoren en processen die van belang zijn voor de jaarklassterkte van vissen

December 1999

Opgesteld door Rijkswaterstaat/Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
M.J.C. Rozemeijer

Inhoudsopgave

.....

1 Inleiding	6
1.1 Algemeen	6
1.2 Vraagstelling.....	6
1.3 Doel.....	7
1.4 Werkwijze en leeswijzer	7
2 Habitats, levenscyclus, populaties	8
2.1 Samenvatting	8
2.2 Habitats en levenscyclus	8
2.2.1 Paaiplaats	9
2.2.2 Kinderkamer.....	9
2.2.3 Foerageer- en overwinteringsplaats	10
2.2.4 Oriëntatie naar de habitats	10
2.3 Ontwikkeling en mobiliteit van de larve	10
2.4 Recruitment en populaties	11
2.4.1 Populaties: interacties en bedreigingen.....	12
3 Transport processen	15
3.1 Samenvatting	15
3.2 Processen.....	15
3.2.1 Horizontale dispersie (x en y)	16
3.2.2 Verticale dispersie	16
3.3 Conclusie.....	18
4 Processen per stadium	21
4.1 Samenvatting	21
4.2 Eistadium.....	21
4.2.1 Algemeen.....	21
4.2.2 Abiotisch.....	21
4.2.3 Biotisch	22
4.3 Pelagisch-larvale fase.....	23
4.3.1 Abiotisch.....	23
4.3.2 Biotisch	25
4.4 Metamorfoserende en zich vestigende larve	26
4.4.1 Abiotisch.....	26
5 Larventransport, kennisleemten en onderzoeksbehoeften, conclusies	29
5.1 Samenvatting	29
5.2 Kustingrepen	29
5.3 Effecten op de abiotische condities	29
5.4 Effecten op de biologische processen	30
5.5 Kennisleemten en onderzoeksbehoeften	30
5.5.1 Waar ligt wat?.....	30
5.5.2 Hoe kwetsbaar is een soort?	30
5.5.3 Gereedschap.....	31
5.5.4 Nieuwe gebieden	32
5.6 Conclusie.....	32

6 Begrippenlijst	34
7 Literatuurlijst	36
8 Tabellen	40
9 Figuren	42

Samenvatting

In het kader van V&W-visie5 is een overzicht gemaakt over het larventransport van platvissen (met name schol, *Pleuronectes platessa*). De hoofdvragen waren hoe kustingrepen dit proces kunnen veranderen, en welke kennisleemtes bestaan om tot een goede effect schatting te komen. Platvis is als model gekozen omdat deze vissen specifiekere behoeftes hebben dan pelagische vis. Schol is gekozen om dat voor deze soort de meeste literatuur beschikbaar is.

In hoofdstuk twee wordt de levenscyclus behandeld van een platvis. Bij iedere fase van de levenscyclus hoort een habitat. Bij iedere overgang hoort ook een transport fase. Fysiologische ontwikkeling van de larve blijkt een duidelijk verband te hebben met de mobiliteit van de larve. Naarmate de larve meer ontwikkeld raakt heeft de larve meer transport-keuze. Het succes van larventransport kan bepalen of een populatie groeit of afneemt. De mate van uitwisseling tussen populaties bepaalt of een (onder)soort kwetsbaar is voor kustingrepen.

In hoofdstuk drie worden de transportprocessen van eieren en larven onder de loep genomen. In principe zijn een tweetal actoren te definiëren: 1) water en 2) de vislarven. De eerste uit zich in zeer grote krachten van waterstroming, getijbeweging, turbulentie en menging van zoet en zout water. Al deze processen vallen onder de term advection. Vislarven kunnen in een bepaalde richting zwemmen of juist niet zwemmen, gestuurd door licht (dag/nachtritiek in verticale migratie) of honger, door zich tegen de bodem te drukken om de stroming (advection) te ontlopen. Dit tegen de bodem drukken is een wezenlijk onderdeel van selectief getijstroom transport. Al deze termen vallen onder de noemer "turbulente diffusie". Over het algemeen kan met advection het merendeel van het transport van larven verklaard worden. Voor sommige vissoorten kan met een simpele turbulente diffusie component in het transport model het transport iets beter verklaard worden.

In hoofdstuk vier wordt op gedetailleerder niveau, een overzicht gegeven van de processen die mogelijk een rol spelen bij verschillende levensstadia van de platvis. De volgende drie levensstadia worden behandeld: i) ei; ii) pelagische larve; iii) metamorfose en vestiging in de kinderkamer. Per levensstadium worden achtereenvolgend de abiotische en biotische processen beschreven. De schol dient hierbij veelvuldig als voorbeeld. Ook in dit gedeelte ligt het accent op een kwetsbaarheidsanalyse bij ingrepen in zee. In dit hoofdstuk bleken vooral temperatuur en zeestroming de hoofdfactoren te zijn die belangrijk zijn in deze drie stadia.

In hoofdstuk vijf wordt een analyse gemaakt welke kennis nodig is om een goede inschatting te maken van de potentiële effecten van kustingrepen op het larventransport. Welke kennis leemtes bestaan en dienen opgevuld te worden. Het lijkt dat vooral die soorten met een voortplantingsstrategie waarin toeval is geminimaliseerd, kwetsbaar zijn voor veranderingen. Schol en schar bv lijken minder bedreigd door allerlei typen van ingrepen. In de conclusie wordt geëvalueerd of nader onderzoek naar vislarven transport in het kader van effectbepalingen voor ingrepen in zee nodig is. De transportprocessen hebben een

dermate grote schaal dat de kleinschalige ingrepen geen wezenlijke invloed kunnen uitoefenen. In het gehele transportproces lijkt temperatuur de cruciale factor. Temperatuur bepaalt i) de directe mortaliteit van eieren en larven; ii) fysiologische ontwikkelingssnelheid en daarmee de turbulente diffusie; iii) zeestromingen; iv) de predatiedruk (indirecte mortaliteit). Aspect i) is mijn inziens het meest cruciaal.

1 Inleiding

1.1 Algemeen

Nederland heeft in de loop van de historie een grote naam opgebouwd in het verwezenlijken van grote land-aanwinningsprojecten. Het rivierdelta karakter van het land leent zich daar ook bij uitstek voor. Vroeger werd bij het besluiten tot een landaanwinst alleen gedacht aan de economische winsten die men verwachtte te behalen. Tegenwoordig probeert men een meer geïntegreerde benadering toe te passen waarbij zaken als exploitatie en kustveiligheid in elkaars samenhang worden afgewogen. Ook natuurbehoud speelt een steeds grotere rol. Het functioneren van de Noordzee is een belangrijk uitgangspunt bij de planvorming. Bij grote projecten als de aanleg van een tweede Maasvlakte of een vliegveld in zee wordt gezocht naar oplossingen die of wel leiden tot een betere integratie in het systeem ofwel tot een mitigatie van de effecten.

De Noordzee is een ondiepe zee met een gematigde temperatuur. In termen van biomassa productie is de Noordzee één van de meest productieve zeeën ter wereld. In feite is de Noordzee een mengbekken van verschillende watermassa's. Vanuit het zuiden komt relatief warm Kanaalwater binnen; vanuit het noorden relatief koud Atlantisch water. De verschillende rivieren brengen zoet water met slib en voedingsstoffen in. Menging en transport van water, zand, nutriënten, organisch en anorganisch slib en organismen zijn belangrijke processen in het ecosysteem van de Noordzee.

Een specifieke vorm van transport is dat van vislarven. Over het algemeen gebruiken vissen verschillende gebieden (habitats¹) in hun leven: i) winterverblijfsgebieden; ii) paaiplaatsen; iii) kinderkamers; iv) foerageergebieden (fig. 1a-d, Gibson, 1997). Tijdens hun verplaatsingen hebben vissen te maken met krachtige zeestromen die het transport kunnen vergemakkelijken of bemoeilijken. Over het algemeen zijn de krachten van zeestromingen veel groter dan die welke vissen zwemmend kunnen ontwikkelen. Derhalve hebben de levenswijze van de vissen zich ook aangepast aan de heersende omstandigheden. De verschillende habitats zijn zo geëvolueerd dat ze in de gemiddelde baan van de heersende stromingspatronen liggen.

Volwassen vissen zijn echter niet helemaal willoos ten opzichte van dat krachtenspel. Zij kunnen ofwel haaks op de stroming zwemmen of actief kiezen om zich te laten meenemen met bepaalde getijstromingen (De Veen, 1978, Gibson, 1997). Op die manier kunnen ze hun paa- of verblijfsgebieden bereiken. De distributie van eieren en larven lijkt echter veel meer de resultante van waterbewegingen. Op deze manier bereiken de vislarven uiteindelijk hun kinderkamers. In deze voedselrijke omgeving kunnen zij dan verder opgroeien.

1.2 Vraagstelling

De vraag is hoe belangrijk de transportprocessen zijn voor de overleving en jaarklassterkte van vissen? Welke processen spelen precies een rol de distributie van viseieren en -larven? Zijn dit alleen hydrodynamische krachten van zeestromingen of spelen ook een aantal biologische factoren mee. Hoe zouden grote infrastructurele werken in zee van invloed kunnen zijn op deze processen? Hoe kwantitatief zou dat zijn? Om deze vragen te kunnen

¹ Typisch biologische termen aan gegeven met * worden verklaard in de begrippenlijst.

beantwoorden is meer inzicht nodig in bestaande kennis van het fenomeen "larventransport". Op deze wijze kunnen de relevante processen worden geïdentificeerd.

1.3 Doel

Deze studie is uitgevoerd in het kader van V&W-visie⁵. Het doel van dit stuk is om enerzijds een overzicht van bestaande kennis over larventransport van paaiplaats naar kinderkamer te geven. Anderzijds zullen kennishiaten gedefinieerd en onderzoeksvragen geformuleerd worden over de mogelijke invloed van de grote infrastructurele werken in zee op de relevante processen voor larventransport.

1.4 Werkwijze en leeswijzer

In deze literatuurstudie wordt, om pragmatische redenen, vooral ingegaan op de processen rondom platvissen en met name schol. Van deze groep vissen, en met name van schol (*Pleuronectes platessa* L.), is nl. veel recente literatuur aanwezig. De studie is als volgt opgebouwd:

- In hoofdstuk 2 wordt een algemeen overzicht gegeven van de verschillende typen gebieden die platvissen gebruiken in verschillende levensstadia (de zgn. habitats). Daarin verweven wordt een globaal overzicht gegeven van hun levenscyclus. Daarna zal gedetailleerder worden gekeken naar de verschillende habitats, recruitment[†] en populatie aspecten. Hierin wordt een analyse gemaakt of vissen kwetsbaar zijn voor een ingreep in zee juist omdat ze migratiepatronen en transportprocessen hebben tussen de verschillende gebieden. Anderzijds kunnen vissoorten kwetsbaar zijn door hun overlevingsstrategie. Ook deze potentiële kwetsbaarheid wordt in dit hoofdstuk geïllustreerd.
- In hoofdstuk 3 wordt het transportproces van larven behandeld.
- In hoofdstuk 4 wordt op gedetailleerder niveau, een overzicht worden gegeven van de processen die mogelijk een rol spelen bij verschillende levensstadia van de platvis. De volgende drie levensstadia zullen worden behandeld: i) ei; ii) pelagische larve; iii) metamorfose en vestiging in de kinderkamer. Per levensstadium zullen achtereenvolgend de abiotische en biotische processen worden beschreven. De schol zal hierbij veelvuldig dienen als voorbeeld. Ook in dit gedeelte zal het accent liggen op een kwetsbaarheid-analyse bij ingrepen in zee.
- In hoofdstuk 5 wordt de conclusie getrokken welke processen het belangrijkst zijn en worden voorstellen gedaan voor nader onderzoek.

⁵ Een WONS*inrichting project waarin gezocht wordt naar criteria om ecologische effecten van kustplannen te beschrijven.

2 Habitats, levenscyclus, populaties

2.1 Samenvatting

In hoofdstuk twee wordt de levenscyclus behandeld van een platvis. Bij iedere fase van de levenscyclus hoort een habitat. Bij iedere overgang hoort ook een transport fase. Fysiologische ontwikkeling van de larve blijkt een duidelijk verband te hebben met de mobiliteit van de larve. Naarmate de larve zich meer ontwikkelt, heeft de larve meer transport-keuze. Het succes van larventransport kan bepalen of een populatie groeit of afneemt. De mate van uitwisseling tussen populaties bepaalt of een (onder)soort kwetsbaar is voor kustingrepen.

2.2 Habitats en levenscyclus

In de levenscyclus van een vis zijn verschillende stadia aan te wijzen. Bij platvissen bestaat die cyclus achtereenvolgend uit: het eistadium, de pelagische larve, metamorfose en vestiging in de kinderkamer, juveniel, volwassen vis en paairijpe volwassen vis. Vaak gaat de overgang van stadium naar stadium gepaard met een wisseling van habitat (figs 1a-d). De vis migreert dan naar het juiste, bij dit nieuwe stadium behorende gebied. Ook een seizoensverandering kan een migratie beweging initiëren. Afhankelijk van de soort, zijn habitats en levensstadia meer of minder gescheiden van elkaar (Gibson, 1997).

In het algemeen migreren paairijpe vissen van hun overwinterings-gebieden naar de paaiplaatsen (fig. 1a). Dit gebeurt al dan niet met (endritmisch) selectief getijstroom transport (SGT) (De Veen, 1978, Gibson, 1997, Burke et al., 1998). Vaak zijn de paaiplaatsen bovenstrooms ten opzichte van de kinderkamers (Gibson, 1997). De bevruchte eieren drijven met de stroming mee richting de kinderkamer. Tijdens deze drift ontwikkelen de eieren zich tot de pelagische larve (zie "ontwikkeling" en hoofdstuk 4). Na een bepaalde ontwikkelingsduur vindt de metamorfose plaats. De larven bevinden zich dan over het algemeen dicht bij potentiële kinderkamergebieden. Na het bereiken van een bepaald ontwikkelingsstadium kunnen de larven zich vestigen in de kinderkamer. Afhankelijk van de situatie is vestiging in de kinderkamer een passief proces of een proces waarbij actief SGT gebruikt wordt (Rijnsdorp et al., 1985, Boehlert & Mundy, 1988, Burke et al., 1998). De keuze "passief transport" : SGT kan zelfs binnen een soort variëren (zie hoofdstuk 3).

Na een verblijfsperiode (vaak de zomerperiode) migreert de juveniele vis naar de overwinteringsplaats. Bij sommige soorten keert de juve-niele vis in het tweede seizoen nog een keer terug naar de kinder-kamer. In de overwinteringsplaats wordt de bijna volwassen vis opgenomen in de volwassen populatie. Bij sommige soorten gaan de niet rijpe, bijna volwassen dieren mee naar de paaiplaatsen om de route en het paaiproces te leren (Gibson, 1997). De volwassen dieren trekken na de paai naar hun foerageergebieden (fig. 1a,b) (Gibson, 1997).

Concluderend, transport van habitat naar habitat is een belangrijk proces. Vooral voor de jongste ontwikkelingsstadia zijn eigen transportmogelijkheden veel kleiner dan de grote krachten van zeestromingen. Deze stadia zijn dan ook het meest kwetsbaar voor ingrepen in zee die een verandering teweeg brengen in het reguliere stromingspatroon.

2.2.1 Paaiplaats

Op een paaiplaats komen vele paairijpe adulten samen. Het voordeel van gelocaliseerde paaiplaatsen is dat dieren met dezelfde paaibereidheid elkaar op een klein oppervlak treffen zodat de kans op bevruchting vergroot wordt. In het algemeen hebben vissoorten meerdere, specifieke paaiplaatsen (fig. 2). Bij sommige soorten zijn paaiplaats en kinderkamer sterk verbonden. Één paaiplaats heeft maar één kinderkamer. In zo'n geval vertegenwoordigt iedere paaiplaats een afgeschermd subpopulatie met zijn eigen afregeling, timing en fysiologie (Bailey, 1997, zie ook "populatie dynamiek"). Voor andere soorten zijn meerdere paaiplaatsen potentieel toeleverend aan een kinderkamer. Afhankelijk van het jaar is dan de éne paaiplaats belangrijk, dan de andere (Van der Land, 1991, Hovenkamp, 1991, Bailey, 1997).

Schol, bv, heeft geografisch strikt gescheiden paaiplaatsen (fig. 2a,b, 3). Daarnaast zijn die paaiplaatsen ook nog zeer klein. De diepte van de paaiplaats is ondieper dan -50 meter met een hoge saliniteit (34,75‰) (Harding et al., 1978, Talbot, 1978, Van der Land, 1991). De belangrijkste paaiplaatsen van schol zijn de Zuidelijke Noordzee en de Duitse Bocht. Het Kanaal en Flamborough zijn minder belangrijke plaatsen (Harding et al., 1978, Van der Land, 1991). Andere gebieden waar ver ontwikkelde eieren zijn gevonden zijn het overgangsg gebied ("transition area") tussen de Duitse Bocht en de Zuidelijke Bocht en ten noorden van de Duitse bocht: Fisher Bank (Hovenkamp, 1991).

In de literatuur wordt gediscussieerd of bij schol ieder paaiplaats zijn eigen kinderkamer heeft. Talbot (1977, 1978) beweerde dat larven van de paaiplaatsen in het Kanaal hun kinderkamers in de Nederlandse Delta gebieden en de Nederlandse kustzone hebben. De paaiplaats in de Zuidelijk Noordzee zou de hoofdleverancier voor de Westelijke Waddenzee zijn (Talbot, 1977, 1978). Volgens anderen (Hovenkamp, 1991, Bailey, 1997) is deze relatie niet zo duidelijk en is het afhankelijk van het seizoen en de dan geldende zeestromingspatronen welke paaiplaats levert aan welke kinderkamer. Zo is het bv. ook niet zo dat een kinderkamer maar aan één paaiplaats adulten terug levert (Bailey, 1997).

Andere vissoorten (zoals de schar, *Limanda limanda*) zijn niet zo specifiek in hun paaiplaats keuze en paaien meer verspreid over de Noordzee (fig. 2).

Zandwinning

Voor de aanleg van een kunstmatig eiland zijn grote hoeveelheden zand nodig (Smit et al., 1998). Deze zullen gedurende meerdere jaren gewonnen worden. Langdurige zandwinning in een paaiplaats, in een periode dat de relevante eieren en vislarven bevrucht worden, zou van negatieve invloed kunnen zijn op het paaiproces en overlevings- en vestigingskans. Vooral soorten met een zeer gelocaliseerde paai-plaats keuze lijken extra gevoelig voor een activiteit als zandwinning.

Hierbij dient opgemerkt te worden dat de paai niet gedurende het hele jaar plaats vindt. Sommige soorten zijn winter-paaiers (schol), andere soorten paaien in de lente (bv. tong, *Solea solea*)

(fig. 2, Harding et al., 1978). Daarnaast is niet de hele paaiperiode belangrijk voor de productie van relevante vislarven. Bijvoorbeeld de schollarven die zich uiteindelijk echt vestigen in een kinderkamer zijn uit een veel kleinere periode dan de gehele paaiperiode (Hovenkamp, 1991, Karakiri et al., 1991). Het zou mogelijk moeten zijn om door gerichte periodieke onderbreking van zandwinning verminderde larven productie te voorkomen. Daarvoor is gedetailleerde kennis van alle paaiplaatsen en -periodes nodig.

2.2.2 Kinderkamer

Op een gegeven moment komen de larven aan in een gebied dat mogelijkheden biedt om zich te vestigen en op te groeien. In principe zijn dit gebieden met gunstige condities als

ondiepe gedeeltes, veel voedsel, weinig voedselconcurrenten en weinig predatoren (Marchand, 1991, Gibson, 1997, Gibson et al., 1998). Vaak stellen juvenielen strikte eisen aan hun kinderkamers (Bailey, 1997). Voor schollarven lijkt de keuze van een bepaald gebied bepaald te worden door de aan- en afwezigheid van voedsel, de afwezigheid van predatoren en voedselconcurrenten en een relatief constante temperatuur (Creutzberg et al., 1978, Gibson et al., 1998, Wennhage & Gibson, 1998). Voor tonglarven spelen sedimentkarakteristieken een rol (Gibson, 1997, Neuman & Able, 1998). Tonglarven kiezen vaak voor slibrijke condities. Dit zou natuurlijk ook een keuze voor de typisch grotere voedselrijkdom van slibrijke gebieden kunnen zijn. Windowpane larven (*Scophthalmus aquosus*) kiezen weer eerder voor zanderige sedimenten (Neuman & Able, 1998). Voor bot (*Platichthys flesus*) lijkt verandering in saliniteit een belangrijke prikkel (Jager, 1999).

De schol gebruikt de estuaria (Oosterschelde, Westerschelde, Van Stralen, 1985), de Nederlandse kustzone en de Waddenzee als kinderkamer (Van der Veer & Witte, 1999). Bot heeft zijn kinderkamers in de lage saliene gedeeltes van het estuarium (bv Eems-Dollard, Jager 1999). Een aantal plannen voor de Nederlandse kust bieden mogelijk heden tot herstel van/nieuwe kinderkamers. Voorbeelden zijn de opening van het Haringvliet en de eventuele aanleg van eilanden in zee. Men zou zich kunnen voorstellen dat door speciaal gericht ontwerpen (in ruimte of diversiteit van het potentiële kinderkamergebied) de mogelijkheden worden vergroot voor de accommodatie van meerdere soorten. Gerichte kennis over de minimum voorwaarden voor een eiland is noodzakelijk.

2.2.3 Foerageer- en overwinteringsplaats

De foerageer- en overwinteringsplaatsen liggen in het diepere water van de open zee. Bij het transport van en naar deze plaatsen kiezen de juveniele en adulte schol, tong, bot en schar voor zwemmen in de water kolom (de pelagische fase). Hierbij gebruiken schol, tong en bot SGT (De Veen, 1978).

2.2.4 Oriëntatie naar de habitats

De verschillende habitats liggen vaak ver uit elkaar. De vissen maken gebruik van een aantal mechanismen om die verschillende gebieden te vinden en te herkennen. In het algemeen bestaan drie verschillende mechanismen:

- Inprinting* (bv. zalm, Bailey, 1997, Gibson, 1997)
- Leren van oudere vissen (bv schol, Gibson, 1997)
- Genetisch vastgelegde informatie (bv schol, Bailey, 1997, Gibson, 1997)

Naast de interne, basale mechanismen (die dienen ter grove oriëntering), heeft de vis prikkels en signalen uit de omgeving nodig die aangeven dat een bepaalde habitat bereikt is. Vaak zijn dat exogene prikkels: licht, temperatuur, saliniteit, voedselbeschikbaarheid, stroming en turbulentie of waterdruk. Waarschijnlijk gebruikt een vis die gradiënt van een willekeurige variabele die het steilst is. Al dient dit genuanceerd te worden opgevat: schol bv gebruikt saliniteit niet als prikkel terwijl het in de kustzone toch een steile saliniteitsgradiënt tegenkomt (Creutzberg et al., 1978, Gibson, 1997). Daarnaast kunnen ook endogene prikkels als endogeen ritme* of fysiologische status een rol spelen (Gibson, 1997). Een potentiële kinderkamer zal een vorm van de genoemde prikkels moeten geven om door de vislarven herkend te worden.

2.3 Ontwikkeling en mobiliteit van de larve

Een ei ontwikkelt zich in de loop van de tijd tot de uiteindelijke vis (fig. 1a,b). De snelheid van ontwikkeling is temperatuur afhankelijk (tabel 2, 3, hoofdstuk 4). In de ontwikkeling van ei tot juveniel zijn verschillende stadia aanwijsbaar (fig. 4, Ryland, 1966). Per stadium verschilt de mobiliteit van de vis in de waterkolom en de mate waarin de vis een mogelijkheid heeft zich te manifesteren ten opzichte van de water-beweging (zie ook hoofdstuk 3). In tabel 1 en fig. 4 staat de ontwikkeling gedetailleerd aangegeven.

Ryland onderscheidde vijf larvale stadia: in het eerste stadium (1) onttrekt de larve zijn voedsel nog uit het ei. De lichaamsvorm is als een slang. De geringe lichaamslengte en lage zwemsnelheid zorgen voor een laag Reynolds getal¹ (Blaxter, 1986, Muller, 1997). Een laag Reynolds getal wil zeggen dat het water zich meer als een visceus, meegevend medium gedraagt dan als een harde massa waartegen de staart zich kan afzetten (Muller, 1997). De beste zwemwijze voor deze lichaamsvorm met een dergelijk laag Reynolds getal, is die van een paling. Vanaf de kop naar de staart ontstaat een golf die in amplitude toeneemt naar achteren toe. De maximale golflengte is echter nooit langer dan de lengte van het lichaam. Deze zwemwijze kent geen glijmoment met als gevolg dat de vislarve continu moet blijven bewegen (Blaxter, 1986, Muller, 1997). De bereikte snelheden zijn klein. Hierdoor kent de larve beperkingen in het foerageren en in het zich verplaatsen tov. de waterbeweging. In deze fase kan de vislarve zich waarschijnlijk alleen op zijn plaats houden in de waterkolom (Blaxter, 1986, Muller, 1997).

In het tweede en derde stadium beginnen de vinnen zich te ont-wikkelen (fig 4). De larve bevindt zich nog steeds in de waterkolom op weg naar de kinderkamer. Met de lengte groei, aanleg van een echte staart met vinstralen, en toename van de zwemsnelheid neemt het Reynolds getal toe (Blaxter, 1986). De larve zwemt nu niet meer als een slang (met het hele lichaam) maar meer als een baarsachtige, met het staart gedeelte. Het lichaam genereert een golf beweging met een lengte die groter is dan het lichaam. De amplitude neemt pas vlak bij de staart duidelijk toe (Muller, 1997). De larve kan met minder slagen per minuut toe en heeft toch een grotere snelheid. Na een aantal slagen, is er een glijmoment. Uiteindelijk wordt zo meer gebied bestreken en neemt het foerageersucces toe (Blaxter, 1986). In dit stadium heeft de larve al meer mogelijkheden ten opzichte van het krachtenspel van zeestromingen (hoofdstuk 3).

Als men platvislarven met larven van pelagische vis vergelijkt valt op dat de eerste zich veel sneller ontwikkelen (Fuiman, 1997). Platvissen zijn sneller in de ontwikkeling van het mechanosensorisch systeem¹. (Fuiman, 1997, Osse & Van den Boogaart, 1997). Het blijkt noodzakelijk om als pelagische platvislarve een volledig ontwikkeld, symmetrisch lichaam te ontwikkelen. Alleen met een dergelijk goed functionerend lichaam kan voldoende prooi verzameld worden om een voedselreserve op te bouwen. Ook de ontwikkeling van ogen is daarbij waarschijnlijk belangrijk. De prooi wordt nl. met beide ogen gefixeerd vlak voor het toeslaan. Goed ontwikkelde ogen bepalen daarmee het foerageersucces (Osse & Van den Boogaart, 1997). Waarschijnlijk is de snelle en grote ontwikkeling van zowel vaardigheden als lichamelijke en sensorische capaciteiten een algemeen gegeven voor platvissen (Fuiman, 1997). De metamorfose kan nl. pas starten als voldoende voedselreserves zijn opgebouwd (Osse & Van den Boogaart, 1997).

In stadium 4 begint de metamorfose (figs. 1a,b, 4). De platvisvorm begint zich te ontwikkelen waarbij de ogen naar één kant migreren. In deze fase is voor schollarven, honger een zeer belangrijke prikkel om te blijven zwemmen (Creutzberg et al., 1978). Gedurende de hele ontwikkeling, van ei tot stadium 5 larve (fig. 4), blijft de soortelijke massa (S_m) gelijk (Hovenkamp, 1991). Misschien leidt dit gedurende de vestigingsperiode in de kustwateren met hun lagere saliniteit, tot een uitzinkkracht voor de stadium 4 en 5 larven.

2.4 Recruitment en populaties

Al jaren is een discussie gaande wat nu de jaarklassterkte¹ bepaalt van een vissoort. Een complex van factoren als temperatuur, omvang van de paaipopulatie, vruchtbaarheid, locatie van de paaiplaatsen, zeestromingen, grootte van de kinderkamers, sterfte, voedselbeschikbaarheid en predatie kunnen een rol spelen in de uiteindelijke jaarklassterkte (Harding et al., 1978, Van der Land, 1991, Hovenkamp, 1991, Bailey, 1997, Van der Veer et al., 1998a). Een algemene theorie is dat de populaties aan de noordelijke grenzen van

hun verspreidings-gebied gereguleerd worden door dichtheids-onafhankelijke processen (bv. temperatuursafhankelijke groei en sterfte); in het centrum van hun verspreidingsgebied door dichtheids-afhankelijke processen (bv. voedselbeschikbaarheid en predatie). Aan de zuidelijke grenzen zouden dan ook weer dichtheidsonafhankelijke processen sturend werken (echter niet zo nadrukkelijk als in het noorden) (Miller et al., 1991). In de praktijk blijkt de theorie niet te kloppen. Het zijn, in het algemeen, dichtheidsonafhankelijke factoren die op lokale schaal werken op de overleving van ei- en larvestadia (Leggett & Frank, 1997, Philippart et al., 1998, Van der Veer & Witte, 1999). Belangrijkste factoren in het bepalen van de jaarklassterkte zijn waarschijnlijk variatie in de watertemperatuur en transport-verschillen door variatie in zeestromen (Bergman et al., 1989, Hovenkamp, 1991, Bailey, 1997, Werner et al., 1997, Nielsen et al., 1998, Van der Veer et al., 1998a,b).

Temperatuur bepaalt eiproductie, sterfte en ontwikkelingsduur van ei- en larvestadia (fig. 5, tabel 2, 3, Harding et al., 1978, Hovenkamp, 1991, Van der Veer et al., 1998a,b, Van der Veer & Witte, 1999, zie ook hoofdstuk 4 voor gedetailleerdere informatie). Begin hoeveelheid eieren en temperatuur bepalende uiteindelijke hoeveelheid larven. Zeestromingen bepalen de mate van verdunning/verspreiding van de eieren en larven (=de concentratie aan larven in het zeewater ($[L]_{zw}$)). Zeestromingen zijn afhankelijk van het weer (wind en temperatuursontwikkeling van zowel lucht als zee, Van der Veer et al., 1998a, Van der Veer & Witte, 1999). Belangrijk aspecten voor een betere voorspelling van de jaarklassterkte lijken de integratie van de temperatuur op de fysiologische ontwikkelingen en temperatuurs- en weersinvloed op zeestromingen. In hoofdstuk 3 zullen de verschillende aspecten van transport beschreven worden.

Toch bestaan er uitzonderingen. Bij schol lijken vooral de dichtheidsafhankelijke processen belangrijk. De jaarklassterkte van schol is, in principe, voor ieder jaar gelijk. De overleving van juveniele schol lijkt bepaald te worden door dichtheids-afhankelijke predatie in de kinderkamers (Van der Veer et al., 1990, Van der Veer & Witte, 1999). Dit zou kunnen betekenen dat schollarven daarmee een belangrijke rol vervullen in het voedselweb van een kinderkamer als bv. de Waddenzee. Ze zijn zowel prooi als predator. Schollarven (< 30 mm totale lengte) zijn prooi voor crustacea als de garnaal (*Crangon crangon*) en de strandkrab (*Carcinus maenas*). Grotere schollarven worden prooi voor grote vissen als kabeljauw (*Gadus morhua*) en paling (*Anguilla anguilla*) (Van der Veer et al., 1990, Gibson et al., 1998). Het voedsel van schollarven in de kinderkamers bestaat uit levende dieren als kleine crustacea (*Corophyium*), larven van zeepokken, delen van schelpdieren (siphons etc.) en meiofauna* (copepoda*, ostracoda*, nematoda*).

Verlegging van stromingspatronen door eilanden in zee zou kunnen resulteren in een structureel gewijzigde input van vislarven in de Waddenzee. Dit zou effecten kunnen hebben op het totale voedselweb van de Waddenzee. Bv. benthos wat nu gegeten wordt door vislarven zou nu meer of minder beschikbaar worden voor andere predatoren. Voor schol lijkt dit echter minder belangrijk. Het overgrote deel van de schollarven lijkt pas in de Waddenzee te komen nadat ze al eerder neergestreken zijn in de kustzone. Pas als daar de voedselcondities verminderen (bv. door uitputting van de voorraden of als effect van een kustingreep), migreren de larven naar de Waddenzee (Van der Veer & Witte, 1999). Deze larven zijn reeds verder dan stadium 5.

2.4.1 Populaties: interacties en bedreigingen

De totale populatie van een vissoort bestaat vaak uit een aantal ruimtelijk gescheiden populaties. Vaak hebben die populaties hun eigen locaties voor een zelfde habitat. In mate van interactie tussen de populaties, bestaan grote verschillen van soort tot soort (Bailey, 1997). Aan de ene kant zijn er soorten met onderling zeer gescheiden populaties die genetisch afgezonderd zijn van elkaar. Aan de andere kant bestaan er soorten die niet echt afzonderlijk te onderscheiden populaties hebben. Deze soorten kennen dan ook grote genetische uitwisseling tussen verschillende locaties.

Tussen deze twee uitersten zijn verschillende overgangsvormen aan te wijzen (Bailey, 1997). De haring en de hondstong (*Glyptocephalus cynoglossus*, noordwest Atlantische Oceaan) zijn voorbeelden van soorten die zeer gescheiden populaties hebben. Tussen de populaties van één soort is nauwelijks uitwisseling. De verschillende populaties zijn dan ook fysiologisch en genetisch verschillend. Een soort met een dergelijke levensstrategie is zeer kwetsbaar voor verkleining van een habitat, verlegging van zeestromingen en daarmee bereikbaarheid van de verschillende habitats (paaiplaats, kinderkamer, foerageergebied, overwin-teringsgebied). Deze soorten lijken daarom kwetsbaar voor grootschalige ingrepen. Éénmaal vernietigde populaties, met hun eigen unieke eigenschappen, komen niet meer terug (bv de Zuiderzee-haring).

Een tweede strategie vindt men bij bot (Bailey, 1997) en de tong (Exadactylos et al., 1998). Deze soorten hebben alleen genetische uitwisseling tussen nabij gelegen populaties. Dit lijkt voldoende om niet verschillende populaties te laten ontstaan. Echter men kan duidelijk verschillen aanwijzen tussen populaties die ver van elkaar aflaggen. Deze soorten zijn kwetsbaar voor zeer grootschalige ingrepen in zee waarbij delen van het verspreidingsgebied verdwijnen. Langdurige zandwinning in de gelokaliseerde paaigebieden van de tong (fig. 2c,d) kunnen leiden tot het verlies van deze specifieke populaties (bv de 'Belgische kustpopulatie').

De schol lijkt weer minder kwetsbaar. Men kan afgescheiden populaties aanwijzen. Echter de uitwisseling van genen tussen populaties is zo groot dat men nauwelijks verschillen (serologisch en biochemisch) kan aantonen tussen de verschillende populaties (Bailey, 1997). Een interessant fenomeen is dat één en dezelfde kinderkamer meerdere paaiplaatsen "bedient" (Bailey, 1997). Kwamen de ouderdieren ook al uit die verschillende paaiplaatsen vandaan of arriveren de juvenielen in een gebied waar ze niet bevrucht zijn? De Atlantische Heilbot en de Pacifische Heilbot (*Hippoglossus hippoglossus*, *H. stenolepsis*) vertegenwoordigen de strategie met een maximum aan uitwisseling. Deze soorten zouden alleen bedreigd worden als de moederpopulatie wordt bedreigd door een ingreep in zee (Bailey, 1997).

3 Transport processen

3.1 Samenvatting

In hoofdstuk drie worden de transportprocessen van eieren en larven onder de loep genomen. In principe zijn een tweetal actoren te definiëren: 1) water en 2) de vislarven. De eerste uit zich in zeer grote krachten van waterstroming, getijbeweging, turbulentie en menging van zoet en zout water. Al deze processen vallen onder de term advectie. Vislarven kunnen in een bepaalde richting zwemmen of juist niet zwemmen, gestuurd door licht (dag/nachtritmiëk in verticale migratie) of honger, door zich tegen de bodem te drukken om de stroming (advectie) te ontlopen. Dit tegen de bodem drukken is een wezenlijk onderdeel van selectief getijstroom transport. Al deze termen vallen onder de noemer "turbulente diffusie". Over het algemeen kan met advectie het merendeel van het transport van larven verklaard worden. Voor sommige vissoorten kan met een simpele turbulente diffusie component in het transport model het transport iets beter verklaard worden.

3.2 Processen

De variabiliteit van zeestromen speelt een grote rol in de verklaring van de variabiliteit in vestiging van vislarven in een kinderkamer (Bergman et al., 1989, Werner et al., 1997, Van der Veer et al., 1998a). Het transportproces begint direct na de bevruchting: de ei-fase. De eieren worden dankzij de zeestromingen verspreid door de hele Noordzee. Tijdens dit transport ontwikkelen de eieren zich tot vislarven. Uiteindelijk komen de larven in verschillende fasen van ontwikkeling in de kustzone (Creutzberg et al., 1978, Van Stralen, 1985, Hovenkamp, 1991). Omdat zeestromingen van jaar tot jaar variabel zijn door de veranderlijke weersomstandigheden zal de concentratie aan larven in het zeewater in de kustzone ($[L]_{zw}$) van jaar tot jaar verschillen (Van der Veer et al., 1998a). In de kustzone bevinden zich de voedselrijke estuaria die als kinderkamer fungeren: bv Waddenzee, Oosterschelde en Westerschelde. Het volume dat vanuit zee de estuaria wordt ingepompt (GV_{zw}) is (samen met $[L]_{zw}$) een belangrijke determinant voor de hoeveelheid larven die in een kinderkamer als de Waddenzee terecht komt (H_{kkl}) (eq. 1) (Bergman et al., 1989):

$$H_{kkl} = [L]_{zw} * GV_{zw} \quad (1)$$

Het algemene beeld is dat vanaf de paaipplaats de eieren passief worden meegenomen in de heersende zeestromingen.

Een typisch Nederlands voorbeeld van zeestromingen is dichtheids-gradiënt gedreven kustwaartse bodemstroming. De Nederlandse kust wordt gekenmerkt door de kusttrivier. De kusttrivier is de zone waarin het rivierwater zich mengt met het water van de Noordzee. Het kenmerk van het huidige Rijn-Maas estuarium is zo dat het zoetwater geconcentreerd in zee stroomt. Hierdoor ontstaan dichtheidsgradiënten langs de kust. Deze gradiënten drijven een kustwaartse bodemstroming aan die deeltjes naar de directe kustzone kan transporteren (Rozemeijer et al., 1999, Rozemeijer & de Vlas, 1999). Andere voorbeelden zijn Ekmantransport (kustwaartse oppervlakstroming), eddies, tegenstromen en langs-de-kust-stromingen (Boehlert & Mundy, 1988, fig 1c,d).

Afhankelijk van de soort begint het transport van de eieren als een puntbron (bv schol en tong, fig. 2) of als een veel grotere, diffusere vlek (bv schar, fig 2) (Van der Land, 1991). De vlek van eieren spreidt zich uit via waterverplaatsing en stroming (advectie) en diffusie van het deeltje (eq 2) (Talbot, 1977, 1978, Fortier & Leggett, 1982, Praagman, 1993, Van der Veer et al., 1998a, Lanters et al., 1999). De diffusie component verandert met het karakter van het ei of larve (zie ook hoofdstuk 2: ontwikkeling en mobiliteit van de larve,

hoofdstuk 4: pelagisch-larvale stadium). Naarmate de larve groeit, kan het meer en meer doen ten opzichte van de stroming (Fortier & Leggett, 1982, Boehlert & Mundy, 1988).

In de volgende formule van Fick (eq. 2) worden de verschillende krachten (advectie en diffusie) goed onderscheiden. In deze formule kijkt men naar het verloop van de concentratie van een conservatief (passief) deeltje op één plek:

$$\left(\frac{\partial c}{\partial t}\right) = (u\frac{\partial c}{\partial x}) + (v\frac{\partial c}{\partial y}) + (w\frac{\partial c}{\partial z}) - \left[\left(\frac{\partial}{\partial z}\right) * \{K_z * \left(\frac{\partial c}{\partial z}\right)\} \right] \quad (2)$$

In deze formule is $\left(\frac{\partial c}{\partial t}\right)$ gelijk aan de verandering van concentratie van het deeltje in de tijd; u, v en w zijn de stroomsnelheden in respectievelijk voorwaartse horizontale richting (x, longitudinaal) van de zeestroming, zijwaartse richting (y, lateraal) en verticale richting (z). De termen $\left(\frac{\partial c}{\partial x}\right)$, $\left(\frac{\partial c}{\partial y}\right)$ en $\left(\frac{\partial c}{\partial z}\right)$ vertegenwoordigen de concentratie gradiënten langs de respectievelijke assen x, y, z (fig. 1c). K_z is de diffusie coëfficiënt in verticale (z) richting. De eerste drie termen vertegenwoordigen de advectie over de verschillende assen. De laatste term vertegenwoordigt de diffusie. Voor stoffen valt diffusie onder te verdelen in moleculaire diffusie (zoals zout in water diffundeert) en turbulente diffusie (zoals deeltjes door het water diffunderen). Turbulente diffusie is de enige vorm van belang voor vislarven. Eventueel **zwemgedrag, hydrodynamische eigenschappen of S_m** van vislarven zouden zich vertalen in een bepaalde turbulente **diffusie coëfficiënt!**

3.2.1 Horizontale dispersie (x en y)

Zoals bij de verticale richting (z) zou dispersie ook in beide horizontale richtingen (x, y) uit zowel advectie als diffusie moeten bestaan. Echter bij eieren en beginstadium larven van schol, atlantische haring (*Clupea harengus harengus*) en lodde (*Mallotus villosus*) bleek een diffusie component niet relevant. Het gedrag en de verdeling van de vislarven correleerden in hoge mate met de zoet-zout menging van water. De advectie term van de waterbeweging was voldoende om de distributie te verklaren. Dit suggereert dat de horizontale dispersie verklaard zou kunnen worden met alleen maar advectie (Talbot, 1977, 1978, Fortier & Leggett, 1982). Voor grotere larven bleek wel een diffusie component nodig. Echter dat bleek vooral een diffusie in verticale richting te zijn (zie "Verticale dispersie").

De veranderingen van larvale concentraties zowel in het horizontale vlak als in de tijd (deze component heet $\frac{\partial L_r}{\partial t}$) kunnen verklaard worden met horizontale advectie (waterverplaatsing) (fig. 1c,d).

Om de horizontale advectie op te splitsen in een longitudinale (x) en laterale (y) component, dient eq. 3:

$$\left(\frac{\partial L_r}{\partial t}\right) = [u\left(\frac{\partial L}{\partial x}\right)] + [v\left(\frac{\partial L}{\partial y}\right)] \quad (3)$$

In deze eq. 3 zijn $\frac{\partial L}{\partial x}$ en $\frac{\partial L}{\partial y}$ de veranderingen in larvale concentratie in het zeewater in longitudinale (x) en laterale (y) richting. Bij zowel haring- als lodde larven bleek vooral de longitudinale advectie $[u\left(\frac{\partial L}{\partial x}\right)]$ belangrijk (Talbot, 1977, Fortier & Leggett, 1982). In het algemeen geldt dat de longitudinale larvale concentratie gradiënten, $\left(\frac{\partial L}{\partial x}\right)$, overéén komen met de zoutgradiënten langs de kust: een weerspiegeling van de hoofdrichting van waterbeweging en -menging. De laterale larvale concentratie gradiënten, $\left(\frac{\partial L}{\partial y}\right)$, weerspiegelen meer het punt van vertrek: één van de paaiplaatsen (Fortier & Leggett, 1982).

3.2.2 Verticale dispersie

Deze vorm van dispersie is moeilijk te bepalen. Een aspect als actieve verticale migratie speelt hier door heen (Fortier & Leggett, 1982, Gibson, 1997). Deze verticale migratie kan een dag/nachtritmië hebben. Verticale dispersie moet vooral in samenhang gezien worden met de gelaagdheid van een watersysteem. De verschillende lagen in een watersysteem kunnen verschillende snelheden hebben en daardoor bijdragen in larven verdelingen in het horizontale vlak.

De bijdrage van een diffusie (larven) component (=zwemgedrag of zinken op basis van S_m) is van soort tot soort verschillend. Het gedrag in de waterkolom van lodde larven kon prima verklaard worden met alleen advectie ($\partial c/\partial y$). Dezelfde processen die zoet : zout menging verklaarden konden ook het gedrag van lodde larven verklaren. Voor atlantische haring was, voor latere stadia larven, een combinatie van advectie en actieve verticale migratie voldoende (Fortier & Leggett, 1982).

Bij schollarven lijkt een diffusie component wel belangrijk (Talbot, 1977). Zelfs voor eieren was de term voor advectie niet voldoende om de dispersie te verklaren. Bij deze vissoort spelen zowel S_m verschillen met het zeewater als actief zwemgedrag een rol. Beide krachten zorgen dat de larven steeds van laag veranderen. De eieren en larven bevinden zich in de onderste lagen die een kleinere advectie hebben. Hierdoor ontstaat een horizontale dispersie. In dit geval bepaalt vooral het samenspel tussen de verticale diffusie en de verschillende stroom-snelheden op verschillende dieptes de uiteindelijke verdeling.

Met name soorten waarvan de larven zich in de kustzone dienen te concentreren lijken een gedragscomponent te hebben (Boehlert & Mundy, 1988). Daar zijn vele vormen van mogelijk.

Selectief getij transport

Door SGT zou $[L]_{zw}$ (eq. 1) vergroot kunnen worden. Doordat de larven zich tegen de grond drukken of juist de waterkolom opzoeken kan op gewenste momenten van advectie en diffusie gebruik gemaakt worden. SGT houdt meestal in dat de larve met vloed de waterkolom kiest en eb zich tegen de bodem drukt (Burke et al., 1998). Echter het bestaan van SGT in het larvale stadium is een voortdurend punt van discussie. Zoals eerder vermeld is de aanwezigheid van SGT afhankelijk van soort (Rijnsdorp et al., 1985, Boehlert & Mundy, 1988, Burke et al., 1998). Het kan zelfs binnen een soort van het estuarium afhangen (Burke et al., 1998). De Japanse Bot (*Paralichthys olivaceus*) heeft, afhankelijk van de locatie, wel of niet een endogeen ritme van activiteit gekoppeld op de fases van het getij (Burke et al., 1998). Vooral op die locaties met een duidelijk voorspelbaar en voldoende groot getijvolume worden larven met SGT gevonden. Is het getij minder duidelijk dan vestigen de larven zich zodra ze een gebied tegenkomen dat maar enigszins geschikt is. Vervolgens kunnen ze dan nog wel verder trekken maar dat gaat in veel minder duidelijke golven dan SGT.

Botlarven in de kinderkamer kunnen ook door zwemgedrag het netto transport beïnvloeden (ook een vorm van SGT) (Jager, 1999). Zo hebben ze, afhankelijk van het getij, een ongelijke verdeling in de waterkolom. Ondanks het feit dat ze zwaarder zijn dan water bevinden de meeste botlarven zich gedurende vloed in de bovenste waterlaag. Gedurende eb, bevinden ze zich in zowel de bovenste als de onderste laag maar niet in het midden. Dit gedrag resulteert in een verder transport het estuarium in gedurende vloed dan wanneer de botlarven homogeen verdeeld zouden zijn over de waterkolom. Daarnaast resulteert dit actieve gedrag in een verminderd transport het estuarium uit gedurende eb. Door verschillende verdelingen te kiezen in de water-kolom, werd een toename van 6% ten opzichte van de advectie snelheid bereikt (Jager, 1999).

Een andere vorm van gedrag die van invloed kan zijn, is verticale migratie (Fortier & Leggett, 1982) Daarnaast is honger een belangrijke factor (Creutzberg et al., 1978). Schollarven die goed doorvoed zijn, drukken zich tegen de bodem terwijl schollarven met

honger zich in de pelagische fase begeven en meegenomen worden door de water-krachten (advectie).

Zo ontstaat een beeld van de schollarven waarin zij zich in de vroege stadia in een diffuse wolk verspreiden vanaf de paaigronden (fig. 4). Door de waterbewegingen worden ze over een grote afstand verspreid, ver uit de kust. Naarmate de dieren dicht bij het metamorfose stadium komen, zullen ze meer en meer de onderste lagen opzoeken (Talbot, 1977, 1978). Hierdoor kan de diffuse wolk weer enigszins geconcentreerd raken. Het voornaamste effect is echter het dichtheidsgedreven kustdwars transport (Rozemeijer & De Vlas, 1999, Rozemeijer et al., 1999), dat de larven meer naar de kustzone brengt. Na de metamorfose zullen de larven zich zo snel mogelijk vestigen op de bodem om te foerageren. Afhankelijk van de aanwezigheid van voedsel (veel in de ondiepe kustzone en de Waddenzee) zullen de larven zich daar vestigen of verder trekken en komen zo bv in de Waddenzee (Creutzberg et al., 1978, Van der Veer & Witte, 1999).

3.3 Conclusie

Bij larventransport speelt vooral de waterbeweging een belangrijke rol. Voor kleinere en jongere larven wordt de verplaatsing in de loop van de tijd goed beschreven door de waterbewegingen evenwijdig aan de kust. De kleinere larven stadia kunnen worden beschouwd als conservatieve deeltjes. Zwemgedrag, hydrodynamische krachten of S_m gerelateerde krachten hoeven niet in een diffusie term (eq. 2) te worden verwerkt. Voor latere stadia zouden de larvale karakteristieken (diffusie term in eq. 2) wel relevant kunnen zijn, met name voor die soorten die kinderkamers in de kustzone hebben (Boehlert & Mundy, 1988, zie bv Praagman, 1993, Burke et al., 1998, Jager, 1999). Vanaf welk stadium dit interessant zou zijn, dient nader onderzocht te worden.

De larvale karakteristieken zouden in een eventueel verspreidingsmodel opgenomen kunnen worden. In een ideaal geval zou men dan ook het temperatuureffect op de ontwikkeling willen integreren (tabel 2, 3, hoofdstuk 4) (Van der Veer et al., 1998b). In tabel 4 wordt een (niet uitputtend) overzicht gegeven van recente verspreidingsmodellen. Het ideale verspreidingsmodel is een 3D model met ≥ 4 lagen, een reëel weerbeeld, een reël verloop van de zeewatertemperatuur en met de vislarven als deeltjes. Aan de deeltjes kunnen dan diffusie eigenschappen gekoppeld worden die afhankelijk zijn van temperatuur, ontwikkeling en plaats. Echter geen van de genoemde verspreidings-modellen voldoet hieraan.

Voor de modeloptimalisatie zijn meerder mogelijkheden voor handen. Gezien vanuit de vislarve zou men bij een drie-dimensionaal (3D) stromingsmodel een (verticale) diffusie coëfficiënt kunnen integreren. Die diffusie component vertegenwoordigt dan de activiteiten van de vis (Talbot, 1977, Fortier & Leggett, 1982, Jager, 1999). Bij een 2D-stromingsmodel zou het een horizontale diffusiecomponent kunnen zijn (Praagman, 1993). Men zou zich echter moeten afvragen of het optimaliseren van de onzekerheid omtrent de larvenkarakteristieken opweegt tegen andere, eventueel grotere, onzekerheden in het stromingsmodel. Tabel 4 en de evaluatie van tabel 4 (vorige alinea) geven een aantal mogelijkheden voor modelverbetering. Ook omtrent de datainvoer voor de modellen, de waterbewegingen, zelf bestaan ook nog zeer veel onzekerheden. Een gevoeligheidsanalyse van de beschikbare stromingsmodellen lijkt op zijn plaats om te bepalen waar de stromingsmodellen het best verbeterd kunnen worden.

Een eerste stap in de gevoeligheidsanalyse zou kunnen zijn dat een serie 3D-modellen wordt gedraaid rond het thema visgedrag. Per model-run zou iedere keer een ander (imaginair) gedrag (=diffusiecoëfficiënt eq. 2) gekozen kunnen worden; bv conservatief deeltje, deeltje met een dag-nacht ritmiek (overdag in de onderste lagen en 's nachts boven of omgekeerd); continu zwemgedrag naar boven of naar beneden. Eventuele verschillen in

distributie, na een bepaalde tijd, zijn een indicatie voor het belang van zwemgedrag voor verspreiding en transport.

4 Processen per stadium

4.1 Samenvatting

In dit hoofdstuk wordt op gedetailleerder niveau, een overzicht gegeven van de processen die mogelijk een rol spelen bij verschillende levensstadia van de platvis. De volgende drie levensstadia zullen worden behandeld: i) ei; ii) pelagische larve; iii) meta-morfose en vestiging in de kinderkamer. Per levensstadium zullen achtereenvolgend de abiotische en biotische processen worden beschreven. De schol zal hierbij veelvuldig dienen als voorbeeld. Ook in dit gedeelte zal het accent liggen op een kwetsbaarheidsanalyse bij ingrepen in zee.

4.2 Eistadium

4.2.1 Algemeen

In het eistadium is een aantal factoren van belang (fig 1c,d). Het zijn met name de fysisch-chemische factoren als temperatuur en saliniteit die in dit stadium het belangrijkste zijn. Verder kunnen natuurlijke factoren als vruchtbaarheid van de vrouwtjes, mortaliteit en predatie in mindere mate een rol spelen.

4.2.2 Abiotisch

Seizoensscheiding

Soorten die als larve een zelfde ecologische niche^{*} innemen zijn vaak gescheiden door op andere tijdstippen te paaien. Voor de Noordzee bv kan ruwweg een verdeling gemaakt worden in winter-paaiers en lente-paaiers (fig. 2, Harding et al., 1978, Van der Land, 1991). Hierdoor worden de larven van verschillende soorten gescheiden in de tijd. Bij schol en tong wordt zo'n scheiding duidelijk geïllustreerd. Tong komt veel later in het seizoen (fig. 2, Van der Land, 1991, Van Stralen, 1985). Ook andere soorten hebben op verschillende tijdstippen hun piek in ei-afzetting (Van der Land, 1991). De watertemperatuur kan de piek van de eiafzetting in enige mate beïnvloeden (Hovenkamp, 1991, Van der Land, 1991).

Temperatuur

Deze factor kan van invloed zijn op verschillende manieren. Ten eerste is de temperatuur belangrijk voor de absolute hoeveelheid eieren die geproduceerd wordt. Een toename van de temperatuur leidt tot een toename in ei-productie (Harding et al., 1978, Van der Veer et al., 1998a). Verder zou de temperatuur van invloed kunnen zijn op de natuurlijke mortaliteit van het ei (Harding et al., 1978, Bannister et al., 1974, Van der Land, 1991). Bij een hogere temperatuur is de mortaliteit ook hoger. Verder is temperatuur van invloed op de ontwikkelingssnelheid van het ei. Naarmate de temperatuur (T, in °C) hoger is, is de ontwikkelingsduur (OD, in dagen) korter. Dit wordt voor schol geïllustreerd in fig. 5 (eq. 4).

$$OD = -2,8 * T + 37,5 \quad (4)$$

$$R^2 = 0,84, n = 12$$

Het lijkt er op dat voor ontwikkeling tot bepaalde stadia een absolute hoeveelheid energie geïnvesteerd moet worden. Namelijk, het produkt van de gemiddelde temperatuur van de ontwikkelingsperiode en het aantal dagen dat de ontwikkeling geduurd heeft, is een constant (tabel 2) (Hovenkamp, 1991). Dit concept heet "daggraden". In tabel 2 wordt een

schatting gemaakt van het aantal daggraden voor schol-eieren. Het eistadium heeft zo'n 114 daggraden. Het getal zou voorlopig gebruikt kunnen worden om samen met de daggraden voor de larve ontwikkeling om de duur van de transportfase in te schatten. Ook zou afhankelijk van de ontwikkeling een andere grootte voor de diffusie term in eq. 2 kunnen worden ontwikkeld. Talbot (1977) heeft dit concept nog genuanceerd door per stadium (ei en larvaal) de hoeveelheid daggraden te bepalen (tabel 3).

Indirect heeft de temperatuur invloed op de overlevingskans van scholeieren. Temperatuur bepaalt het basaal metabolisme⁺ van predatoren die viseieren eten. Het basaal metabolisme bepaalt daarmee de honger van de predatoren en de predatie activiteit op eieren en larven (Zijlstra & Witte, 1985, Blaxter, 1986, Rønnestad et al., 1998).

Saliniteit

De saliniteit van het water kan op twee manieren van belang zijn voor de eieren. I) Samen met temperatuur bepaalt saliniteit de soortelijke massa (S_m) van het water. De interactie van de S_m van de verschillende water lagen en de S_m van het vissen-ei bepaalt de verticale distributie (de verticale diffusie component in eq. 2). Bv de eieren van tong zijn in het begin (stadium I) vrij homogeen verdeeld over het gemengde gedeelte van de waterkolom. Later (stadia II, III, IV) verandert waar-schijnlijk de S_m en bevinden de eieren zich vooral in de bovenste lagen (Gibson, 1997). De eieren van kabeljauw (*Gadus morhua*) bv bevonden zich meer in de lagen dieper dan 55 m (Grønkjær & Wieland, 1997) die een hogere S_m hebben.

Een tweede aspect waarin saliniteit een rol speelt is osmoregulatie⁺ (of osmotische stress⁺). Voor de strandkrab (*Carcinus maenas*) werd geconstateerd dat afhankelijk van de ontwikkelingsfase van ei en larve de ontwikkeling beïnvloed wordt door de saliniteit van de omgeving. Waarschijnlijk kwam dit door de osmotische stress op het organisme (Anger et al., 1998).

Transport en zeestromingen

De variabiliteit van zeestromen speelt een grote rol in de verklaring van het vestigingssucces van larven (zie hoofdstuk 3) (Bergman et al., 1989, Werner et al., 1997, Van der Veer et al., 1998a, Van der Veer & Witte, 1999). Hierbij dient te worden opgemerkt dat zeestromingen beïnvloed worden door temperatuur, weer en saliniteit.

4.2.3 Biotisch

Strategie

Voor de voortplanting worden bij vissen meerdere strategieën aangetroffen. De tong en schol zijn zeer vruchtbaar met een strategie van veel maar kleine eitjes (Harding et al., 1978, Van Stralen, 1985). Jaarlijks produceert bv de schol zo'n $16 \cdot 10^{12}$ tot $21 \cdot 10^{12}$ eitjes. Het grote aantal eieren suggereert al dat de overlevingskans van een eitje slechts zeer klein is. Van de eieren gaat 50 tot 85% dood (Harding et al., 1978, Hovenkamp, 1991). Een eiland ergens op de route zal niet veel veranderen aan het kansproces dat speelt bij het bereiken van de kinderkamer. Alleen als het eiland dicht bij de paaiplaats ligt zou een grotere dispersie en daarmee vertraging kunnen optreden van de eieren (Jager et al., 1999). Vissoorten met een op kans gebaseerde strategie lijken niet bijzonder kwetsbaar voor een ingreep in zee. In fig. 3 staan de distributie wolken van eieren en stadium 1 larven (Talbot, 1977, 1978). Door de advectie ontstaat een grote diffuse wolk, verspreid over een groot gebied. Van deze wolk zal altijd ergens wel een deel terecht komen in de kinderkamers als kustzone en Waddenzee (zie ook hoofdstuk 3).

Een andere strategie is die waarbij weinig eieren worden geproduceerd maar met veel reserve-energie (McClintock & Baxter, 1997). Bij deze strategie hebben de individuele eieren een grotere overlevingskans. Nog extremer zijn soorten met weinig eieren met weinig reserve voedsel. Met dergelijke strategieën zijn dieren gevoeliger voor ingrepen in of

vlak bij hun habitats. Naarmate toevalsprocessen minder een rol spelen zal bv. een nieuw aangelegd eiland of een zandwinplaats meer effect hebben op de transportroute en het overlevingssucces.

Predatie

De sterfte van eieren kan onderverdeeld worden in: 1) dichtheid onafhankelijke maar temperatuur afhankelijke sterfte en 2) dichtheid afhankelijke sterfte door predatie. (Harding et al., 1978, Van der Land, 1991). Predatiedruk op eieren is bij een aantal soorten lager door een verminderde eetbaarheid. Dit kan door chemische componenten die de eieren minder smaakvol of zelfs toxisch maken. Een tweede strategie is het aanbrengen van morfologische verdedigingsmiddelen die de hanteerbaarheid verminderen (McClintock & Baxter, 1997). Predatie druk verlagende middelen worden vooral gebruikt door soorten met een langdurige incubatie periode als ei met veel voedselreserves (McClintock & Baxter, 1997).

In het algemeen lijkt predatie niet belangrijk. Schol- en andere viseieren bv. dienen als prooi voor verschillende vissen. Ze vormen echter niet het hoofdgedeelte van het dieet (Harding et al., 1978). Tong, daaren-tegen, kent echter wel degelijk dichtheidsafhankelijke sterfte van eieren (Van der Land, 1991). Het is niet duidelijk of dat predatie is.

4.3 Pelagisch-larvale fase

In fig 1c,d wordt analoog aan het ei-stadium een overzicht gegeven met de belangrijkste processen in de pelagisch-larvale stadium. Dezelfde aanpak als voor de larven wordt gebruikt. Een aantal dingen zal niet herhaald worden omdat ze eerder zijn behandeld. Essentieel is dat de larve in deze fase een symmetrische opbouw heeft. De typische platvis met zijn verschoven ogen en gekantelde lichaam is nog niet ontstaan.

4.3.1 Abiotisch

Licht

Dag en seizoensvariatie in lichtintensiteit en -periode kunnen een belangrijke rol spelen bij o.a. de oriëntering van de vislarve in de water-kolom, het activeren van allerlei vormen van gedrag en het afstemmen van endocriene ritmen* (Blaxter, 1986, Champalbert et al., 1992, Gibson, 1997, Grønkjær & Wieland, 1997).

Een voorbeeld is de gewenste lichtintensiteit om op de meest efficiënte wijze het voedsel te kunnen vergaren (Blaxter, 1986, Grønkjær & Wieland, 1997). Vaak wordt waargenomen dat jonge vis meer licht nodig heeft dan oudere vis (Blaxter, 1987).

Een ander aspect is het ontlopen van predatoren. Vislarven zoeken die lichtcondities op die ongunstig zijn voor predatoren. Een derde aspect is bv dag-nacht ritmiek. Het transport van de atlantische haring werd in belangrijke mate beïnvloed door de dag-nacht gerelateerde verticale migratie in de waterkolom (Fortier & Leggett, 1982).

Tijdens de zandwin-fase en het opspuiten van een eiland in zee zullen de lichtcondities in grote delen van de Noordzee veranderen. Door een toename van opgewerveld, geresuspendeerd zand zal het licht minder ver kunnen door dringen in de waterkolom. Dit zou potentieel de foerageerperiode en -gebied van vislarven kunnen verkleinen. De effecten zijn waarschijnlijk lokaal en tijdelijk: het zand zal nl. snel uitzakken. Voor zover voedsel al limiterend is voor larven, lijkt zand-winning niet een groot probleem voor larven overleving.

Een tweede aspect is eventueel een structureel betere menging van de slibrijke, troebele kusttrivier met een groter volume Noordzee water als het eiland of een tweede Maasvlakte

eenmaal geconstrueerd is (Smit et al., 1998, Svacek, 1998, Rozemeijer et al., 1999, Rozemeijer & De Vlas, 1999). Voor de huidige kustrivier zou dit leiden tot een verbreding van de kustrivier en een lokale verbetering van het lichtklimaat. De zone direct ten westen van de kustrivier wordt daarentegen minder helder. Wat de effecten zijn op de hele foerageerperiode en -gebied en de gevolgen voor de overlevingskans zijn, is niet duidelijk. Waarschijnlijk neemt de algen productiviteit van beide zones toe. Wat dit voor consequenties heeft voor het overige ecosysteem is nog niet duidelijk. (Rozemeijer & De Vlas, 1999)

Een verbeterd lichtklimaat zou kunnen betekenen dat vislarven meer gepreedeerd zouden kunnen worden. Echter, de predatie op vislarven is een dichtheidsafhankelijk proces (Harding et al., 1978, Van der Land, 1991, Van der Veer et al., 1990). De verbeterde foerageercondities voor predatoren zullen vooral dan pas benut gaan worden als het prooibestand (de vislarven) toeneemt.

Temperatuur

Bij het eistadium is een aantal principes al beschreven. Het belangrijkste aspect is weer daggraden. Idealiter zou een fysisch-biologisch model ontwikkeld moeten worden met zeestromingen, watertemperatuurs-ontwikkeling en de daar uit volgende fysiologische verandering (hoofdstuk 3, tabel 4). Zeestromingen vertegenwoordigen dan de advectie uit eq. 1. De diffusiecomponent en bv ook Reynolds getal zijn afhankelijk van het stadium van ontwikkeling (hoofdstuk 2, 3, eq. 1) en daarmee ook temperatuursafhankelijk (eqs. 1, 6, 7). In tabel 2 en 3 wordt een aantal daggraden voor de ontwikkeling van schollarven gegeven. Deze getallen komen niet erg overeen. Dit kan meerdere oorzaken hebben:

- De manier van leeftijdsbepaling van de schollarven kan tot sterk verschillende resultaten leiden (Hovenkamp, 1991).
- Fysiologische verschillen tussen larven van verschillende paaiplaatsen; dit is niet waarschijnlijk. De verschillende scholpopulaties zijn immers biochemisch gelijk (Bailey, 1997).
- Niet representatieve groei onder laboratorium condities (Ryland, 1966).

Een betrouwbare inschatting van de daggraden lijkt belangrijk voor het ontwikkelen van een fysisch-biologisch model.

Het effect van temperatuur komt ook tot uiting in de groeisnelheid van larven. Hovenkamp (1991) gebruikte de volgende relatie voor groei (eq. 5)

$$L \cdot H^2 = a \cdot e^{(gr \cdot d)} \quad (5)$$

In deze formule is $L \cdot H^2$ een maat voor volume (mm^3) van de vis.

L = lengte (mm), H = hoogte (mm); gr = groeisnelheid (dagen^{-1}),

d = leeftijd (dagen), a = asafsnede (begin volume, mm^3).

De gr is echter afhankelijk van T . In de pelagische fase van de scho-larve is die afhankelijkheid volgens een zelfde type e-macht (eq. 6):

$$gr = 0.00464 \cdot e^{(0.432 \cdot T)} \quad (6)$$

$$R^2: 0.95, n = 9$$

Waarin T de watertemperatuur is in $^{\circ}\text{C}$. Eq. 6 in gevuld in eq. 5, geeft de temperatuurafhankelijkheid voor groei (eq. 7):

$$L \cdot H^2 = a \cdot e^{[(0.00464 \cdot e^{(0.432 \cdot T)}) \cdot d]} \quad (7)$$

Daarnaast is het drooggewicht gerelateerd aan volume (eq. 8):

$$DW = 18.81 + 1.395 * L * H^2 \quad (8)$$

$$R = 0.971, n = 156$$

Hierin is DW: drooggewicht in (10^{-5} g). De lineaire relatie tussen DW en $L * H^2$ betekent dat de S_m niet met de groei verandert (Hovenkamp, 1991). Een dergelijke temperatuursafhankelijkheid van groei als bovenstaande eqs. zou gecombineerd met het concept daggraden, diffusiekarakteristieken en Reynolds getallen van de verschillende stadia zou ingebouwd kunnen worden in fatemodelling voor ei- en larventransport.

Saliniteit

Bij het ei-stadium wordt al het één en ander verteld over de invloed van saliniteit. Voor larven geldt dat zij een andere S_m kunnen hebben dan die van het water. Het kost dan extra energie om in de juiste waterlaag te blijven (GrønkJær & Wieland, 1997). Gezien de veranderingen in menging en saliniteit in de kusttrivier zou het een punt kunnen zijn voor nader onderzoek. Leidt een verandering van saliniteit van het water tot veranderingen in het basaal metabolisme? Zo op het eerste gezicht lijkt dit punt van minder belang. Gradiënten of patronen in saliniteit kunnen een prikkel zijn voor de oriëntering van pelagische larven naar de kust (Kerstan, 1991, Gibson, 1997, Jager, 1999). Voor schollarven zou dit niet zo'n belangrijke factor zijn (Creutzberg et al., 1978).

4.3.2 Biotisch

Voedselreserve

De voedsel reserve van het ei (samenstelling, hoeveelheid) is van grote invloed op de overleving. In de eifase van de zeebrasem bv. wordt vooral de pool van vrije aminozuren gebruikt, vooral voor de eiwit-synthese. Bij de overgang van ei tot larve is er een fase waarin nog niet gegeten wordt. Het lichaam is nog niet zover ontwikkeld dat de larve voedsel kan opnemen. De larve leeft op zijn voedselreserve. Dit kan zijn of alleen de eigeel voorraad of ook een additioneel olielichaam. Vlak voordat de larve begint met actieve voedselopname, raken alle voedselreserves op. Met name de aminozuren* zijn snel verbruikt (Rønnestad et al., 1998). De larve begint dan zijn eigen aangemaakte eiwitten te verteren (Rønnestad et al., 1998). Temperatuur is van invloed zijn op het metabolisme en daarmee op de verbruikssnelheid van de voedsel-reserves en eventueel opgebouwde lichaamseigen eiwitten. Dit is één van de mogelijke fysiologische mechanismen die de relatie tussen temperatuur en sterfte bepalen. Nader onderzoek is nodig om te bepalen wat de bijdrage van deze component is aan de totale sterfte van eieren en larven onderweg.

Voedsel

Concurrentie is een belangrijk aspect bij de voedsel-beschikbaarheid voor larven. Intra- en interspecifieke concurrentie is dan ook een belangrijke sterfteoorzaak voor larven (Harding et al., 1978, Carter et al., 1991). Schollarven bv. blijken voedselspecialisten terwijl larven van schar, bot en kabeljauw een veel bredere voedselpreferentie hebben. Schollarven voeden zich met de pelagische zakpijp *Oikopleura dioica* (Appendicularia). Daarmee kent de schollarve een directe concurrent in de zandspiering (*Amodytus tobianus*) (Harding et al., 1978, Reichert & Daan, 1992). Veranderingen in transportsnelheden of in de menging van de Kustrivier zouden kunnen leiden tot een verandering in de aanwezigheid van zandspieringlarven of zakpijpen.

Bij voedselverwerving speelt het zicht een belangrijke rol. Opnames lieten zien dat bij het moment van toeslaan de vislarve het hoofd recht voor de prooi heeft. De ogen zijn dan dusdanig naar buiten gekanteld dat de prooi totaal gefocust is (Osse & Van den Boogaard, 1998).

4.4 Metamorfoserende en zich vestigende larve

4.4.1 Abiotisch

Saliniteit

Saliniteit is op twee manieren van belang. Ten eerste kan het helpen bij de oriëntering van larven naar de het estuarium toe. Vooral bot blijkt zeer gevoelig voor saliniteitsverschillen. De zich vestigende larven zoeken vooral de lagere saliniteiten op (Kerstan, 1991, Jager, 1999). Schollarven oriënteren zich overigens niet naar saliniteit (Creutzberg et al., 1978). Ten tweede komen de larven in het estuarium in water met lagere saliniteit terecht. In dit water met lagere S_m moeten zij waar-schijnlijk meer zweminspanning leveren om in de waterkolom te blijven (Jager, 1999).

Timing en vestiging

Een zeer belangrijk aspect is het tijdstip waarop de larven aankomen in hun kinderkamers. Schol-, bot- en tonglarven komen in allerlei stadia aan in de kinderkamers (Creutzberg et al., 1978, Van Stralen, 1985, Jager, 1999). Ook de paaiperiode voor schol duurt per paaiplaats enige maanden (Harding et al., 1978, Hovenkamp, 1991, Van der land, 1991). De vestigingsperiode is echter veel beperkter. Dit zijn één of twee kleine periodes van twee weken (Hovenkamp, 1991, Karakiri et al., 1991).

Misschien moeten zowel larven als kinderkamer een bepaalde toestand

hebben bereikt. Voor larven is het in ieder geval een bepaald ontwikkelingsstadium. Met name larven in de stadia 4b, 4b', 5 vestigen zich in de kinderkamer (Creutzberg et al., 1978, Rijnsdorp et al., 1985, Marchand, 1991). Daarnaast kan de minimumlengte een bepalende factor zijn, (Hovenkamp, 1991). Voor de kinderkamer kan het temperatuur (Hovenkamp, 1991), saliniteit (Marchand, 1991, Burke et al., 1991), voedselbeschikbaarheid (Karakiri et al., 1991, Wennhage & Gibson, 1998, Gibson et al., 1998), bodemgesteldheid (Burke et al., 1991, Gibson, 1997, Neuman & Able, 1998) of de aan- of afwezigheid van predatoren en voedsel-concurrenten zijn (Wennhage & Gibson, 1998, Gibson et al., 1998).

Wat maakt timing en vestiging? Voor schol lijkt de combinatie van honger, voedselaanwezigheid en fysieke mogelijkheid tot kunnen jagen belangrijk voor de beslissing wel of niet vestigen. De larve bevindt zich in de metamorfoserende fase vlak bij de kinderkamer. Gedurende deze periode is het twijfelachtig of de larve kan foerageren (Osse & Van den Boogaart, 1997). Na de metamorfose heeft de larve een bentische oriëntatie. Foerageren dient op de bodem te gebeuren. Zodra de larve kan foerageren, vestigt de larve zich op de bodem. Echter afhankelijk van de hoeveelheid voedsel (met name nematoda en copepoda, zie hoofdstuk 2) zal de larve blijven of verder trekken (Burke et al., 1998, Van der Veer & Witte, 1999). Zo ontstaat een beeld van een wijdverspreide wolk schollarven (fig. 3). Deze wolk raakt enigszins geconcentreerd bij de latere stadia schollarven omdat ze actief de onderste lagen opzoeken. In de onderste lagen heerst een dichtheidsgedreven kustwaarts transport. Op deze wijze zorgt gedrag van de vislarve (turbulente diffusie, eq. 2) waarschijnlijk voor een concentratie van larven in de kustzone (Talbot, 1978, Boehlert & Mundy, 1988). Ook (honger gedreven) SGT helpt bij migratie richting de kust (Creutzberg et al., 1978, Burke et al., 1998)

Concluderend, vestiging gebeurt bij de schol altijd en overal, timing zou dan de aanwezigheid van geschikt voedsel zijn (hoofdstuk 2, Creutzberg et al., 1978, Boehlert & Mundy, 1988, Osse & Van den Boogaart, 1997, Burke et al., 1998, Wennhage & Gibson, 1998). Let wel, dit geldt voor schol, voor andere vissoorten bestaat nog veel discussie over de wisselwerking tussen larf en toestand van de kinderkamer en hoe specifiek de gesteldheden van beide zouden moeten zijn.

Samenvattend, timing en vestigingssucces zijn waarschijnlijk een wisselwerking tussen de toestand en daar uit voort komende stimuli van de kinderkamer en de fysiologische toestand

van de larve. Het zou kunnen dat de aanwezigheid van een eiland in de transportbaan van larven leidt tot een verandering van de tijdsduur van transport. Dit zou kunnen betekenen dat de larven te laat of te vroeg aankomen in hun kinderkamer. Welke factoren van zowel de larven als de kinderkamer de geschiktheid van het aankomstmoment bepalen, dienen nader onderzocht te worden. Wat de gevolgen zijn van een andere hoeveelheid aangekomen vislarven op lokaal voedselwebniveau en stofstromen door dat voedselweb, is nog onbekend.

5 Larventransport, kennisleemten en onderzoeksbehoeften, conclusies.

5.1 Samenvatting

In hoofdstuk vijf wordt een analyse gemaakt welke kennis nodig is om een goede inschatting te maken van de potentiële effecten van kustingrepen op het larventransport. Welke kennis leemtes bestaan en dienen opgevuld te worden. Het lijkt dat vooral die soorten met een voortplantingsstrategie waarin toeval is geminimaliseerd, kwetsbaar zijn voor veranderingen. Schol en schar bv lijken minder bedreigd door allerlei typen van ingrepen. In de conclusie wordt geëvalueerd of nader onderzoek naar vislarven transport in het kader van effect-bepalingen voor ingrepen in zee nodig is. De transport-processen hebben een dermate grote schaal dat de "kleinschalige" ingrepen geen wezenlijke invloed kunnen uitoefenen. In het gehele transportproces lijkt temperatuur de cruciale factor. Temperatuur bepaalt i) de directe mortaliteit van eieren en larven; ii) fysiologische ontwikkelings-snelheid en daarmee de turbulente diffusie; iii) zeestromingen; iv) de predatiedruk (indirecte mortaliteit). Aspect i) is mijn inziens het meest cruciaal.

In dit hoofdstuk zullen de kennisleemten gedefinieerd worden. Dit zal gedaan worden door te redeneren vanuit de type ingrepen die kunnen gebeuren, de effecten die ze hebben op de abiotische processen en daarmee op de biologische processen. Een belangrijke vraag die ook beantwoord zal worden is: Zijn de te verwachte effecten dermate groot dat uitgebreid onderzoek nodig is?

5.2 Kustingrepen

De kustzone van de Noordzee komt steeds meer en meer in beeld als een zoekgebied voor gebruiksfuncties. Op dit moment worden grote delen van de Noordzee al geëxploiteerd door scheepvaart, visserij, olie- en gaswinning, zandwinning etc. Momenteel komen ook meer kustgerichte activiteiten in beeld:

- zeer grootschalige zandwinning (ten bate van kustuitbreidingen)
- kustuitbreidingen (verbonden met de kust)
- kunstmatige eilanden
- herstel van estuaria
- vaargeulverdieping
- windmolenparken en zendmasten

5.3 Effecten op de abiotische condities

Bijna alle mogelijke ingrepen hebben effect op een aantal structurele abiotische processen. In potentie zouden die effecten kunnen doorwerken op de overleving van vispopulaties.

In volgorde van afnemende importantie:

- *Verdwijnen specifieke gebieden:* Zandwinning en aanleg van grote artificiele eilanden in zee kunnen leiden tot het verdwijnen van gebieden met specifieke condities (bv habitats als paaiplaatsen, zie 'effecten op biologische processen').

- *Menging Kustrivier*: De Nederlandse kust wordt gekenmerkt door de kustrivier. Een belangrijk aspect is een kustwaartse transport langs de bodem aan die deeltjes en larven naar de directe kustzone kan transporteren. Ingrepen als het herstel van het estuarium, waardoor het zoetwater meer landinwaarts gemengd wordt met zeewater, vaargeulverdieping, kustuitbreidingen en eilanden dicht bij de kust zullen leiden tot een verandering van de menging van de kustrivier en daarmee kustwaartse bodemtransport.
- *Verlenging transportbanen*: Door het aanleggen van obstakels (bv een eiland) in een transport route zullen de transportroutes veranderd worden.
- *Nieuwe specifieke gebieden*: Estuaria en kustuitbreidingen bieden door hun dynamiek nieuwe mogelijkheden zoals nieuwe ondiepe, voedselrijke gebieden.

Zendmasten en windmolenparken lijken niet veel betekenis te hebben voor transport en andere processen die van belang zijn voor vislarven.

5.4 Effecten op de biologische processen

De effecten op abiotische processen kunnen vertaald worden naar effecten op biologische processen. In volgorde van afnemende importantie:

- *Habitatverlies*: Het verdwijnen van specifieke gebieden met hun eigen karakteristieken zou kunnen betekenen dat habitats van vissoorten verloren gaan. Schol bv heeft zeer kleine paaigronden. Zandwinning in een dergelijk gebied zou grote gevolgen kunnen hebben op het paaisucces. Kustuitbreiding gaat ten koste van ondiepe zee. De kustzone is een belangrijk kinderkamergebied.
- *Transportduur en -weg van vislarven*: Door de menging van de Kustrivier en de verandering van het dichtheidsgradiënt-gedreven kustdwars transport, verlenging van de weg kunnen transportduur en -wegen veranderen. In principe zou dit kunnen leiden tot te laat aankomen in de kinderkamer (timing) of zelfs helemaal niet aankomen.
- *Nieuwe kinderkamers of foerageergebieden*: Het herstel van estuaria biedt nieuwe mogelijkheden voor kinderkamers en foera-geergebieden. Ook de ondiepe zones van kustaanwinning en eiland-den bieden deze mogelijkheden. De nieuwe habitats moeten dan echter wel voldoen aan de eisen die vissen aan deze habitats stellen.

5.5 Kennisleemten en onderzoeksbehoeften

5.5.1 Waar ligt wat?

Allereerst is het belangrijk om te weten of vissoorten in de invloeds-sfeer van een kustingreep komen. Een dergelijk overzicht is nodig als basis informatie voor nadere evaluatie van het probleem.

- Voor gerichte kustplannen betekent dit dat uitgezocht dient te worden of in het gebied of de invloedssfeer van de geplande ingreep specifieke habitats liggen. Neem bv de gelokaliseerde paaigebieden van tong en schol (fig. 2a-d).
- Wat is de levenscyclus van de vis en waar liggen de verschillende habitats?
- Hoe kan een potentiële ingreep de transportbanen van habitat naar habitat beïnvloeden?

Binnen V&W-visie5 loopt momenteel een kwetsbaarheidsanalyse waarbij de levenscyclus en habitats van zoveel mogelijk vissoorten op een rij worden gezet (Z. Jager, pers. com.).

5.5.2 Hoe kwetsbaar is een soort?

Na de eerste analyse is een evaluatie proces nodig. De fig. 2 en 3 zijn hierbij belangrijk. Neem bv de transportprocessen en vestiging van de schol. Na de bevruchting zweven de eieren met de stroming weg. Door de advectie ontstaat een grote diffuse wolk, verspreid over een groot gebied (fig. 3, Talbot, 1977,1978, Van der Veer et al., 1998a). Slechts een klein deel van deze wolk zal beïnvloed worden door zelfs een zeer grote kustingreep. Dat

deel van de larven dat beïnvloed wordt bevindt zich al in de kustzone, een potentiële kinderkamer. Een kinderkamer wordt vooral bepaald door de aanwezigheid van voedsel. De ondiepe kustzone is zeer voedselrijk. Iedere verandering van de weg lijkt daarmee niet zo desastreus. Ook die larven die in dieper, minder voedselrijk, water terecht komen kunnen dit probleem waarschijnlijk oplossen door migratie (hoofdstukken 3 en 4, Boehlert & Mundy, 1988, Van der Veer & Witte, 1999).

De schar paait in de gehele kustzone (fig. 2). Vijftien dagen na de paai zal de eierenwolk nog veel groter zijn dan die van schol (fig. 3). Daarnaast bevinden de eieren en larven zich reeds in de kustzone. Kustingrepen zullen waarschijnlijk van minimale invloed zijn. De jaarlijkse variaties in recruitment die veroorzaakt worden door de steeds wisselende weerspatronen (Van der Veer et al., 1998a, Van der Veer & Witte, 1999) zijn waarschijnlijk groter dan de potentiële invloed van kustingrepen.

Tong is potentieel kwetsbaar met zijn beperkte genen uitwisseling tussen sub-populaties en kleine gelokaliseerde paaiplaatsen (hoofdstuk 2, fig. 2.). Echter, modelberekeningen hebben laten zien dat bv een eiland in zee waarschijnlijk niet veel invloed heeft op het percentage 'tonglarven' dat aankomt in de kustzone en Waddenzee (Lanters & Janssen, 1999, Jager et al., 1999). Alleen een eiland met damverbinding naar het vaste land lijkt een bedreigende kustingreep. Zie ook andere vissoorten in fig. 2.

De schol, schar en tong staan voor een vismodel met een levenswijze en voortplantingsstrategie waarin toeval een grote rol speelt. De vorige alinea's suggereren dat dergelijke soorten niet wezenlijk beïnvloed zullen worden door kustingrepen. Vissoorten die wel een precies afgestelde voortplantingsstrategie hebben lijken echter wel kwetsbaar. Een voortplantingsstrategie met korte precieze routes waarin toevalsprocessen slechts een kleine rol spelen, kunnen bedreigd worden door een verandering van de transportroutes. Echter, bestaan er wel zulke soorten in een dynamisch systeem als de Nederlandse kustzone?

Als vissoorten met een gedefinieerde voortplantingsstrategie bestaan, dan is het wel of niet bestaan van timing een belangrijk aspect. Het juiste tijdstip van aankomst lijkt juist dan van eminent belang.

Kan een verandering van het tijdstip van aankomst leiden tot een verlaging van het vestigingssucces?

Over de kwetsbaarheid van soorten kunnen de volgende onderzoeksvragen geformuleerd worden:

- Bestaan soorten met precieze voortplantingsstrategieën?
- Hebben deze soorten timing? Wat bepaalt die timing?

De toekomstige studie van Z. Jager zal een overzicht geven over lacunes in vissoorten met overlevingsstrategie. Daarmee kan de relevantie van de twee bovenstaande vragen worden bepaald.

5.5.3 Gereedschap

Modeller technieken zijn een belangrijk stuk gereedschap om de effecten van kustingrepen op vislarventransport van te voren in te schatten. Uit hoofdstuk 3 en tabel 4 blijkt dat in principe het ideale model nog niet gebruikt is. Echter voordat men met ontwikkeling daartoe begint, lijkt een gevoeligheidsanalyse op zijn plaats. In volgorde zou het stappen plan zijn:

1. De invloed van allerlei vormen van deeltjesgedrag (=larvengedrag) in een 3D-model op het transportproces met als indicator bv reistijd tot het bereiken van een bepaalde plek.
2. Gevoeligheids-analyse van de andere parameters en variabelen.
3. Afhankelijk van de resultaten van 2: waarschijnlijk is dit het invoeren van een actueel weersbeeld als wind- en stroming input. IJking van het model aan meetgegevens.

-
4. Eventueel invoeren van viskarakteristieken, o.a. op basis van punt 1 en op basis van bestaande of te ontwikkelen kennis. IJking van het model aan meetgegevens.

5.5.4 Nieuwe gebieden

Door het herstel van estuaria en de aanleg van eilanden ontstaan nieuwe gebieden. Om een wezenlijke bijdrage te kunnen leveren aan het functioneren van het ecosysteem dienen deze nieuwe gebieden wel aan minimum voorwaarden te voldoen. Het gedeeltelijk openen van het Haringvliet gecombineerd met een tweede Maasvlakte biedt mogelijkheden tot nieuwe ondiepe, produktieve kustzones. Echter modelberekeningen aan de saliniteit laten grote schommelingen zien in de saliniteit (Svasek, 1998). Zal dit gebied wel voldoen aan de basisvoorwaarde voor een normaal functionerend systeem? Welk type systeem wordt eigenlijk gewenst.

- Wat zijn de basis voorwaarden (ecotopen) voor een gewenst ecosysteem?

5.6 Conclusie

Gedurende dit document zijn vele vragen geformuleerd die te maken hebben met de bepalende factoren van het transport van vislarven, de invloed van transport op jaarklassterkte en andere factoren die de jaarklassterkte beïnvloeden. De variabiliteit in watertemperatuur, zee-stromingen en weer bepalen waarschijnlijk de jaarklassterkte (Leggett & Frank, 1997, Philipart et al., 1998, Van der Veer et al., 1998a,b, Van der Veer & Witte, 1999). De fundamentele vragen hoe dit nu precies geregeld is zijn nog lang niet opgelost.

De natuurlijke variabiliteit in jaarklassterkte is waarschijnlijk groter dan de potentiële invloed van kustingrepen. De transportprocessen hebben een dermate grote schaal (fig. 2, 3) dat de kustingrepen (die relatief kleinschalig zijn) geen wezenlijke invloed kunnen uitoefenen.

Door een constructie of ingreep in het kust- en zeesysteem zal de transportweg van larven veranderen. Door deze verschuivingen zal een deel van de larven elders terecht komen. Het zwaartepunt in het belang van opgroeigebieden kan daardoor verschuiven. Wat de gevolgen zijn van een andere hoeveelheid aangekomen vislarven op lokaal voedselwebniveau en stofstromen door dat voedselweb, is nog onbekend.

Op vispopulatie niveau zal waarschijnlijk weinig veranderen.

In het gehele transportproces lijkt temperatuur de cruciale factor. Temperatuur bepaalt (in volgorde van belangrijkheid):

- i) (bv Hovenkamp, de directe mortaliteit van eieren en larven 1991)
- ii) zeestromingen: De temperatuur van water en lucht beïnvloeden de zeestromingen (Van der Veer & Witte, 1999).
- iii) fysiologische ontwikkelingssnelheid en daarmee de component turbulente diffusie. Met name het kunnen aan en uitzetten van de advectie is een cruciale factor die gekoppeld is aan de latere levensstadia.
- iv) de predatiedruk (indirecte mortaliteit). Naarmate de temperatuur hoger is, is ook het basaal metabolisme (en daarmee de voedselbehoefte) van de predatoren hoger (Zijlstra & Witte, 1985).

6 Begrippenlijst

Aminosuren	Chemische verbindingen die de bouwstenen van een eiwit vormen. De algemene structuur van een aminozuur is $H_2N-CR-COOH$. R is hierbij een variabele groep.
Basaal metabolisme	Het minimum aan energie omzetting dat moet gebeuren in een cel en organisme om het goed functionerend in leven te houden.
Biochemie	Chemische aspecten van de biologie: met name de studie van biologische reactie (kinetika en mechanismen). In het algemeen zijn die eiwit en enzym gecatalyseerd.
Copepoda	Roeipootkreeftjes (crustacea <2mm) die tot het zooplankton en het benthos behoren: onderdeel van het meiofauna.
Endocriene ritme	Ritme in hormoonspiegel dat invloed heeft op de manier van functioneren.
Endoritmisch	Van endogene ritmiek, een ritme of cyclus in activiteiten hebben die door een lichamelijke impuls geregeld worden. Vaak zijn hormonen de sturende actoren.
Inprinting	Habitats, met name paaiplaatsen, hebben hun eigen chemisch milieu (karakter cq "vingerafdruk"). In de ei- en larvefase slaat het organisme deze chemische vingerafdruk op om daarmee in latere levensfasen de juiste habitat weer terug te kunnen vinden.
Jaarklassterkte	Het aantal dieren van een bepaalde generatie dat op een ijkmoment nog in leven is.
Mechanosensorisch systeem	Het samenhangend geheel aan spieren en zintuigen die een organisme vormen.
Meiofauna	Kleine bodemdieren (< 5 mm)
Nematoda	Zeer kleine rondwormen(0,5 - 3mm): Op stofstromenniveau van de Noordzee, kwantitatief één van de belangrijkste diergroepen; onderdeel van het meiofauna.
Niche	Set aan abiotische en biotische omstandigheden die samen een unieke levensomgeving creëren. Slechts een beperkte hoeveelheid soorten kan van een niche gebruik maken. In opportunistisch georiënteerde ecosystemen, zijn het vaak meerdere soorten die een bepaalde niche kunnen bezetten. In stabiele ecosystemen kunnen niches bestaan die geschikt zijn voor slechts een soort.
Osmotische stress	Eisen aan het lichaam die ontstaat doordat oplosmiddel het lichaam wil indringen terwijl het lichaam zijn opgebouwde concentratie verschil wil behouden (zie ook osmoregulatie).
Osmoregulatie	Cellen hebben van een andere concentratie aan stoffen dan de omgeving om hun heen. Ze reguleren deze concentratie verschillen om daarmee gunstige interne condities te creëren voor de noodzakelijke, gevoelige biologische reacties en processen. Bij concentratie verschillen tussen twee lichamen ontstaan twee krachten om de concentratieverschillen op te heffen: <ul style="list-style-type: none">• De opgeloste deeltjes in het hoger geconcentreerde lichaam willen naar het

	lager geconcentreerde lichaam diffusie.
	<ul style="list-style-type: none">• Het oplosmiddel wil van het lager geconcentreerde lichaam naar het hoger geconcentreerde lichaam: osmose.
Ostracoda	Mosselkreeftjes (crustacea): benthische soorten $\pm 2,5$ mm.
Pelagisch	In de waterfase/kolom.
Recruitment	Jaarlijkse aanwas van de populatie.
Reynolds getal	Combinatie van stroomlijn, kracht en manier van bewegen die de totaal weerstand bepalen van een bewegend lichaam ten opzichte van het medium waarin het zich begeeft.
Siphon	Buis die schelpdieren gebruiken om water aan te zuigen of af te voeren.
Serologisch	Te maken hebbende met de waterige fractie van bloed.

7 Literatuurlijst

- Anger, K., Spivak, E., Luppi, T. (1998). Effects of reduced salinities on development and bioenergetics of early larval shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **220**: 287-304.
- Bailey, K.M. (1997). Structural dynamics and ecology of flatfish populations. *J. Sea Res.* **37**: 269-280.
- Bergman, M.J.N., Van der Veer, H.W., Stam, A., Zuidema, D. (1989). Transport mechanisms of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) from the coastal zone into the Wadden Sea nursery area. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* **191**: 43-49.
- Blaxter, J.H.S. (1986). Development of sense organs and behaviour of Teleost Larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115**: 98-114.
- Boehlert, G.W., Mundy, B.C. (1988). Roles of behavioural and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *Am. Fish. Soc. Symp.* **3**: 51-67.
- Burke J.S., Miller J.M., Hoss D.E. (1991). Immigration and settlement pattern of *Paralichthys dentatus* and *P. lethostigma* in an estuarine nursery, North Carolina, U.S.A. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 393-405.
- Burke, J.S., Uene, M., Tanaka, Y., Walsh, H., Maeda, T., Kinoshita, I., Seikai, T., Hoss, D.E., Tanaka, M. (1998). The influence of environmental factors on early life history patterns of flounders. *J. Sea Res.* **40**: 19-32.
- Carter, C.G., Grove, D.J., Carter, D.M. (1991). Trophic resource partitioning between two coexisting flatfish species off the north coast of Anglesey, North Wales. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 325-335.
- Champalbert, G., Macquart-Moulin, C., Patrity, G., Le Direach-Boursier, L. (1992). Light control of vertical movements of larvae and juvenile sole (*Solea solea* L.). *Mar. Behav. Physiol.* **19**: 263-283.
- Creutzberg, F., Eltink, A.Th.G.W., Van Noort, G.J. (1978). The migration of plaice larvae *Pleuronectes platessa* into the western Wadden Sea. D.S. McLusky and A.J. Berry (eds): Physiology and behaviour of marine organisms: 243-251.
- De Veen, J.F. (1978). On selective tidal transport in the migration of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) and other flatfish species. *Neth. J. Sea Res.* **12**: 115-147.
- Exadactylos, A., Geffen, A.J., Thorpe, J.P., Berghahn, R., (1998). Population structure of the Dover sole, *Solea solea* L., in a background of high gene flow. *J. Sea Res.* **40**: 117-129.
- Fortier, L., Leggett, W.C. (1982). Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 1150-1163.
- Fuiman, L.A. (1997). What can flatfish ontogenies tell us about pelagic and benthic lifestyles? *J. Sea Res.* **37**: 257-267.
- Gibson, R.N. (1997). Behaviour and the distribution of flatfishes. *J. Sea Res.* **37**: 241-256.

-
- Gibson, R.N., Pihl, L., Burrows, M.T., Modin, J., Wennhage, H., Nickell, L.A. (1998). Diel movements of juvenile plaice *Pleuronectes platessa* in relation to predators, competitors, food availability and abiotic factors on a microtidal nursery ground. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **165**: 145-159.
- Grønkjær, P., Wieland, K. (1997). Ontogenetic and environmental effects on vertical distribution of cod larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **154**: 91-105.
- Harding, D., Nichols, J.H., Tungate, D.S. (1978). The spawning of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North sea and English Channel. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* **172**: 102-113.
- Hovenkamp, F. (1991). On the growth of larval plaice in the North Sea. *Academisch proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen*, 96 pp.
- Jager, Z. (1999). Processes of tidal transports and accumulation of larval flounder (*Platichthys flesus* L.) in the Ems-Dollard nursery. *Academisch proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen*, 192 pp.
- Jager, Z., Jansen, R., Lanters, R. (1999). Eerste conclusies over uitbreiding Maasvlakte en effecten op larventransport. *Memo RIKZ aan F. Heinis*, 4 pp.
- Karakiri, M., Berghahn, R., Van der Veer, H.W. (1991). Variations in settlement and growth of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the Dutch waddensea as determined by otolith microstructure analysis. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 345-351.
- Kerstan, M. (1991). The importance of rivers as nursery grounds for 0- and 1-group flounder (*Platichthys flesus* L.) in comparison to the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 353-366.
- Lanters, R.L.P., Janssen, R.R. (1999). Analyse van het effect van een kunstmatig eiland in zee op de intrek van vislarven in de Waddenzee. *RIKZ werkdocument RIKZ-AB 99.104x*, 42 pp.
- Leggett, W.C., Frank, K.T. (1997). A comparative analysis of recruitment variability in North Atlantic flatfishes - Testing the species range : hypothesis. *J. Sea Res.* **37**: 281-299.
- Marchand, J. (1991). The influence of environmental conditions on the settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Neth. J. Sea Res.* **27**: 307-316.
- McClintock, J.B., Baker, B.J. (1997). Palatability and chemical defense of eggs, embryos and larvae of shallow-water antarctic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **154**: 121-131.
- Miller, J.M., Burke, J.S., Fitzhugh, G.R. (1991). Early life history patterns of Atlantic North American flatfish: likely (and unlikely) factors controlling recruitment. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 261-275.
- Müller, U.K. (1997). In the wake of the fish: on the hydrodynamic interactions between swimming fish and water, the effects of ontogenetic stages and swimming kinematics. *Academisch proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen*, 149 pp.
- Neuman, M.J., Able, K.W. (1998). Experimental evidence of sediment preference by early life history stages of windowpane (*Scophthalmus aquosus*). *J. Sea Res.* **40**: 33-41.

-
- Nielsen, E., Bagge, O., MacKenzie, B.R. (1998). Wind-induced transport of plaice (*Pleuronectes platessa*) early life-history stages in the Skagerrak-Kattegat. *J. Sea Res.* **39**: 11-28.
- Osse, J.W.M., Van den Boogaart, J.G.M. (1997). Size of flatfish larvae at transformation, functional demands and historical constraints. *J. Sea Res.* **37**: 229-239.
- Philippart, C.J.M., Henderson, P.A., Johannessen, T., Rijnsdorp, A.D., Rogers, S.I. (1998). Latitudinal variation in fish recruits in Northwest Europe. *J. Sea Res.* **39**: 69-77.
- Praagman, N. (1993). Schollarven, van paaiploots naar kinderkamer, een transport fenomeen. *DGW rapport: RIKZ nummer C-5862 850*.
- Reichert, M., Daan, R. (1992). Ecologische profielen van marien zoöplankton. *wsv* **93.083**: 220 pp.
- Rijnsdorp, A.D., Van Stralen, M., Van der Veer, H.W. (1985). Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**: 461-470.
- Rønnestad, I., Koven, W., Tandler, A., Harel, M., Fyhn, H.J. (1998). Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquacult.* **162**: 157-170.
- Rozemeijer, M.J.C., De Kok, J., Boon, J., de Vlas, J. (1999). Towards an assessment of the effects of some artificial island-designs on the Dutch coastal system; part I: modelling hydrodynamics, suspended particulate matter and chlorophyll-a. *Germ. J. Hydrogr.:* **submitted**.
- Rozemeijer, M.J.C., de Vlas, J. (1999). Een eerste inschatting van de ecologische effecten van een eiland in zee. *RIKZ rapport AB 99.136x, in prep.*
- Ryland, J.S. (1996). Observations on the development of larvae of the plaice, *Pleuronectes platessa* L., in aquaria. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **30**: 177-195.
- Smit, M.J., Borup, I., Lourens, J.M., Van Vessem, P. (1998). Landen op zee 2. *RIKZ rapport 98.025*, 98 pp.
- Svasek (1998). Hydraulische aspecten Maasvlakte 2, berekend met RIJMAMO 3D. *CD-Rom 98430/1063*.
- Talbot, J.W. (1977). The dispersal of plaice eggs and larvae in the Southern Bight of the North Sea. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **37**: 221-248.
- Talbot, J.W. (1978). Changes in plaice larval dispersal in the last fifteen years. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* **172**: 114-123.
- Van der Land, M.A. (1991). Distribution of flatfish eggs in the 1989 egg surveys in the southeastern North Sea, and mortality of plaice and sole eggs. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 277-286.
- Van der Veer, H.W., Berghahn, R., Miller, J.M., Rijnsdorp, A.D. (1998b). The 1996 Flatfish Symposium, a summary report. *J. Sea Res.* **40**: 173-177.

Van der Veer, H.W., Pihl, L., Bergman, M.J.N. (1990). Recruitment mechanisms in North Sea plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **64**: 1-12.

Van der Veer, H.W., Witte, J.IJ. (1999). Year-class strength of plaice *Pleuronectes platessa* in the Southern Bight of the North Sea: a validation and analysis of the inverse relationship with winter seawater temperature. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **184**: 245-257.

Van der Veer, H.W., Ruardij, P., Van den Berg, A.J., Ridderinkhof, H. (1998a). Impact of interannual variability in hydrodynamic circulation on egg and larval transport of plaice *Pleuronectes platessa* L. in the southern North Sea. *J. Sea Res.* **39**: 29-40.

Van Stralen, M. (1985). Intrek van schol- (*Pleuronectes platessa*) en tong- (*Solea solea*) larven in de Oosterschelde en de Westelijke Waddenzee. *Studentenverslag RIVO ZE 82-03*, 7 hoofdstukken.

Wennhage, H., Gibson, R.N. (1998). Influence of food supply and a potential predator (*Crangon crangon*) on settling behaviour of plaice: (*Pleuronectes platessa*). *J. Sea Res.* **39**: 103-112.

Werner, F.E., Quinlan, J.A., Blanton, B.O., Luettich, R.A., Jr. (1997). The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *J. Sea Res.* **37**: 195-212.

Zijlstra, J.J., Witte, J.IJ. (1985). On the recruitment of 0-group plaice in the North Sea. *Neth J. Zool.* **35**: 360-376.

8 Tabellen

Tabel 1 De classificatie en karakterisering van verschillende substadia van de larve van schol
(*Pleuronectes platessa*, L) (Ryland, 1966)

Stadium	onderverdeling	Karakteristieken
1	a-c	Dooierzak aanwezig met steeds kleinere hoeveelheid reserve voedsel
	d	Alleen nog maar een dooierzakje aanwezig
2	a	Dooierzak geresorbeerd, notochord nog steeds recht
	b	Hypurale rudiment aanwezig
3	a	Hypurale vinstralen beginnen zich te vormen, de vin randen groeien
	b	Notochord begint zich te krommen tot een echte staart. De ogen zijn nog steeds symmetrisch.
	c	Caudale notochord begint te buigen (< 45°)
4	a	Caudale notochord buigt meer en meer (45-90°)
	b	Caudale notochord staat rechtop, vinstralen raken ontwikkeld.
	c	Ogen assymetrisch, platvisvorm begint zich te ontwikkelen
5	a	Ogen assymetrisch, migrerend oog nog niet zichtbaar van de andere kant.
	b	Ogen assymetrisch, migrerend oog wel zichtbaar van de andere kant.
5		Pupil van het migrerend oog goed zichtbaar van de andere kant

Tabel 2 Aantal daggraden voor verschillende tussenstadia van ontwikkeling van schol. Gemiddelden of ruwe schatting gegeven (± teken) gegeven met standaard deviatie tussen haakjes.

Fase	Gemiddelde	cv	refs.
Eistadium (tm V)	114,1 (±26,4)	23,2	Harding et al., 1978
Hatching tm 4b	+ 550		Ryland, 1966
Hatching tm 4b'	274,1 (±6,2)	2,3	Hovenkamp, 1991
Hatching tm 4b'	605,6 (±105,8)	17,5	Harding et al., 1978

Tabel 3 Formule en parameters om de ontwikkelingsduur (OD, in dagen) van verschillende stadia van scholeieren en -larven te berekenen aan de hand van de zeewatertemperatuur (T). Deze formule neemt aan dat het aantal daggraden voor verschillende tussenstadia constant is (Talbot, 1977).

$$OD = a + b ({}^{10}\text{Log } T)$$

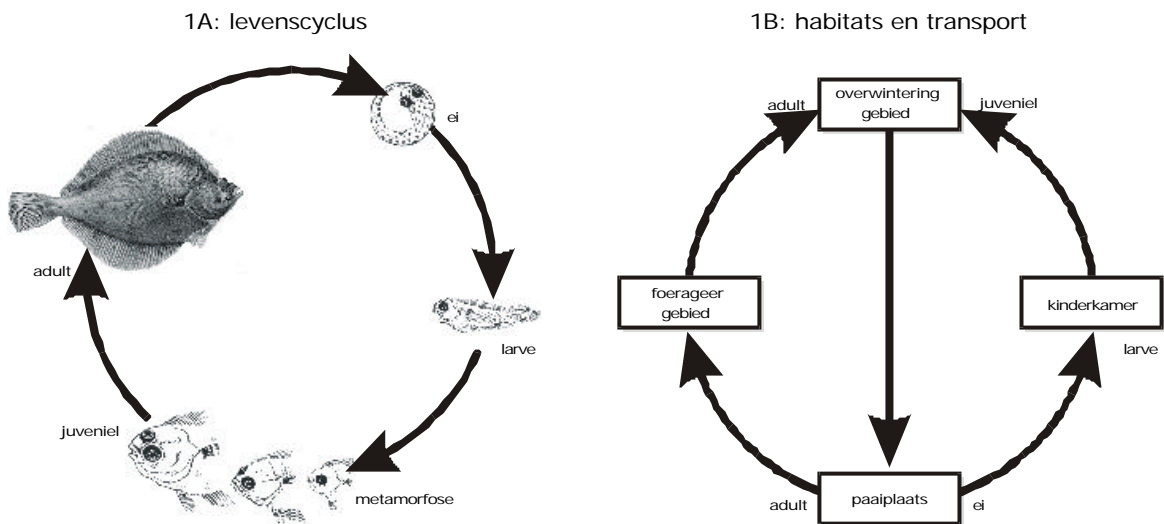
Stadium	a	b
Ei		
Ia	6.14	-5.01
Ib	11.73	-9.62
II	21.53	-17.83
III	31.08	-25.14
IV	40.37	-32.10
V	53.71	-42.01
Larve		
1a-d	50.27	-40.62
2a,b	125.98	-105.07
3a-c	207.36	-170.90
4a,b	299.64	-244.66

Tabel 4 Overzicht van de verschillende transportmodellen die gebruikt zijn in de afgelopen jaren.

Publicatie	Model	aanleverend model	reëel windjaar/ jaargemiddelde	dimensie	viskarakteristieken	Opmerkingen
Praagman, 1993	ZUNOWAK-SIMONA		constante wind (geselecteerd)	2D	<ul style="list-style-type: none"> opgeloste stof horizontale diffusie 	Beide modellen van Praagman gaven gelijkwaardige resultaten
	ZUNOWAK-WAQUA		- "-	3D (4 lagen)	<ul style="list-style-type: none"> deeltje 3D-diffusie 	
Van de Veer et al., 1998	FYFY	HAMSON (3D)	reële weerbeeld (6 uur gemid.)	2D	<ul style="list-style-type: none"> opgeloste stof horizontale diffusie 	
Lanters & Janssen, 1999	SIMPAR-SIMONA	WAQUA	constante wind (geselecteerd)	2D	<ul style="list-style-type: none"> deeltje horizontale diffusie 	
Jager, 1999	VIVECS		actuele waterbeweging (ieder 20 min)	2D (8 lagen)	<ul style="list-style-type: none"> komen uit de vergelijking 	Dit model berekent een dwarsdoorsnede van de waterkolom en niet de verplaatsing over afstand

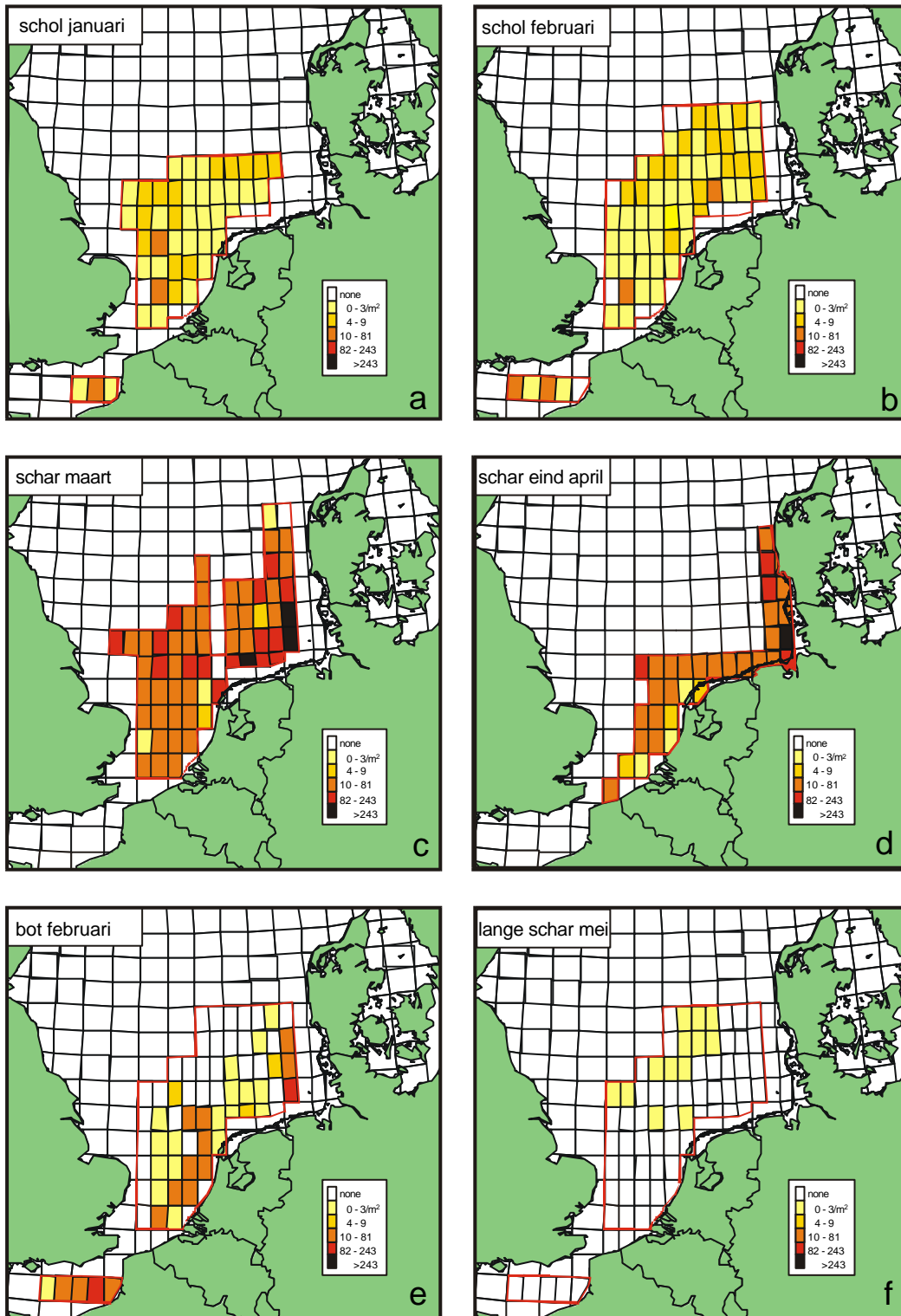
9 Figuren

Figuur 1. Schematische weergave van de verschillende habitats (1a) en de levensstadia van platvis (1b) en de processen die daarbij een rol spelen (1c,d). Afhankelijk van de soort kan in de verschillende levensfasen actief gebruik gemaakt worden van (endoritmisch) selectief getijstroom transport. De larve vestigt zich na metamorfose in de kinderkamer (figuur 1 c,d; aangepast naar Boehlert & Mundy, 1988, Jager, 1999).

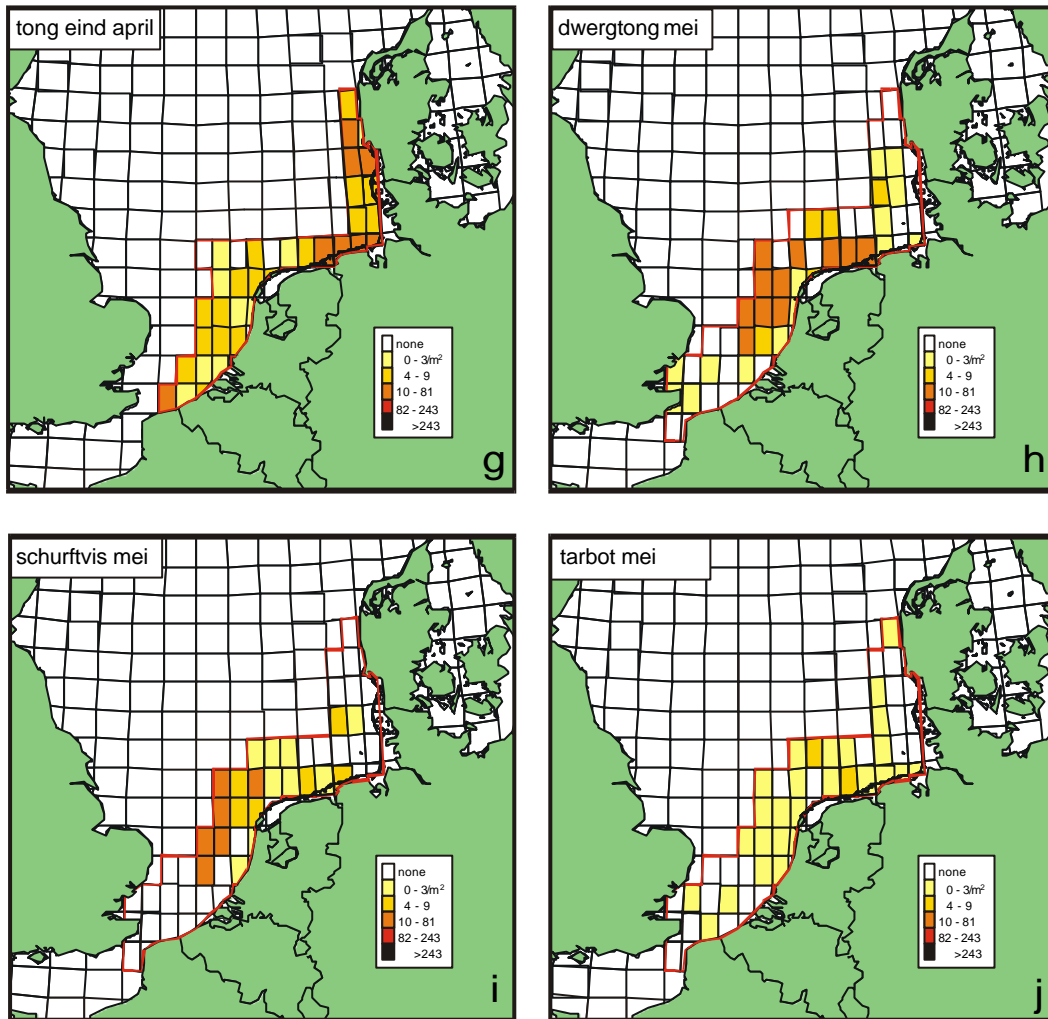


1 C	habitat	Plankton	nearshore	tidal inlet	estuary/nursery	
		<p>fish movement water movement</p>				
1 D	physical process	Advection Ekman transport cross shore bottom transport	alongshore currents	tidal flux	accumulation	concepts: carrying capacity
	biological process	migration	orientation to estuarine system	tidal migration	retention	recruitment
	fishes' activity	larval drift	inshore movement	circatidal rythms	settlement	utilisation of nursery
	stimuli	light, temperature, plankton distribution	diel stimuli	tidal stimuli	habitat structure	prey distribution
	fishes' behaviour	vertical movement	circadian activity rythms	swimming	habitat selection	feeling, predator avoidance

Figuur 2.1. Distributie van eieren van verschillende platvissoorten in verschillende maanden (aangepast naar Van der Land, 1991).

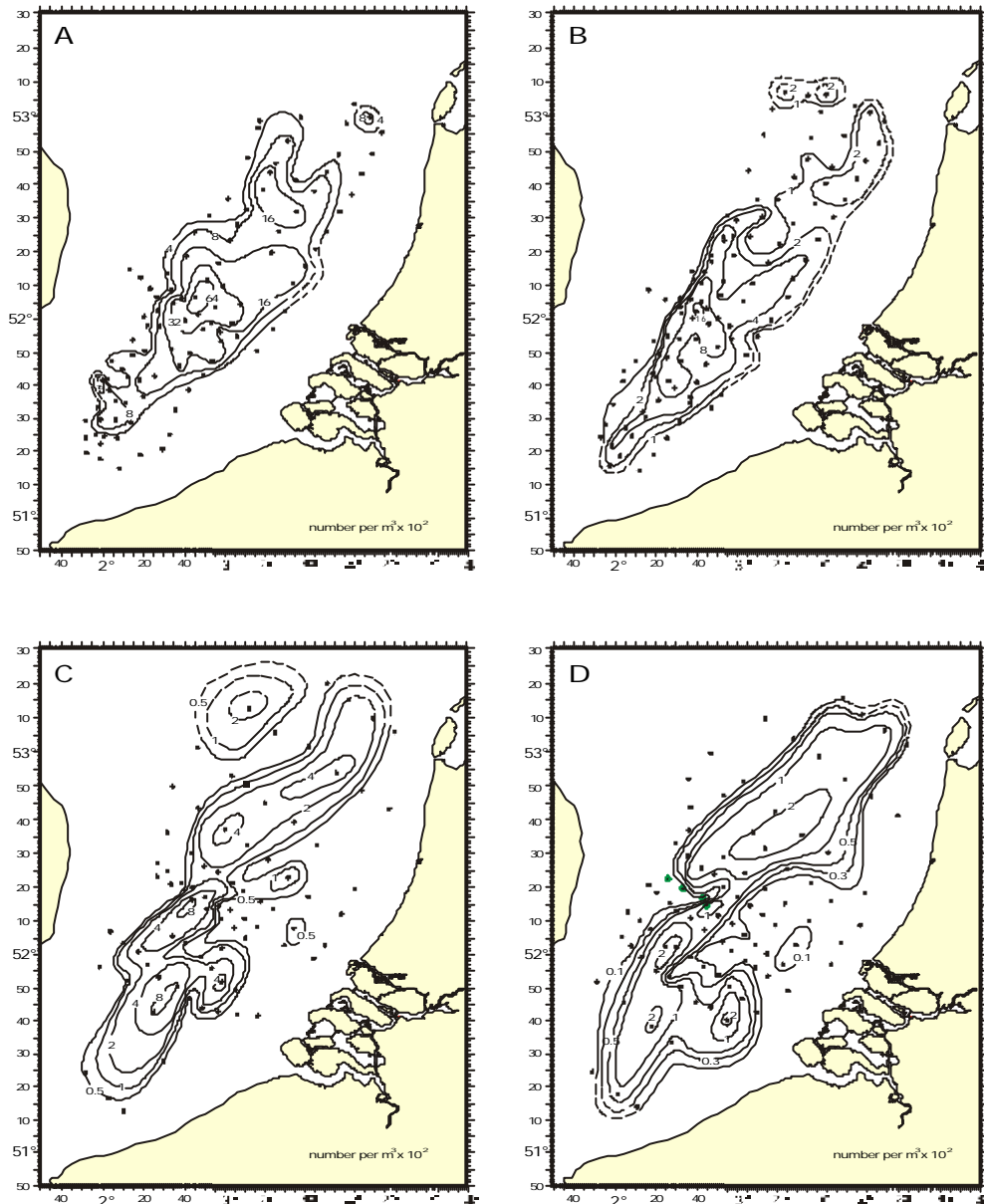


Figuur 2.2. Distributie van eieren van verschillende platvissoorten in verschillende maanden (aangepast naar Van der Land, 1991).



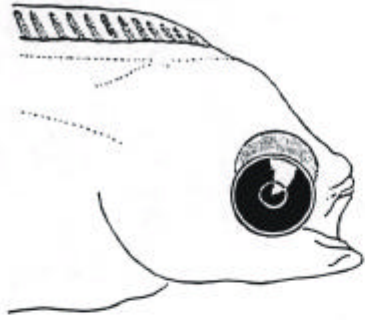
Figuur 3. De verdeling van scholeieren en -larven twee tot drie weken na de paai (aangepast naar Talbot, 1978):

- A: stadium 5 eieren, 5-10 februari 1962; ± 12 dagen na de paai.
- B: stadium 1 larven, 14-20 februari 1962; ± 21 dagen na de paai, 9 dagen na A.
- C: stadium 4 eieren, 4-6 februari 1969; ± 10 dagen na de paai.
- D: stadium 1 larven, 12-14 februari 1969; ± 18 dagen na de paai, 8 dagen na C.

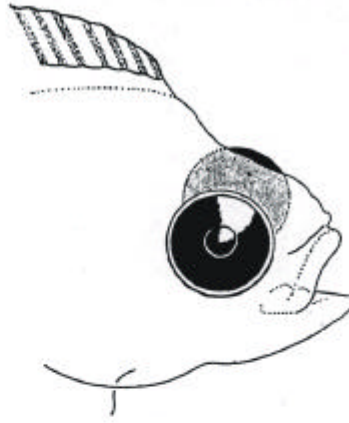


Figuur 4. De verschillende ontwikkelingsstadia van de schol (aangepast naar Ryland, 1966).

4a



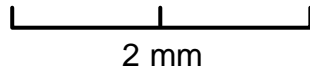
4b



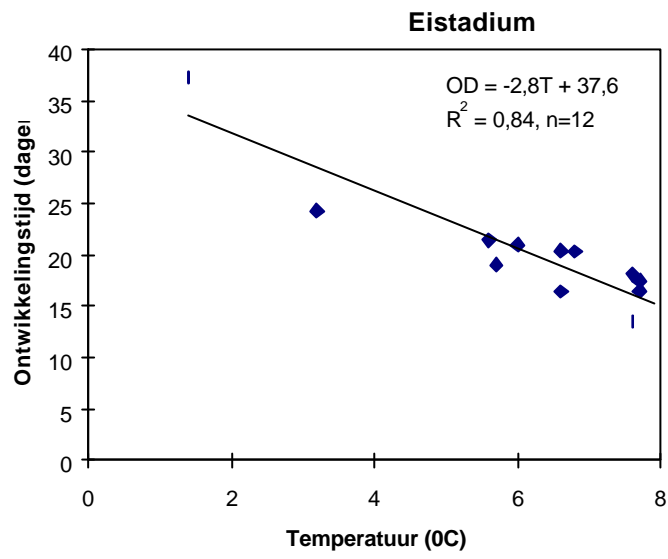
4b'



5



Figuur 5. Invloed van zeewatertemperatuur op de ontwikkelingsduur van scholeieren tot en met het stadium 5 ei (data van Harding et al., 1978).



Colofon

© december 1999

Dit rapport maakt onderdeel uit van de onderzoeken die in het kader de nota 'Toekomst van de nationale luchthaven" zijn verricht. De nota is een uitgave van het ministerie van Verkeer en Waterstaat in samenwerking met de ministeries van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer en van Economische Zaken.

Drukwerk omslag: Kwak, Van Daalen & Ronday

Drukwerk binnenwerk: Reprografische Dienst, ministerie van Verkeer en Waterstaat

Bestelnummer: RLD 160

Bestellen: Ministerie van Verkeer en Waterstaat
telefoon: 070 - 351 7086
telefax: 070 - 351 6111