

RIVO-Nederlands Instituut voor Visserijonderzoek

Postbus 68
1970 AB IJmuiden
Tel.: 0255 564646
Fax.: 0255 564644
Internet: postkamer@rivo.dlo.nl

Postbus 77
4400 AB Yerseke
Tel.: 0113 672300
Fax.: 0113 573477

Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Bibliotheek (Middelburg)

RIVO Rapport

Nummer: C039/00

C-14065 850

Deskstudie Draagkracht Westerschelde voor jonge vis.

Prof. Dr. N. Daan

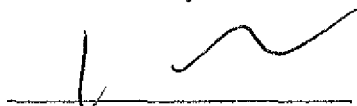
Opdrachtgever: Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ middelburg
T.a.v. de heer Drs H. Verbeek, Projectleider Zeekennis
Postbus 8039
4330 EA Middelburg

Project nummer: 324 75532 03

Contract nummer: Opdrachtbonnummer 67001352 d.d. 15/05/2000

Akkoord: Dr. P. Hagel
Directeur Visserijonderzoek RIVO

Handtekening:



Datum: november 2000

Aantal exemplaren:	25
Aantal pagina's:	28
Aantal tabellen:	1
Aantal figuren:	5
Aantal bijlagen:	-

In verband met de
verzelfstandiging van de
Stichting DLO, waartoe tevens
RIVO behoort, maken wij sinds
1 juni 1999 geen deel meer uit
van het Ministerie van
Landbouw, Natuurbeheer en
Visserij. Wij zijn geregistreerd in
het Handelsregister Centraal
Nederland nr. 09098104 BTW
nr. NL 806511618B14

De Directie van het RIVO is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van het RIVO; opdrachtgever vrijwaart het RIVO van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets van dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave:

Samenvatting	3
1. Inleiding.....	4
2. Ecologische draagkracht en definities.....	5
3. Toespitsing op kinderkamerfunctie	7
3.1 Definitie.....	7
3.2. Algemeen.....	7
3.3. Relevante gilden	9
3.3.1. Residente soorten	9
3.3.2. Mariene soorten met nurseries	9
3.3.3. Anadrome soorten met nurseries.....	11
3.4. Dichtheidsafhankelijke processen.....	11
3.5. Stuurvariabelen.....	13
3.6. Monitoring	13
4. De Westerschelde.....	15
4.1. Visgemeenschap.....	15
4.2. Habitats	16
4.3. Beheersaspecten.....	17
5. Toetsbare hypothesen	18
6. Voorstellen voor onderzoek	19
6.1. Beperkingen bestaande bestandsopnamen.....	19
6.2 Gerichte bestandsopnamen	19
6.3 Estuarine Residents	20
7. Discussie.....	21
8. Literatuur	23
9. Tabellen.....	25
10. Figuren.....	26

Samenvatting

In het kader van het deelproject Kinderkamerfunctie Westerschelde, onderdeel van het project ZEEKENNIS van het RIKZ, is het begrip ecologische draagkracht tegen het licht gehouden in relatie tot het beschikbaar maken van gegevens, die voor het beheer van de Westerschelde van belang kunnen zijn.

Draagkracht wordt in de ecologische literatuur op verschillende wijze gedefinieerd en gehanteerd en er is geen unaniem aanvaarde betekenis. In relatie tot de kinderkamerfunctie van een water moet de definitie gezocht worden in de maximum productie in aantallen jonge vis binnen de randvoorwaarden opgelegd door de hoeveelheid voedsel en effecten van predatie. In deze zin is draagkracht echter geen constante grootheid maar is zelf een variabele, die bepaald wordt door veranderingen in de biotische en abiotische omstandigheden van jaar op jaar. In zoverre lijkt deze grootheid ongeschikt om effecten van inrichtingsmaatregelen ten behoeve van het beheer tot uitdrukking te brengen.

Met betrekking tot de potentiële kinderkamerfunctie voor verschillende soorten is een indeling in gildes relevant, omdat er grote verschillen bestaan in de wijze waarop de kustwateren door de soorten gebruikt worden in verschillende levensfasen. Alleen voor soorten die obligaat zijn aangewezen op kustgebonden kinderkamers (met name enkele platvissoorten) lijkt draagkracht een hanteerbaar uitgangspunt, omdat facultatieve gebruikers even goed elders terecht kunnen, terwijl draagkracht voor residente soorten niet specifiek betrekking heeft op de kinderkamerfunctie voor deze soorten, maar op alle populatie-regulerende processen.

Het begrip draagkracht in relatie tot kinderkamerfunctie steunt op de overweging dat de produktie aan jonge dieren gereguleerd wordt door dichtheidsafhankelijke processen en hiervoor zijn ook veel aanwijzingen in de beschikbare literatuur. Niettemin blijkt het vrijwel ondoenlijk om de dichtheidsafhankelijke mechanismen te achterhalen, enerzijds door de verwevenheid van groei en sterfte en anderzijds door de enorme ruis op de verzamelde gegevens. Gezien de aard van de verzamelde gegevens tijdens bestandsopnamen in de Westerschelde is het onwaarschijnlijk dat deze de ware aard van de dichtheidsafhankelijke processen kunnen verhelderen, terwijl het bestaan van dichtheidsafhankelijke regulering op voorhand aannemelijk is.

Vanuit het oogpunt van beheer ligt het meer voor de hand om het begrip draagkracht in overdrachtelijke zin te hanteren en als afgeleide te zien van het areaal van geschikt habitat voor jonge vis. Wanneer immers het effect van inrichtingsmaatregelen op de omvang van geschikt habitat bepaald kan worden, kan hieruit afgeleid worden wat het effect op 'draagkracht' m.b.t. de produktie van recruten is. Een dergelijke benadering zou een bijstelling van het oorspronkelijke onderzoekvoorstel binnen het project ZEEKENNIS inhouden.

In dit verband moet gekonkludeerd worden dat de beschikbare gegevens niet optimaal geschikt zijn om de affiniteit van jonge vis voor bepaalde habitats vast te stellen. Het kan daarom wenselijk zijn een nieuw veldonderzoek te entameren dat specifiek gericht is op het vaststellen van verbanden tussen abundantie en habitatkarakteristieken.

1. Inleiding

Rijkswaterstaat Directie Zeeland draagt de verantwoordelijkheid voor een goed beheer van het Westerschelde estuarium, waarbij afwegingen gemaakt moeten worden tussen de diverse gebruiksfuncties, zoals een veilig scheepvaartverkeer, een uitstekende waterkwaliteit en een optimale natuur. Hierbij wordt de Westerschelde gezien als een ecosysteem met een eigen structuur en karakteristieke functies, hoewel het vanzelfsprekend ook een systeem is dat aan beide zijden open is en in belangrijke mate beïnvloed wordt door de afvoer van de Schelde enerzijds en de uitwisseling met Noordzeewater door getijdewerking anderzijds. Het feit dat lokale ingrepen zoals uitdieping van de vaargeul en het teruggeven van polders aan de zee een verstrekende invloed heeft binnen het gehele systeem maar niet noemenswaardig daarbuiten rechtvaardigt echter een dergelijke benadering.

Binnen het beheerskader wordt de kinderkamerfunctie als een belangrijk onderdeel van het ecosysteem gezien. Er bestaat daarom behoefte aan een beter onderbouwd en gekwantificeerd beeld van deze functie. Als onderdeel van het project ZEEKENNIS van het RIKZ is een deelproject "Kinderkamerfunctie Westerschelde" geformuleerd, dat als hoofddoel heeft het compileren en toegankelijk maken van beschikbare gegevens en informatie ten behoeve van een efficiënt en effectief gebruik daarvan bij beheersvraagstukken. Het deelproject is verder opgesplitst in een viertal sub-projecten, waarvan het vierde antwoord moet geven op de vraag **'of het mogelijk is om op basis van de beschikbare informatie uitspraken te doen over de draagkracht van het Westerschelde kinderkamersysteem, en zo ja, wat deze draagkracht is?'** (RIKZ, 1999).

Het projectplan (RIKZ, 1999) zegt hierover:

'De term draagkracht impliceert een bovengrens aan het aantal organismen dat binnen een bepaald systeem kan functioneren: indien de aantallen of dichtheden van organismen deze bovengrens benaderen of overschrijden zullen terugkoppelingsprocessen optreden die de groei of reproductie doen afnemen en de mortaliteit of migratie doen toenemen. In die zin wordt de draagkracht van een systeem bepaald door dichtheidsafhankelijke relaties. Voor het identificeren van de draagkracht van het Westerschelde kinderkamersysteem is het dus van belang om te weten in hoeverre de processen groei, mortaliteit, migratie en reproductie dichtheidsafhankelijk zijn.'

Hoewel hier in algemene zin weinig op af te dingen valt is de situatie in werkelijkheid zeer gecompliceerd. Het begrip 'draagkracht' wordt veelvuldig in verschillende zin gebruikt. Bovendien is het de vraag of de bijeengebrachte gegevens zich lenen voor het opstellen van toetsbare hypothesen en het beantwoorden van de hamvraag. Feitelijk bestond er onzekerheid of het in dit stadium wenselijk was om een dergelijk onderzoek uit te besteden. Om deze reden is gekozen voor een andere benadering voor deelproject 4, waarbij in een deskstudie het begrip draagkracht nader wordt uitgewerkt in relatie tot de kinderkamerfunctie van de Westerschelde en waarbij tevens wordt ingegaan op mogelijk toetsbare hypothesen en concrete onderzoeksvoorstellen dienaangaande. Dit rapport poogt hierin te voorzien.

2. Ecologische draagkracht en definities

Het begrip draagkracht ('carrying capacity') wordt in de ecologie op verschillende wijze gebruikt en geïnterpreteerd. Kashiwa (1995) geeft een goed historisch overzicht van de toepassing van het begrip in de wetenschappelijke literatuur en hieraan zijn de hier vermelde definities grotendeels ontleend.

Draagkracht had oorspronkelijk betrekking op empirische schattingen van het **typische maximum aantal individuen van een soort dat in een bepaald habitat voor kan komen** (de natuurlijke evenwichtssituatie) onder invloed van zowel voedselomstandigheden maar met name ook bescherming tegen predatoren. Deze betekenis deed zijn intrede in de dertiger jaren van de vorige eeuw, waarbij de dichtheidsafhankelijkheid duidelijk als sturende factor werd gezien.

In de vijftiger jaren werd draagkracht direct gekoppeld aan, en gelijkgesteld met, **de asymptoot van de logistische groeicurve van een soort of populatie**. Het gaat hier om een specifiek theoretisch model, waarmee aantalsveranderingen van populaties in het laboratorium (onder constante omstandigheden van voedsel en ruimte) zich uitstekend lieten verklaren. Hoewel het moeilijk is hiervoor bewijzen te verzamelen, wordt vaak aangenomen dat logistische groei evenzo ten grondslag ligt aan de ontwikkeling en regulering van natuurlijke populaties. MacCall (1990) hanteert een iets andere definitie: **de populatiedichtheid waarbij de per capita populatiegroeisnelheid nul is**. Hoewel niet strikt gerelateerd aan logistische groei, is deze definitie feitelijk een afgeleide van de vorige, omdat ook bij de asymptoot van de logistische groei de groeisnelheid gelijk aan nul is. Ook bij deze formuleringen is dichtheidsafhankelijkheid (groei, reproductie, predatie) het verantwoordelijke mechanisme. Het probleem hierbij is echter dat het in alle gevallen om een dynamisch equilibrium gaat, omdat abiotische factoren fluctueren en daarmee ook alle biotische, dichtheidsafhankelijke factoren. De gevolgen zijn welbekend van (bijvoorbeeld) niet in fase fluctuerende predator- en prooipopulaties.

In de tachtiger jaren kwam nog een nieuwe betekenis in zwang, waarbij niet meer de individuele soort als uitgangspunt genomen werd maar het ecosysteem. In deze betekenis kan draagkracht in empirische zin betrekking hebben op **de produktiviteit of totale biomassa van alle 'standing stocks' binnen de randvoorwaarden opgelegd door voedsellimitering en effecten van predatie en exploitatie**. Binnen theoretische ecosysteemmodellen kan draagkracht ook betrekking hebben op andere maten van ecosysteem 'performance' (maximale energietransfer, minimale entropie, maximale dominantie etc.).

Al met al is het duidelijk dat er binnen de ecologie geen unaniem aanvaarde betekenis van draagkracht bestaat en dat het gebruik van de term afhangt van de invalshoek van de onderzoeker of gebruiker. Niettemin leunt het begrip in sterke mate op het uitgangspunt dat populaties of ecosystemen in een toestand van semi-equilibrium verkeren. Het is de vraag of mariene ecosystemen hieraan voldoen, omdat een relatief veel groter deel van de plantaardige en dierlijke produktie in een jaarlijkse successie-cyclus plaats vindt en er veel minder permanent wordt opgeslagen in langlevende organismen zoals dat op het land het geval is. Daardoor zijn mariene ecosystemen, ondanks een relatief stabiel milieu (minder extreme klimatologische omstandigheden), gekarakteriseerd door veel grotere fluktuaties in biota dan terrestrische ecosystemen. In zulke gevallen is draagkracht (welke definitie ook gehanteerd wordt) geen

constante die altijd even beperkend is, maar de jaarlijkse produktie van aantallen of biomassa is gerelateerd aan een voortdurend aan verandering onderhevig niveau van draagkracht. Daarom is het in de praktijk vrijwel onmogelijk om 'de' draagkracht voor een individuele soort vast te stellen, omdat de draagkracht zelf in de tijd fluctueert of verandert en er voor iedere situatie (ook bij exploitatie) een specifieke draagkracht gedefiniëerd kan worden. Draagkracht is dus geen onveranderlijke ecosysteemgrootheid, maar afhankelijk van de specifieke configuratie van het ecosysteem en daarmee feitelijk onmeetbaar.

Wanneer draagkracht gerelateerd wordt aan een bepaalde levensfase en beperkt gebied (zoals in het geval van kinderkamerfunctie), wordt feitelijk teruggevallen op de oorspronkelijke betekenis van **het typische maximum aantal individuen van een soort dat in een bepaald habitat kan voorkomen**, maar het heeft een connotatie van 'maximaal mogelijke produktie'. In het volgende hoofdstuk komt dit meer specifiek ter sprake. Hier wordt volstaan met de observatie dat, vanuit het oogpunt van beheer, het minder van belang lijkt om de absolute draagkracht te kennen (de Westerschelde kan x jonge schol bijdragen aan het recruitment in het ene jaar en y jonge schol in een ander) als wel de relatieve verandering als gevolg van beheersmaatregelen (de draagkracht vermindert of vermeerdert met x%). Dat zou inhouden dat gezocht moet worden naar een maat, die als index voor de 'draagkracht' kan fungeren.

3. Toespitsing op kinderkamerfunctie

3.1 Definitie

Het begrip kinderkamer kan worden gedefinieerd als een opgroeigebied voor jonge individuen van een (vis-)soort, waarin deze ruimtelijk en of temporeel gescheiden is van de ouderpopulatie (Bergman *et al.*, 1988). Evolutioneel gezien mag verwacht worden dat een kinderkamer voldoet aan abiotische zowel als biotische habitatcondities, die betere overlevingskansen bieden in termen van voedselbeschikbaarheid en/of predatie dan in andere gebieden aanwezig zijn (Jager, 1999). Estuariene gebieden lijken bij uitstek geschikt voor jonge vis, omdat zij relatief eutroof en voedselrijk zijn en omdat troebelheid, ondiepten en structurele complexiteit van het habitat de predatiedruk door grote predatoren verminderen (Miller *et al.*, 1985). Daarnaast kan troebelheid echter ook een beperkende factor vormen voor jonge dieren, die zelf oogjager zijn, terwijl de sterke dynamiek ook ongunstig kan uitwerken, indien soorten daar niet aan aangepast zijn. Kinderkamers zijn daarom soortspecifiek en afhankelijk van de eisen die een soort stelt.

Het begrip kinderkamerfunctie is veel minder duidelijk in de literatuur omschreven. Men kan er de produktie van een x-aantal recruten onder verstaan, hetgeen ongeveer overeenkomt met het begrip draagkracht. Maar men kan het ook zien als het complex van processen dat uiteindelijk leidt tot die produktie en daarmee als de afgeleiden van de draagkracht (bijvoorbeeld: de dynamiek, het stoftransport, enz.). Bij gebrek aan een scherpe definitie ben ik geneigd de term in meer algemene zin te gebruiken in relatie tot menselijke ingrepen bij het beheer, die kunnen bijdragen aan de mogelijkheden van het systeem om meer of minder jonge vis, omdat zij de optimale omstandigheden hiervoor beïnvloeden.

3.2. Algemeen

Een belangrijk aspect bij het beheer van de Nederlandse estuariën en kustwateren is de kinderkamerfunctie voor soorten, die tijdens hun volwassen bestaan op volle zee verblijven en zich daar ook voortplanten. Het belang van deze wateren als kinderkamer (met name voor diverse platvissoorten: schol, tong, bot) is door Zijlstra (1972) onder de aandacht gebracht en heeft geleid tot een op de dag van heden uitgevoerde monitoring door het RIVO (Boddeke *et al.*, 1970; Van Beek, 1997) en tot een aantal diepgaande studies naar dichtheidsafhankelijke en dichtheidsonafhankelijke recruitmentprocessen (bijv. Zijlstra *et al.*, 1982; Van der Veer, 1986; van Beek *et al.*, 1989; Jager, 1999). Hoewel andere soorten zoals kabeljauw en wijting ook vaak in grote aantallen de estuariën kunnen binnendringen, is in deze gevallen de kinderkamerfunctie niet specifiek, omdat ook elders op volle zee grote concentraties aangetroffen kunnen worden. De scheiding tussen grotere exemplaren en de O-groep wordt hier vooral gerealiseerd door verschillen in verspreiding over de waterkolom (demersaal versus pelagisch; Hislop, 1984). Bij de haring is sprake van een oost-west (juveniel-adult) scheiding, waarbij de o-groep in een brede zone langs de continentale kust voorkomt (Daan *et al.*, 1990). In feite moet bij kinderkamerfunctie van een water onderscheid gemaakt worden tussen 'obligate' gebruikers en 'facultatieve' gebruikers, die ook elders terecht kunnen. Kabeljauw en haring moeten tot de laatste categorie gerekend worden, terwijl schol en tong evident obligate gebruikers van de kustgebonden kinderkamers zijn.

Daarnaast worden de kustwateren bevolkt door residente populaties van kustgebonden soorten, die zich terplaatse voortplanten en waarvan ook het nakomelingschap lokaal opgroeit. Het gaat

hier om niet-commerciële soorten (bijvoorbeeld puitaal, zwarte grondel), waarover veel minder biologische kennis aanwezig is dan over de commerciële platvissoorten en waarvan niet altijd duidelijk is in hoeverre de juvenielen gescheiden in ruimte of tijd van de adulten opgroeien. Een derde groep wordt gevormd door soorten, die tijdelijk de estuariën bevolken om zich daar voort te planten, maar waarvan de juvenielen kunnen uitwaaiëren over een groter gebied en waarvoor deze wateren eerder een paaifunctie hebben dan een kinderkamerfunctie. Het gaat hierbij vaak om zomerpaaiers, die zich gedurende de winter in zuidelijker contreien ophouden en een duidelijke seizoensmigratie te zien geven (bijvoorbeeld ansjovis, geep, diklipharder).

Soorten waarvoor de kustwateren een integraal onderdeel vormen van een groter verspreidingsgebied, waarbinnen zij zich voortplanten en hun nakomelingen opgroeien (bijvoorbeeld dikkopje, zeedonderpad) en die daarom weinig specifiek zijn vormen een vierde groep. Dan zijn er nog diadrome soorten, die het kustwater op doortocht naar hun paaiplaats of opgroeigebied moeten passeren (bijvoorbeeld zalm, zeeperk, aal) en tenslotte komen er soorten min of meer toevallig in het kustwater terecht, die als geregelde bezoeker of dwaalgast moeten worden aangemerkt en waarvoor het gebied geen functie van betekenis heeft. Dit kan betrekking hebben op zoetwatersoorten (bijvoorbeeld snoekbaars) zowel als soorten van open zee (bijvoorbeeld pitvis).

Tesamen bepalen al deze groepen de totale diversiteit van de visgemeenschap. Elke indeling in ecologische gilden (Hovenkamp en van der Veer, 1993; Wellesman *et al.*, 2000) is tot op zekere hoogte arbitrair, omdat soorten zich nu eenmaal niet aan strikte klassificeringen houden. Niettemin is een indeling in dit verband nuttig omdat hij aangeeft voor welke soorten het begrip draagkracht een zinvolle betekenis heeft en lokale beheersmaatregelen zouden kunnen bijdragen tot bescherming. Bijvoorbeeld, het natuurlijker maken van zoet-zout overgangen heeft met name invloed op de mogelijkheden voor diadrome soorten om hun levenscyclus te voltooien maar niet op de draagkracht van het kustwater voor deze soorten per se, omdat de werkelijke bottlenecks voor hun aantalsregulatie elders (bijvoorbeeld bij hun paaiplaatsen) kunnen liggen. Dit geldt evenzo voor soorten, die als regelmatige bezoekers of dwaalgasten moeten worden aangemerkt.

In principe komen drie gilden in aanmerking voor het bepalen van de draagkracht met betrekking tot de kinderkamerfunctie van de kustwateren:

- Residente populaties van kustgebonden soorten
- Soorten die op volle zee paaien, maar waarvan de larven naar het kustwater getransporteerd worden (obligaat en facultatief).
- Anadrome soorten die in het zoete water paaien maar opgroeien in het kustwater

De kinderkamerfunctie verschilt niet alleen tussen deze gilden maar ook tussen de soorten binnen een gilde door verschillen in habitatgebruik en verblijfstijd. Dit houdt in dat wanneer er al zoiets bestaat als draagkracht met betrekking tot de kinderkamerfunctie deze soortspecifiek is en niet een overall ecosysteemkenmerk. Dat betekent in feite dat wanneer wij in dit verband van draagkracht spreken de oorspronkelijke betekenis hieraan gehecht moet worden van het **typische maximum aantal individuen (lees juvenielen) van een soort dat in een bepaald habitat voor kan komen**, of liever nog **het maximum aantal juvenielen dat uiteindelijk de kinderkamer verlaat**. Draagkracht heeft in dit geval vooral de betekenis van productie, omdat het aantal tijdens het verblijf sterk vermindert als gevolg van sterfte, terwijl

de dichtheidsafhankelijke processen gedurende het gehele verblijf in de kinderkamer werkzaam blijven.

Vispopulaties worden gekenmerkt door grote fluktuaties in het jaarlijkse nakomelingschap (recruitment), die deels hun oorsprong kunnen vinden buiten het kustwater, deels daarbinnen (van der Veer *et al.*, 2000). De recruitmentvariaties werken door in het paaibestand, hoewel de mate waarin afhangt van de geslachtsrijpe leeftijd en de maximale leeftijd van een soort. In het algemeen wordt er vanuit gegaan dat beneden een bepaald niveau van paaibiomassa het recruitment achteruit gaat (Beverton en Holt, 1957). In dat geval is eiproduktie de beperkende factor. Maar bovendien moeten de zich ontwikkelende eieren en larven getransporteerd worden naar de kinderkamer en afhankelijk van de hydrografische omstandigheden kan een groter of kleiner deel van de larvenproduktie ter bestemde plaats aankomen. Dit betekent dat niet altijd de draagkracht van het lokale kinderkamershabitat een beperkende factor hoeft te zijn maar dat ook de aanvoer van larven de bottleneck kan zijn. Gegevens over hoeveelheden jonge vis in de kinderkamer hoeft daarom geen directe afspiegeling te zijn van de plaatselijke draagkracht: men moet bedacht zijn op andere, externe factoren! Omgekeerd hoeft de ouderpopulatie geen afspiegeling te zijn van de totale draagkracht van het systeem, omdat in het geval van exploitatie de adulte populatie altijd kleiner is dan van nature het geval zou zijn. Het probleem is schematisch toegelicht in figuur 1. Als de draagkracht voor de paaipopulatie beperkend wordt hoeft de draagkracht van de kinderkamer niet volledig benut te worden (A) en omgekeerd (B).

Dit dilemma met betrekking tot de toepassing van het begrip draagkracht voor kinderkamers en de adulte populatie apart wordt omzeild door MacCall (1990), omdat zijn definitie betrekking heeft op de geïntegreerde draagkracht van het hele systeem voor een bepaalde soort. Een 'populatiegroeisnelheid nul' levert echter geen zinvol uitgangspunt voor een kinderkamer afzonderlijk, omdat hierin jaarlijks een nieuwe lichting tot wasdom komt en de aantallen gedurende deze periode alleen kunnen afnemen.

3.3. Relevante gilden

3.3.1. Residente soorten

Per definitie geldt voor de residente kustgebonden soorten dat alle aantalsfluktuaties hun oorsprong binnen het estuarium vinden. In dit geval is de totale populatieomvang van de soort even goed een uiting van de draagkracht van het systeem als het aantal juvenielen. Omdat de populatieomvang meestal meerdere jaarklassen vertegenwoordigt, worden de jaarlijkse fluktuaties enigszins gebufferd en geeft deze een een gemakkelijker te interpreteren maat voor de draagkracht. Voor de residente soorten heeft het begrip draagkracht in termen van kinderkamerfunctie alleen extra betekenis als er binnen het systeem een scheiding optreedt van juveniele en adulte vis, die gekoppeld is aan specifieke habitats. Hiervoor lijken bij de meeste residente soorten vooralsnog weinig aanwijzingen te vinden.

3.3.2. Mariene soorten met nurseries

Voor soorten die op open zee paaien, maar waarvan de juvenielen obligaat in het kustwater opgroeien treedt een wisselwerking op tussen de draagkracht van de open zee voor adulte vis en de draagkracht van de kinderkamer (Figuur 1). Indien dichtheidsafhankelijke effecten tijdens de adulte fase een limiet stelt aan het aantal geproduceerde eieren dan hoeft de draagkracht van

de nursery geen beperkende factor te zijn. Anderzijds, als de draagkracht van de kinderkamer een limiet stelt aan het recruitment dan hoeven er niet noodzakelijkerwijs dichtheidsafhankelijke effecten op te treden in de adulte fase. Rijnsdorp *et al.* (1992) toonden voor tong aan dat er een duidelijke correlatie bestaat tussen het gemiddelde recruitment van diverse tongpopulaties in Europese wateren en de omvang van de kinderkamers, terwijl van der Veer *et al.* (2000) sterke aanwijzingen verschaffen dat dit ook voor schol het geval is en dat de correlatie zelfs soortoverschrijdend is. Dwz, de omvang van de verschillende platvispopulaties in de Noordzee wordt bepaald door de omvang van de kinderkamer. Dit algemene patroon wijst erop dat de draagkracht van de kinderkamer belangrijker is voor de regulering van platvispopulaties dan de draagkracht voor de adulte populatie. Van der Veer *et al.* (2000) verwoorden dit als de "nursery size hypothesis". Hoewel de draagkracht van de Noordzeepopulaties van platvis *sensu* MacCall (1990) – dwz populatiedichtheid waarbij de groeisnelheid nul is – gerelateerd kan worden aan de omvang van de kinderkamers, kan deze definitie niet gebruikt worden voor (onderdelen van) de kinderkamer in isolatie, omdat de 'populatiegroeisnelheid' voor jonge vis als gevolg van sterfte uitsluitend negatief kan zijn. Draagkracht in dit verband kan alleen opgevat worden in termen van maximale produktie (zie ook sectie 3.2).

Hierbij moet echter de aantekening gemaakt worden dat de meeste van de onderzochte platvispopulaties sterk bevestigd worden en dat hun dichtheden lager zijn dan onder natuurlijke omstandigheden het geval zou zijn. Hierdoor kan de invloed van dichtheidsafhankelijke effecten in de adulte fase sterk teruggedrongen zijn. Rijnsdorp en van Leeuwen (1992) laten voor jonge schol zien dat groei bij hoge populatiedichtheden wel degelijk dichtheidsafhankelijk is. Bovendien is exploitatie zelf tot op zekere hoogte dichtheidsafhankelijk: de visserij kan zich van jaar tot jaar meer of minder op tong of op schol richten afhankelijk van de relatieve dichtheden van deze soorten. Uit het bestaan van een significante correlatie tussen gemiddeld recruitment (of populatieomvang) en omvang van de kinderkamer mag echter niet de conclusie getrokken worden dat in individuele jaren altijd de draagkracht van de kinderkamer bepalend is.

De tijdseries van recruitmentindices (figuur 2) voor schol en tong op basis van stock assessment (ICES, 2000) tonen aan dat scholjarenklassen relatief constant zijn, terwijl de tong veel sterkere fluctuaties vertoont. De fluctuaties kunnen in termen van draagkracht op tweeërlei wijze uitgelegd worden:

- (1) de draagkracht van de kinderkamer wordt alleen in de maximum-jaren bereikt;
- (2) de draagkracht verandert van jaar tot jaar.

Welke interpretatie hiervan de juiste is kan niet gezegd worden zonder de aanvoer van larven in ogenschouw te nemen. Als in twee jaren met gelijke larvenaankomst het recruitment sterk verschilt dan is per definitie de draagkracht in de twee jaren verschillend. Als echter een hoger recruitment samenvalt met een hogere influx van larven dan is kennelijk de draagkracht in het jaar van lagere influx nog niet bereikt. Cruciaal voor de interpretatie is dus of we beschikken over informatie over zowel influx als recruitment. Helaas is dergelijke informatie niet standaard beschikbaar.

Uit de vismonitoring binnen de kinderkamers blijkt dat de jaarlijkse fluctuaties in gevangen aantallen jonge vis binnen afzonderlijke wateren veel groter kunnen zijn en niet altijd parallel lopen aan elkaar. Figuur 3 toont hiervan een voorbeeld door de procentuele bijdrage van verschillende gebieden aan de jaarlijkse index voor O-groep tong te vergelijken. De verschillen kunnen verschillende oorzaken hebben. Welleman & Dekker (2000) laten zien dat de jaarlijkse schattingen binnen een gebied gebiased kunnen zijn doordat de vangsten beïnvloed worden door

variaties in abiotische omstandigheden, waaronder van jaar op jaar gevist is (bijvoorbeeld wisselende diepte van de trekken). Hiermee kon tot 50% van de jaarlijkse variantie verklaard, en de index modelmatig gecorrigeerd, worden. Niettemin blijft er een significant jaareffect over, dat voor individuele wateren aanzienlijk kan verschillen. Dit kan verschillende oorzaken hebben:

1. De aanvoer van larven per gebied kan verschillen door jaarlijkse verschillen in de verspreiding van adulte vis op de paaipplaatsen en verschillen in stromingspatronen en snelheden. Hierbij moet bedacht worden dat er voor de platvis uitgegaan wordt van één Noordzeepopulatie. In feite is dit echter een vereenvoudiging en met name voor schol is informatie van merkeperimenten beschikbaar, die wijst op het bestaan van een aantal sub-populaties, die zich niet homogeen vermengen. Het is duidelijk dat de Westerschelde niet bevolkt kan worden door larven die afkomstig zijn van eieren die afgezet worden in de Duitse Bocht maar alleen van paaiende schol in de Zuidelijke Bocht. Gezien de reststroom is het waarschijnlijk dat een gedeelte afkomstig is van paaipplaatsen in het Kanaal, hetgeen de zaak nog verder compliceert (Rijnsdorp *et al.*, 1985).
2. Maar ook kan er sprake zijn van daadwerkelijke verschillen in draagkracht binnen één water van jaar op jaar in die zin dat dichtheidsafhankelijke groei en sterfte optreden bij wisselende dichtheden afhankelijk van de hoeveelheid voedsel of aantallen predatoren.

Wat de meest waarschijnlijke verklaring is valt op basis van simpele monitoringsgegevens niet te zeggen.

Voor soorten met een facultatieve kinderkamer in het kustwater (kabeljauw, wijting, haring) zijn de problemen om de draagkracht vast te stellen nog veel gecompliceerder, omdat hun levensvoorwaarden in hun opgroei gebied kennelijk minder specifiek zijn. Daarom lijkt een draagkrachtbenadering in deze gevallen minder van toepassing.

3.3.3. Anadrome soorten met nurseries

De enige anadrome soorten die opgroeien in het kustwater zijn eigenlijk alleen nog de fint *Alosa fallax* en de zeeforel *Salmo trutta*. De elft *Alosa alosa* is feitelijk uitgestorven. Er worden hooguit nog individuen met elftachtige kenmerken gevangen, maar deze moeten als hybriden worden aangemerkt, omdat zij niet alle typische kenmerken bezitten (Redeke, 1941).

In principe gelden voor dit gilde dezelfde redeneringen als voor mariene soorten met kinderkamers. In de praktijk hebben we echter te maken met gedecimeerde populaties, die waarschijnlijk te weinig nakomelingschap produceren om dichtheidsafhankelijke effecten in de kinderkamer tot uitdrukking te laten brengen. Dwz, de draagkracht van de kinderkamer is feitelijk niet meer te achterhalen en beheersmaatregelen zouden zich in eerste instantie moeten richten op het wegnemen van beperkende factoren voor populatieherstel zoals belemmeringen in de zoet-zoutovergangen. Een verdere discussie kan daarom hier achterwege blijven.

3.4. Dichtheidsafhankelijke processen

Van der Veer *et al.* (2000) geven een overzicht van de dichtheidsafhankelijke en dichtheidsonafhankelijke processen, die een rol spelen bij het recruitment van platvis. Naast de omvang van de paaibiomassa kunnen variatie in reproductieparameters binnen de ouderpopulatie (bijvoorbeeld: lengte-specifieke fecunditeit en paaitijd; fertilisatie) onder invloed van abiotische omstandigheden en exploitatie variabiliteit genereren in de productie van bevruchte eieren

(Solemndal, 1997). Gedurende de eerste levensfase, waarin eieren en larven vrij in de waterkolom zweven kan als gevolg van de verdunning nauwelijks sprake zijn van wederzijdse beïnvloeding, terwijl de dichtheden zo laag zijn ten opzichte van andere aanwezige prooi-soorten van gelijkwaardige afmetingen dat ook een functionele respons van predators op variaties in dichtheid uitgesloten geacht mogen worden. Er kan daarom nauwelijks van dichtheidsafhankelijke effecten sprake zijn. In tegendeel, deze fase wordt veeleer beheerst door abiotische en biotische factoren die variabiliteit genereren (van der Veer *et al.*, 2000). Temperatuur heeft zo bijvoorbeeld invloed op de ontwikkelingstijd van de eieren en daarmee op de sterfte (Pepin, 1991), terwijl het stromingenpatroon de larven naar minder geschikte gebieden kan voeren (Harding *et al.*, 1978). Gebrek aan adequaat voedsel kan tot uithongering leiden en ook de predatiedruk van jaar tot jaar kan verschillen. Al deze factoren maken dat de verschillen in het aantal metamorfoaserende larven dat van jaar op jaar aankomt in de kinderkamer veel groter zijn dan de verschillen in eiproductie (van der Veer *et al.*, 2000).

Aangekomen in de kinderkamer zakken de gemetamorfoseerde larven uit en nemen een bodemgebonden levenswijze aan. Tijdens dit settlement treedt een verdichting op ten gevolge van het verlaten van een schier onbegrensde driedimensionale ruimte en het samenkomen in een twee-dimensionale ruimte binnen een beperkt gebied. Hierdoor neemt de potentie voor competitie en daarmee voor dichtheidsafhankelijke (regulerende) processen toe. De mogelijkheden voor variabiliteit genererende (deregulerende) processen blijft aanwezig en de enorme variaties in jaarklassterkte bij tong zijn bijvoorbeeld hiervan het gevolg (van Beek *et al.*, 1989; Rijnsdorp *et al.*, 1992). Het voorkomen van sterke tongjaarklassen is gerelateerd aan strenge winters, mogelijk een gevolg van massale sterfte onder predators of eventuele parasieten. Niettemin zijn er door de bank genomen weinig aanwijzingen dat tijdens de demersale fase van jonge platvis deregulerende processen een belangrijke rol spelen (van der Veer *et al.*, 2000). Figuur 4 (naar Iles & Beverton, 2000) vat het overlevingspatroon, met de daarin optredende variaties, tijdens het eerste levensjaar samen.

Tijdens het verblijf in de kinderkamer kunnen dichtheidsafhankelijke groei en dichtheidsafhankelijke sterfte optreden. Voor regulatie via groei is weinig expliciete evidentie aanwezig, ondanks intensief onderzoek over een lange reeks van jaren. Alleen in uitzonderlijk sterke scholjaarklassen werd een geringere groei geconstateerd (Rijnsdorp en van Leeuwen, 1996). Minder hard groeien zal in de regel lijden tot een hogere cumulatieve sterfte tot het moment, waarop de vis recruteert tot de ouderpopulatie, maar de processen, die hierbij een rol spelen zijn uiterst gecompliceerd en worden sterk beïnvloed door timing. Voor dichtheidsafhankelijke sterfte bij jonge platvis zijn echter duidelijke aanwijzingen beschikbaar (van der Veer, 1986). Hierdoor worden de variaties in aanwezige aantallen na het eerste levensjaar gedempt ten opzichte van de variaties in de influx van de larven (van der Veer *et al.*, 2000).

Hoewel draagkracht impliceert dat er dichtheidsafhankelijke factoren opereren, kan uit schattingen van dichtheidsafhankelijke mortaliteit in de kinderkamer niet worden afgeleid wat de draagkracht zou zijn. Dit komt omdat er ook in de adulte fase dichtheidsafhankelijke factoren werkzaam zijn, met name met betrekking tot groei en fecunditeit. Figuur 5 (Iles & Beverton, 2000) geeft de geschatte stock-recruitment relatie voor schol. Hieruit blijkt dat alle dichtheidsafhankelijke processen tezamen (paaistand + kinderkamer) er toe leiden dat het recruitment afneemt met toenemend paaibestand. Deze figuur kan alleen zo geïnterpreteerd worden dat het werkelijke recruitment niet alleen bepaald wordt door de draagkracht van de

kinderkamer, maar ook door de draagkracht van het mariene ecosysteem voor de gehele Noordzeepopulatie. In termen van figuur 1 is het niet het één of het ander, maar een combinatie van de twee. De gemiddelde draagkracht van de kinderkamer komt overeen met het maximum van de geschatte Ricker curve, maar uit de variantie van de punten rond deze lijn mag worden geconcludeerd dat de draagkracht per jaar aanzienlijk kan fluctueren.

In vergelijking met platvissoorten vertonen andere demersale soorten evenals pelagische soorten een veel geringere dichtheidsafhankelijkheid op basis van hun stock-recruitment relatie, hetgeen lies & Beverton (2000) verklaren uit het feit dat hun nakomelingen het sterke concentratieeffect als gevolg van settlement in een beperkt gebied missen. Voor de Noordzeepopulaties zijn inderdaad weinig aanwijzingen dat dichtheidsafhankelijke groei bij deze soorten een grote rol speelt, maar dit kan een gevolg zijn van overbevissing. Voor haring, die van nature de neiging heeft om zich in dichte scholen te concentreren, mag verondersteld worden dat concentratie eerder een positief dan een negatief effect heeft op de overleving. Dichtheidsafhankelijke effecten liggen hier minder voor de hand.

3.5. Stuurvariabelen

De globale stuurvariabelen voor de populatiedynamiek (Beverton en Holt, 1957) zijn groei en reproductie enerzijds en sterfte (eventueel te onderscheiden in natuurlijke en visserijsterfte anderzijds). In deze stuurvariabelen zit veelal een abiotische component en een biotische component. Bijvoorbeeld groei wordt beïnvloed door de temperatuur (metabolische processen) en de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Ook sterfte kan direct door temperatuur beïnvloed worden, maar meestal geschiedt dit indirect via biotische factoren zoals temperatuurafhankelijke ziektes, parasieten en predatoren. Dit geldt zowel voor open zee als voor de kinderkamer. Binnen de kinderkamer ('het kustgebied en de estuariën') moet echter rekening gehouden worden met habitatdifferentiatie. Niet alle gebieden zijn waarschijnlijk even optimaal (geulen vs platen; zout vs brak; slib vs zand). Uit de diverse deelrapporten (Welleman & Dekker, 2000; Welleman *et al.*, 2000) komt de suggestie naar voren dat habitatkarakteristieken gebruikt kunnen worden om relatieve verschillen in preferente habitats voor individuele soorten vast te stellen. Deze zouden op hun beurt gebruikt kunnen worden om relatieve verschillen in draagkracht binnen de kinderkamer te bepalen.

3.6. Monitoring

Elke vorm van monitoring heeft zijn voordelen en zijn beperkingen. Het Demersal Young Fish Survey is er vooral op gericht jaarlijks de relatieve abundantie van platvissoorten over een groot gebied te bepalen (van Beek, 1997). Hiervoor is een netwerk van stations vastgesteld, dat oorspronkelijk gestratificeerd was naar diepte maar waarvan in de praktijk soms afgeweken moet worden, omdat de logistiek een efficiënte afwerking van de stations vereist, rekening houdend met weersomstandigheden en getij. De vangsten kunnen worden uitgedrukt per eenheid van oppervlak, maar het is niet mogelijk om hieruit absolute dichtheden af te leiden. Niet alleen verschilt de vangbaarheid ("catchability") van verschillende soorten, maar ook de vangbaarheid binnen een soort kan verschillen als gevolg van bodemgesteldheid, temperatuur, doorzicht, stroomsnelheden, etc. Een en ander houdt in dat soorten met een geringere vangbaarheid ondervertegenwoordigd zijn in de vangsten evenals soorten, die zich onbevisbare gebieden (mosselbanken, wrakken, modder, stenen en wat dies meer zij) ophouden. Dwz, wij zien de visgemeenschap door de bril van het gebruikte net en dat geeft een vertekend beeld van de visfauna. Niettemin kunnen we hieruit een schatting maken van de minimaal aanwezige

aantallen (vangbaarheid is altijd kleiner dan 1) in de bevisbare gebieden en de jaarlijkse vangsten kunnen gebruikt worden als relatieve index voor de abundantie van individuele soorten. Vangsten uit fuiken verschaffen een geheel ander beeld (Hovenkamp & van der Veer, 1993), maar deze kunnen niet herleid worden tot een eenheid van oppervlak, maar geven alleen aan hoeveel vissen op een bepaalde populatie per tijdseenheid in het net gezwommen zijn. Vangbaarheid in een passief vistuig is sterk afhankelijk van het gedrag van een soort en deze kan alleen al door een weeromslag enorm wijzigen. Extrapolatie naar aanwezige aantallen over een groter gebied is feitelijk onmogelijk.

Er is een ander aspekt van bestandsopnamen, dat in dit verband aandacht verdient. Een jaarlijkse bestandsopname levert puntschattingen van de aantallen op een bepaalde plek aanwezige vissen met hun lengtesamenstellingen (gemiddelde lengte). Deze parameters moeten opgevat worden als toestandsvariabelen, waaruit niet zonder meer snelheden van verandering ('rates': groei en sterfte) berekend kunnen worden. Het aantal dat op elke plek aanwezig is de resultante van immigratie, sterfte en emigratie, en het aantal op zich geeft geen informatie over de bijdrage van elk van deze factoren. De lengtesamenstelling wordt bepaald door groei van elk individu, maar ook door selectieve sterfte en/of migratie. Als kleinere exemplaren meer gepredeerd worden dan grote geeft de gemiddelde lengte een overschatting van de gemiddelde groei. Anderzijds als grotere individuen meer neiging hebben om naar dieper water te trekken dan kleinere dan kan de gemiddelde lengte een onderschatting of een overschatting zijn van de gemiddelde groei afhankelijk van waar gemonsterd wordt. De enige conclusie, die men feitelijk kan trekken uit zulke bestandsopnamen is dat men meer of minder vissen heeft gevangen dan in andere jaren en dat deze gemiddeld kleiner of groter waren. Over verschillen in sterfte of in groei kunnen zij niets zeggen, omdat deze processen zo nauw met elkaar verweven zijn dat elke interpretatie mogelijk is.

Draagkracht heeft betrekking op een absolute maat voor produktie of aantallen. Het is daarom duidelijk dat op basis van monitoringgegevens zonder van andere bronnen afkomstige gegevens geen uitspraken gedaan kunnen worden over de 'draagkracht' van een kinderkamer.

4. De Westerschelde

4.1. Visgemeenschap

Cattrijsse en Hampel (2000) geven een overzicht van de visgemeenschap van de Westerschelde (44 soorten; tabel 1) met gedetailleerde ecologische informatie. Op basis hiervan omvatten de drie gilden, waarvoor de Westerschelde mogelijk een nurseryfunctie heeft (ER: Estuarine Residents; MJ: Marine Juveniles; CAJ: katadrome en anadrome soorten, waarvan de juveniele dieren zich in het kustwater ophouden) de volgende aantallen soorten:

Gilde	Aantal soorten
ER	11
MJ	11
CAJ	6

Of de Westerschelde voor de ER soorten ook een paaigebied vertegenwoordigt is momenteel nog erg onzeker, omdat over de adulte populaties weinig concrete informatie voorhanden is. Ook is niet bekend of het hier om min of meer geïsoleerde sub-populaties binnen de Westerschelde gaat of dat er uitwisseling optreedt met omliggende kustgebieden.

De MJ soorten verdienen mogelijk enige nuance. De koornaarvis *Atherina presbyter* paait niet op volle zee, maar in het kustwater (voortplanting is bijvoorbeeld vastgesteld in de Grevelingen; Doornbos, 1987), terwijl het ook niet uitgesloten lijkt dat de zeebaars *Dicentrarchus labrax* in de Zeeuwse stromen paait. Voor andere soorten geldt dat de kinderkamers zeker niet in alle gevallen beperkt zijn tot de kustwateren, omdat dichte concentraties ook in open zee worden waargenomen (haring *Clupea harengus*, kabeljauw *Gadus morhua*, wijting *Merlangius merlangus*, schor *Limanda limanda*). Ook de rode poot *Trigla lucerna* is feitelijk een facultatieve gebruiker, omdat dit een zuidelijke soort is, waarvan het voorkomen sterk samenhangt met warme jaren. Feitelijk blijven daarom slechts 4 soorten over, waarvoor de Westerschelde een integraal deel vormt van het totale kinderkamergebied en daarmee een belangrijke kinderkamerfunctie zou kunnen vervullen: schol *Platessa platessa*, tong *Solea vulgaris*, griet *Scophthalmus rhombus* en steenbol *Trisopterus luscus*.

Met betrekking tot de CAJ soorten lijkt het, gezien de waterkwaliteit van de Schelde, onwaarschijnlijk dat anadrome soorten de Westerschelde optrekken op weg naar hun paaigebied. Eventuele jonge dieren zullen eerder afkomstig zijn van populaties die in andere rivieren paaien. In die zin is de Westerschelde een weinig specifieke kinderkamer voor deze soorten. Bovendien is hier de eerdere opmerking van toepassing dat voor deze soorten waarschijnlijk niet de draagkracht van de nurseries een beperkende factor is maar veeleer de beperkte mogelijkheden om het zoete water binnen te trekken en aldaar geschikte paaiplaatsen te vinden. Binnen deze categorie is het alleen de katadrome bot *Platichthys flesus*, waarvoor de Westerschelde van wezenlijk belang kan zijn.

Kennis over de visgemeenschap van de Westerschelde berust in belangrijke mate op vangsten met demersale vistuigen (boomkor). Daardoor wordt het belang daarvan voor pelagische soorten en voor soorten die specifieke, maar onbevisbare habitats (bijvoorbeeld dijkvoeten, mosselbanken) onderschat. Niettemin blijkt uit het beschikbare overzicht (Cattrijsse en Hampel, 2000) dat het specifiek demersale soorten zijn, waarvoor een karakteristieke kinderkamerfunctie

zou kunnen bestaan. In zoverre sluit het monitoringsprogramma aan op deze belangrijk geachte beheerskwestie.

4.2. Habitats

Het estuarium van de Westerschelde bestrijkt het gehele scala van habitats van een rivier die op natuurlijke wijze in zee uitmondt. De Schelde voert vrijwel alleen slib af, dat zich primair met name bij de overgang naar zout water afzet, terwijl vanaf open zee zand aangevoerd kan worden. Onder invloed van het sterke getij en stromingen treedt echter voortdurend resuspensie en verplaatsing van materiaal op. Hierdoor wordt het gehele gebied gekarakteriseerd door gradienten in de verhouding slib en zand, die samen met de gradient van zoet naar zout en van diep naar ondiep in belangrijke mate bepalend zijn voor het zeer gevarieerde substraat, waarbij er nauwelijks twee plekken aan te wijzen zijn identieke omstandigheden vertonen. Elke indeling in habitats berust feitelijk op arbitrair gekozen grenzen die ergens de bestaande gradienten doorsnijden. Juist in een zo dynamisch gebied als een estuarium kan een indeling in habitats daarom gemakkelijk tot artefacten leiden, die meer de menselijke behoefte tot categorisatie dienen dan inzicht geven in de relaties, die individuele soorten onderhouden met het substraat. Immers een individueel organisme ziet niet de kaart van het gebied, maar ervaart prikkels die ontleend worden aan de gradienten en zal zijn gedrag daarnaar richten en eventuele keuzes maken.

In dit verband moet ook een ander aspect belicht worden. Een grote vangst van een bepaalde soort hoeft geen verband te houden met een bepaalde preferentie. Wij hoeven in dit verband maar te wijzen op trekvogels, die in de herfst in grote aantallen langs de Nederlandse kust trekken. Zij hebben geen enkele voorkeur voor dit gebied, integendeel zij proberen zo snel mogelijk weg te komen en worden alleen passief gestuwd doordat de zee interfereert met hun aangeboren trekrichting. Evenzo kan een grote vangst van een vissoort op de ene plaats veroorzaakt worden door preferentie voor een voedselrijk gebied, terwijl op een andere plaats een grote vangst juist het gevolg is van wegtrekken en op zoek zijn naar een ander gebied. Helaas kunnen wij aan een trek die bovenkomt niet zonder meer zien, welk gedrag de vis terplaatse vertoonde. Een vergelijking van maaginhouden zou mogelijk enige indicatie geven, maar dit is als regel te omslachtig om op grote schaal uit te voeren. Niettemin is het zaak erop bedacht te zijn dat vangst gekoppeld kan zijn aan gedrag en niet direkt een uiting hoeft te zijn van preferentie.

Uit deze voorbeelden blijkt dat het beschrijven van habitats in relatie tot de verspreiding van soorten geen eenvoudige zaak is. Desondanks blijft het wenselijk te proberen de grotere verbanden te doorgronden. Wel is de vraag of een vaste indeling naar bijvoorbeeld diepte, slibgehalte, zoutgehalte in dit verband de meest optimale weg is, omdat wij per definitie met een dynamisch systeem te maken hebben, waarbij in elk geval zoutgehalte en stroming van moment tot moment kan variëren. In elk geval zou de steilheid van de gradienten en de variatie in aanmerking genomen moeten worden bij elke a priori indeling in 'habitats'. Diepte per se kan bijvoorbeeld minder belangrijk zijn dan de hellingshoek of dan de stroomsterkte terplaatse. Een scherpe scheiding tussen slib en zand kan meer betekenis hebben dan een flauwe gradient, waar ergens een willekeurige lijn getrokken wordt om twee habitats te onderscheiden.

In het verleden is aan deze aspecten weinig aandacht besteed en misschien zijn daardoor de werkelijke links tussen verspreiding en habitat tot nu toe goeddeels verborgen gebleven. Alleen

al uit dien hoofde zou het continu verzamelen van omgevingsparameters gedurende elke vistrek tijdens bestandsopnamen een belangrijke vooruitgang kunnen betekenen, omdat hiermee ook de gradient terplaatse kan worden vastgesteld.

Hoewel de hier besproken problemen betrekking hebben op het grootschalige habitat van de Westerschelde, zijn er natuurlijk ook gebieden aan te wijzen, die continu een zeer specifiek habitat vertegenwoordigen zoals het hard substraat van dammen. Helaas stuit een kwantitatieve bemonstering van de visfauna binnen dergelijke habitats echter op grote praktische bezwaren.

4.3. Beheersaspecten

De beheersaspecten met betrekking tot de Westerschelde hebben vooral te maken met waterkwaliteitsbeheer, waterkwantiteitsbeheer en inrichtingsmaatregelen ten behoeve van scheepvaart, veiligheid, recreatie en natuurwaarden. Hoewel draagkracht ten aanzien van de kinderkamerfunctie een integraal deel van de natuurwaarden uitmaakt, gaat het er hier met name om een pragmatische, kwantitatieve invulling hieraan te geven en niet zozeer een strikt ecologische in de zin van een maximale produktie aan recruten. Dat laatste lijkt op basis van de beschikbare monitorgegevens ook geen haalbare kaart. Het gaat er in wezen om preferente habitats voor soorten, die de Westerschelde als kinderkamer gebruiken, zoveel mogelijk te ontzien of eventueel door inrichtingsmaatregelen te vergroten. In zoverre zou ook een relatieve index voor 'draagkracht' reeds een bruikbaar handvat voor het beheer geven. Dit houdt in dat voorspellingen over de aantasting van bestaande habitats als gevolg van bijvoorbeeld een verdieping van de vaargeul vertaald kunnen worden in een daaruit voortvloeiende relatieve verkleining van de draagkracht voor verschillende soorten. Of die aantasting daadwerkelijk leidt tot een verkleining van het aantal jonge vissen dat recruteert tot de populatie op open zee is een vraag van een geheel andere orde. Het ligt vooralsnog niet in de verwachting dat deze vraag beantwoord kan worden, omdat de Westerschelde slechts een beperkt onderdeel vormt van het totale kinderkamergebied voor deze populaties en de omvang van die populaties meer afhankelijk is van het internationaal gevoerde visserijbeleid dan van lokale maatregelen.

5. Toetsbare hypothesen

Er zijn in het verleden twee diepgaande studies geweest naar de kinderkamerfunctie van enerzijds het Balgzand voor schol (van der Veer, 1986) en van de Eems-Dollard voor bot (Jager, 1999). Beide studies hebben belangrijke informatie opgeleverd over de processen, die bij de kinderkamerfunctie een rol spelen. Echter zij hebben niet geleid tot een bruikbare invulling van het begrip ecologische draagkracht van deze gebieden voor de betreffende soorten. Dit hangt waarschijnlijk samen met de beperkte omvang van de onderzochte gebieden ten opzichte van de totale kinderkamer die de betreffende gebruiken voor de instandhouding. Het is niet aannemelijk dat een diepgaande studie van de situatie in de Westerschelde hier wel in zou slagen, terwijl een gedetailleerd onderzoek dat de gehele kinderkamer bestrijkt vanuit financieel en logistiek oogpunt niet tot de mogelijkheden behoort.

Het is echter ook de vraag of het beheer hierbij gebaat zou zijn, omdat er andere mogelijkheden lijken te zijn om het gestelde doel (waarborgen van de draagkracht) te bereiken. Het gaat er niet om nog eens te bewijzen dat ook in de Westerschelde dichtheidsafhankelijke processen een rol spelen bij de kinderkamerfunctie, nog afgezien van de verwachting dat bestaande bestandsopnamen geen sluitend antwoord op deze vraag kunnen leveren, omdat zij daarop niet zijn toegesneden. Dankzij de over vele jaren verzamelde gegevens bleek het wel mogelijk om deze *a posteriori* te stratificeren naar diepte en relaties te leggen met het voorkomen (Welleman & Dekker, 2001). Voor een goed inzicht in de huidige kinderkamerfunctie van de Westerschelde lijkt het daarom beter dit positieve resultaat als uitgangspunt te gebruiken voor verder onderzoek en voorlopig af te zien van toetsbare hypothesen met betrekking tot dichtheidsafhankelijke groei, reproductie, sterfte en verspreiding.

Het gaat er in dit geval om de kinderkamerfunctie te differentiëren naar binnen de Westerschelde te onderscheiden habitats, waarvoor de betreffende soorten meer of minder affiniteit hebben. Hoeveel we daarmee kunnen komen met de beschikbare gegevens is een vraag, gezien de theoretische beperkingen van het concept habitat binnen een systeem dat vooral gekenmerkt wordt door dynamiek en gradienten (sectie 4.2). Maar in elk geval moet het eenvoudiger zijn om het effect van ingrepen in de Westerschelde te relateren aan een kwantitatieve toename of vermindering van het preferente habitat op basis van hydrografische modellen dan aan effecten op het toch wat abstracte begrip draagkracht.

Op grond van deze analyse van de problematiek rond kinderkamerfuncties gaat het dus vooralsnog niet zozeer om toetsbare hypothesen als ondersteuning van het beheersbeleid, maar veeleer om het kwantificeren van een ruimtelijk gedefinieerd soort-specifiek habitat dat niet identiek is aan maar wel samenhangt met het begrip draagkracht voor de betreffende soort. Bij de selectie van soorten voor dit onderzoek ligt het voor de hand om de aandacht primair te richten op soorten, die obligaat gebruik maken van kustgebonden nurseries, omdat voor deze de link met specifiek daar aanwezige habitats waarschijnlijk het sterkst is. Pas wanneer de relaties tussen voorkomen van een soort en habitatkarakteristieken in beeld gebracht zijn, lijkt het zinvol om te pogen toetsbare hypothesen op te stellen, die de veronderstelde causale verbanden verder kunnen onderbouwen.

6. Voorstellen voor onderzoek

6.1. Beperkingen bestaande bestandsopnamen

De tot op heden uitgevoerde monitoring van het continentale kustwater was primair gericht op het verkrijgen van een jaarlijkse index voor het recruitment van tong en schol, die gebruikt kan worden voor het voorspellen van de internationale vangst in latere jaren. Als zodanig ook nut bewezen. Het kwantificeren en meten van de bijvangst aan de andere soorten was oorspronkelijk bijzaak, maar meer en meer wordt er een beroep gedaan op deze gegevens om in het kader van impact studies en andere beheersvraagstukken iets te kunnen zeggen over ruimtelijke verspreiding van en trends binnen deze soorten. Hoewel de surveys veelal de enige beschikbare informatie over deze bij gebrek aan beter, vaak gebruikt voor het beantwoorden van vragen, waarvoor zij zijn. Dit plaatst het RIVO voor een dilemma. Enerzijds bestaat er behoefte de serie zonder breuk te continueren om bruikbare recruitmentindices te verkrijgen. Anderzijds bestaat de wens om zodanige aanpassingen aan te brengen dat de gegevens in de toekomst beter geschikt zijn om praktische vragen m.b.t. het beheer van de kustwateren te beantwoorden. Hoewel dat laatste de voorkeur heeft, vormt de financiering van de bestandsopnamen een bottleneck. Momenteel wordt de uitvoering vanwege de behoefte aan recruitmentschattingen voor schol en tong geheel gedragen door het Ministerie van Landbouw, Natuur en Visserij en de Europese Unie en daarvoor zijn geen aanpassingen vereist. Anderzijds worden veel specifieke analyses betaald door andere opdrachtgevers, maar deze dragen niet bij aan de uitvoering. De patstelling lijkt alleen doorbroken te kunnen worden als medefinanciering door derden gegarandeerd is.

Een punt dat aandacht verdient is het beschikbaar maken van historische informatie, die mogelijk her en der nog in archieven opgeslagen ligt. Elke interpretatie van het huidige functioneren van de Westerschelde zou gebaat zijn bij (zelfs kwalitatieve) informatie over de visfauna in een zo ver mogelijk verleden. In ander verband is de waarde van 'data mining' voor vraagstukken betreffende het beheer van marien ecosystemen reeds eerder onder de aandacht gebracht (Daan *et al.*, 1996). Het is echter onduidelijk of er in dit opzicht specifiek voor de Westerschelde veel te verwachten is.

6.2 Gerichte bestandsopnamen

Uit de uitgevoerde analyses met betrekking tot de Westerschelde blijkt de beperkte waarde van de bestaande bestandsopnamen voor het beantwoorden van de in het project geformuleerde beheersvragen (Welleman *et al.*, 2001). Ook bij aangepaste vragen over het preferente habitat van jonge vis zal waarschijnlijk blijken dat bij de keuze van de stations onvoldoende rekening is gehouden met de verschillen in habitatkarakteristieken binnen het systeem. Bovendien is de opname aan het eind van het eerste groeiseizoen misschien niet representatief voor het gehele verblijf binnen de kinderkamer. In dat geval zouden zelfs verkeerde conclusies getrokken kunnen worden met betrekking tot het effect van beoogde beheersmaatregelen.

Om deze reden lijkt een intensiever en op de vraag toegesneden bemonsteringsprogramma op korte termijn meer op te leveren. Voorwaarde hierbij is een dergelijk onderzoek enige malen gedurende het groeiseizoen herhaald wordt. Hoewel het misschien noodzakelijk zal blijken om het ook in een ander jaar bij andere dichtheden te herhalen, lijkt er geen noodzaak hier een

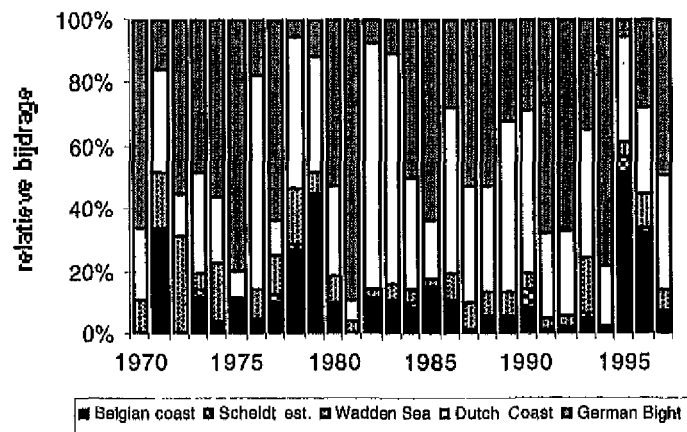
jaarlijks terugkerend monitorprogramma van te maken. Wanneer de habitats eenmaal zijn vastgesteld, lijkt de beheersvraag grotendeels opgelost.

Voordat een definitief programma wordt vastgesteld, kan een inventarisatie van de eisen die verschillende soorten aan hun abiotisch en biotisch milieu stellen op basis van literatuuronderzoek verhelderend werken. De relevante abiotische parameters in een zo dynamisch systeem moeten ongetwijfeld gezocht worden in stroomsnelheid, diepte, troebelheid, sediment type, saliniteit, temperatuur en zuurstofgehalte, terwijl voedsel, concurrentie, predatoren, parasieten en ziekten de biotische factoren vormen, die de ruimtelijke verbanden kunnen beïnvloeden. Voor goed onderzochte soorten zoals schol, tong en bot is waarschijnlijk informatie beschikbaar die mede de prioriteiten bij de parameterkeuze kan bepalen. Recente experimenten met een draadloze recorder voor diepte, temperatuur, saliniteit, zuurstofgehalte, turbiditeit en pH, die op de boomkor gemonteerd werd, hebben laten zien dat het relatief eenvoudig is tijdens de trek informatie over gradienten in al deze abiotische parameters te verzamelen. Dit zou daarom zeer goed bij dergelijke bestandsopnames gebruikt kunnen worden om een aantal lokale habitatkarakteristieken in relatie tot de geïntegreerde vangst te bepalen. Goed informatie over biotische parameters is echter aanzienlijk gecompliceerder. Bij de analyse lijkt gebruik van geavanceerde GIS-technieken onontbeerlijk.

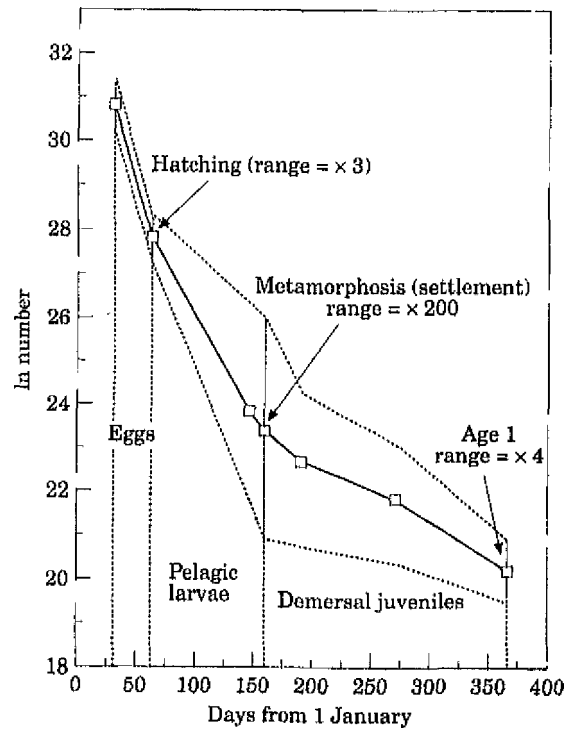
In aanvulling op de verkregen resultaten kan het noodzakelijk blijken meer in detail de causale factoren te doorgronden, die aan de gevonden relaties ten grondslag liggen. In een later stadium kan het wenselijk zijn daarvoor toetsbare hypothesen op te stellen, maar vooralsnog lijkt dit prematuur.

6.3 Estuarine Residents

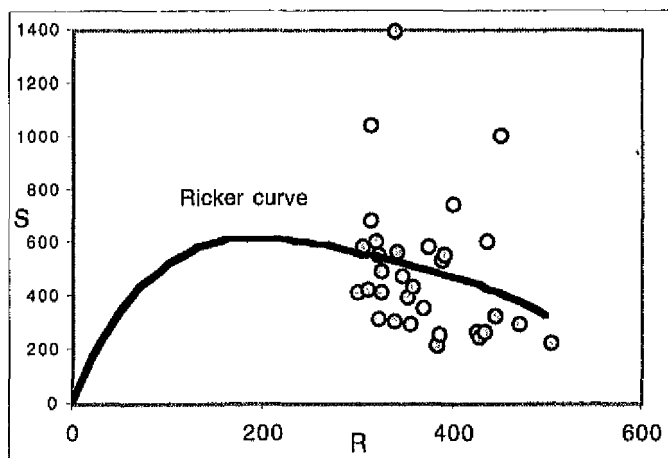
Onze kennis over residente soorten in de Westerschelde is nog steeds zeer fragmentarisch, hoewel deze potentiëel kunnen bijdragen tot de kinderkamerfunctie. Een intensievere en in de zomer herhaalde bestandsopname zal ongetwijfeld ook de kennis met betrekking tot deze soorten verhogen, maar waarschijnlijk alleen met betrekking tot de juvenielen. Om inzicht te krijgen in het al of niet lokaal paaien van deze soorten in verband met het vaststellen van een eventuele draagkracht is gericht onderzoek nodig in de paaitijd, die van soort tot soort kan verschillen. Dat wil zeggen dat nog meer surveys nodig zijn in andere tijden van het jaar zonder dat evenwel vaststaat of dit nuttig besteedde arbeid is, omdat onbekend is of er überhaupt door de betreffende soorten gepaaid wordt. Voor soorten met pelagische eieren en larven zou het waarschijnlijk efficiënter zijn om dit vast te stellen om met enige intervals op een aantal plekken met een planktonnet te vissen. Dit heeft bovendien het voordeel dat de gegevens zich niet beperken tot demersale vis en daarmee een beter inzicht geven in de totale visgemeenschap (met uitsluiting van soorten die hun eieren op de bodem afzetten).



Figuur 3. Procentuele bijdrage van de verschillende gebieden aan de totale jaarlijkse index voor 0-groep tong.



Figuur 4. Overlevingscurve van Noordzee-schol gedurende het eerste levensjaar met de variatie rond het gemiddelde.



Figuur 5. Stock-recruitment relatie voor Noordzeeschol (S: stock in '000 ton; R: recruitment in miljoen stuks op éénjarige leeftijd; naar Iles & Beverton, 2000).

7. Discussie

Op grond van de analyse van het begrip ecologische draagkracht in relatie tot kinderkamerfunctie en de beperkte beschikbaarheid van relevante gegevens, lijkt het uitgesloten dat het project ZEEKENNIS hieraan op korte termijn een zinvolle kwantitatieve betekenis kan geven, die bruikbaar is voor het beleid. Het belangrijkste argument is dat ecologische draagkracht een reflectie is van zowel voedselomstandigheden en aantallen predatoren als van de abiotische omstandigheden. Aangezien al deze factoren variabel zijn in de tijd, is ook de draagkracht een variabele. Dit betekent dat niet één factor (de inrichtingsmaatregel) eruit gelicht kan worden om te voorspellen wat de invloed hiervan op de draagkracht is.

Wereldwijd is er veel onderzoek gedaan naar dichtheidsafhankelijkheid, enerzijds op populatieniveau in termen van stock-recruitmentrelaties in het algemeen (Myers *et al.*, 1995) en anderzijds in termen van aantalsregulatie binnen kinderkamers, met name voor platvis (van der Veer, 2000). In beide gevallen is er aanzienlijke evidentie dat dichtheidsafhankelijke processen een grote rol spelen bij de aantalsregulatie van vispopulaties, hoewel de preciese mechanismen zich moeilijk laten vaststellen door de enorme ruis binnen de gegevens. Men kan zich echter ook op het standpunt stellen dat elke vorm van populatieregulatie impliceert dat er dichtheidsafhankelijke processen optreden. Er zouden veel meer explosieve toenames en ineenstortingen van populaties moeten optreden als dit niet het geval was! In zoverre zou onderzoek gericht op het nogmaals vaststellen voor de Westerschelde in het bijzonder dat er naar alle waarschijnlijkheid dichtheidsafhankelijke processen optreden een enigszins overbodig karakter dragen.

Daarentegen lijkt draagkracht in een meer afgeleide betekenis als kwantitatieve maat voor een preferent habitat wel bruikbaar. Dit zou een bijstelling in het onderzoekprogramma vereisen, waarbij de nadruk ligt op het vaststellen van de habitatkarakteristieken, die gerelateerd zijn aan de affiniteit van het jongbroed van een soort voor bepaalde gebieden. Het is niet op voorhand vast te stellen in hoeverre dit op basis van bestaande gegevens mogelijk is, omdat de bestandsopnamen niet met dit oogpunt zijn uitgevoerd. Een specifiek hierop gericht onderzoek biedt echter een grotere kans op een bruikbaar resultaat. Afhankelijk van de specifieke beheersvraagstukken en een inventarisatie van potentiële belangrijke parameters, zouden de details van het voorstel in gezamenlijk overleg tussen beleidsmakers en onderzoekers moeten worden uitgewerkt.

Vooralsnog ligt het voor de hand om, als het over kinderkamerfunctie gaat, het onderzoek toe te spitsen op platvis, omdat deze soorten obligaat van het kustwater en de estuariën gebruik maken. Dit zijn ook de soorten, waarover de meeste informatie beschikbaar is. Met name voor pelagische soorten en soorten die bij voorkeur onbevisbare substraten bevolken is de informatie gering. Ook is er geen vooruitzicht dat de informatie snel kan toenemen, omdat goede bemonsteringstechnieken niet voorhanden zijn. Een gerichte monitoring met fuiken kan lokaal het inzicht over voorkomen verhogen, maar de logistiek is problematisch en de verkregen gegevens zijn kwantitatief moeilijk interpreteerbaar. Vanuit het oogpunt van draagkracht zijn pelagische soorten echter secundair, omdat de Westerschelde voor deze geen specifieke betekenis heeft.

De oorspronkelijke opdracht luidde om zo mogelijk toetsbare hypothesen te formuleren in relatie tot draagkracht en kinderkamerfunctie van de Westerschelde. Vanuit de beheersoptiek lijkt deze doelstelling ingegeven door de wens enerzijds om te weten hoeveel de Westerschelde op dit moment bijdraagt tot de productie aan jonge vis in absolute aantallen en anderzijds om in te schatten hoe groot het effect van bepaalde inrichtingsmaatregelen in positieve of negatieve zin hierop zou zijn, om zo een afweging te kunnen maken tussen de konsekventies van verschillende opties voor verschillende gebruiksfuncties. Op basis van de geschetste problemen moet dit doel echter beschouwd worden als te hoog gegrepen. Het systeem is te dynamisch om de draagkracht in die zin te kwantificeren. Maar ook moet betwijfeld worden of het al of niet lokaal optreden van dichtheidsafhankelijke sterfte of groei, als deze hypothese al toetsbaar zou zijn, in essentie zou bijdragen tot de uiteindelijke afweging die gemaakt moet worden bij het beheersvraagstuk. De reden is dat het voor kwantificering van draagkracht niet voldoende is te weten of er dichtheidsafhankelijkheid optreedt, maar de precieze functie zou bepaald moeten kunnen worden. Bij de huidige kennis van de ecologische wetenschap is dit een utopie. Alleen al om die reden leek een meer pragmatische benadering bij de formulering van onderzoeksvorstellen wenselijk.

8. Literatuur

- Beek, F. A. van, 1997. Recruitment surveys on juvenile plaice and sole in continental nurseries in the North Sea by the Netherlands. ICES CM 1997/Y:30.
- Beek, F.A. van, Rijnsdorp, A. D., and De Clerck, R. 1989. Monitoring juvenile stocks of flatfish in the Wadden Sea and the coastal areas of the southeastern North Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 43: 275-293.
- Bergman, M. J. N., van der Veer, H. W., and Zijlstra, J. J. 1988. Plaice nurseries: effects on recruitment. *Journal of Fish Biology*, 33, supplement A: 201-218.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations*, London (2) 19: 1-533.
- Boddeke, R., Daan, N. Postuma, K. H., Veen, J. F. de, and Zijlstra, J.J. 1970. A census of juvenile demersal fish in the Dutch Wadden Sea, the Zeeland nursery ground, the Dutch coastal area and the open sea area of the coasts of the Netherlands, Germany and the southern part of Denmark. *Annales Biologiques du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 26: 269-275.
- Cattrijsse, A., and Hampel, H., 2000. Final Report Life History and Habitat Use Tables. Sub-project 1 – "Nursery Function Westerschelde". University Gent, Dept. Biology, Marine Biology Section.
- Daan, N., Bromley, P. J., Hislop, J. R. G., and Nielsen, N. A. 1990. Ecology of North Sea fish. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26: 343-386.
- Daan, N., Richardson, K., and Pope, J. G. 1996. Changes in the North Sea Ecosystem and their Causes: Århus 1975 revisited – Introduction. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 879-883.
- Doornbos, G. 1987. The fish fauna of the Lake Grevelingen (sw Netherlands). Proefschrift Universiteit van Amsterdam. Comm. No 365 Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek.
- Harding, D., Nichols, J. H., and Tungate, D. S. 1978. The spawning of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North Sea and the English Channel. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 20: 1-228.
- Hislop, J. R. G. 1984. A comparison of reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea. *In* Fish reproduction: strategies and tactics, pp. 311-329. Ed. By G. W. Potts and R. J. Wootton. Academic Press, London.
- Hovenkamp, F. en van der Veer, H. W. 1993. De visfauna van de Nederlandse estuaria: een vergelijkend onderzoek. NIOZ-Rapport 1993-13. 121 pp.
- ICES 2000. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak, ICES headquarters, 11-20 October 1999. ICES CM 2000/ACFM:7.
- Iles, T. C., and Beverton, R. J. H. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES Journal of Marine Science*, 57:216-227.
- Jager, Z. 1999. Floundering: processes of tidal transport and accumulation of larval flounder (*Platichthys flesus* L.) in the Ems-Dollard estuary. Proefschrift Universiteit van Amsterdam.
- Kashiwai, M. 1995. History of carrying capacity concept as an index of ecosystem productivity (Review). *Bulletin Hokkaido National Fisheries Research Institute*, 59: 81-100.
- MacCall, A. D. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. University of Washington Press, Seattle, 153 pp.

- Miller, J. M., Crowder, L. B., and Moser, M. L. 1985. Migration and utilization of estuarine nurseries by juvenile fishes: an evolutionary perspective. *Marine Science*, 68, supplement: 338-352.
- Myers, R. A., Bridson, J., and Barrowman, N. J. 1995. Summary of interannual recruitment variations of marine, anadromous and freshwater fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 54: 1400-1407.
- Pepin, P. 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival of the pelagic early life history stages of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 48: 503-518.
- Redeke, H. C. 1941. *De Visschen van Nederland*. A. W. Sijthoff, Leiden.
- Rijnsdorp, A. D., and van Leeuwen, P. I. 1996. Density-dependent and density-independent changes in somatic growth of female plaice *Pleuronectes platessa* between 1939 and 1985 as revealed by back-calculation of otoliths. *Marine Ecology Progress Series*, 88: 19-32.
- Rijnsdorp, A. D., and van Leeuwen, P. I. 1996. Changes in growth of North Sea plaice since 1950 in relation to density, eutrophication, beam-trawl effort and density. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 1199-1213.
- Rijnsdorp, A. D., van Beek, F. A., Flatman, S., Millner, R. M., Riley, J. D., Giret, M., and de Clerck, R. 1992. Recruitment in sole stocks, *Solea solea* (L.) in the northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 173-192.
- Rijnsdorp, A. D., van Stralen, M., and van der Veer, H. 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae, *Pleuronectes platessa*, in coastal nursery areas. *Transactions American Fishery Society*, 114: 461-470.
- RIKZ, 1999. Studie "kinderkamerfunctie Westerschelde". Behoeftenovereenkomst nr RKZ-699.
- Solemdal, P. 1997. Maternal effects – a link between the past and the future. *Journal of Sea Research*, 37:213-227.
- Van de Veer, H. W. 1986. Regulation of the population of 0-group plaice (*Platessa platessa* L.) in the Wadden Sea. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Van der Veer, H. W., Berghahn, R., Miller, J. M., and Rijnsdorp, A. D. 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Sea species: Progress made by the Flatfish Symposia. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 202-215.
- Welleman, H. C. en Dekker, W. 2001 Variabiliteit in visdichtheden in de Westerschelde tijdens Demersal Fish Surveys. RIVO-Rapport CO XX/01.
- Welleman, H. C., Brocken, F., en de Booij, I. 2000. Vergelijking dichtheden, groei en mortaliteit Westerschelde-Noordzee. RIVO-Rapport CO08/00.
- Zijlstra, J. J. 1972. On the importance of the Waddensea as a nursery area in relation to the conservation of the southern North sea fishery resources. *Symposia of the Zoological Society of London*, 29:233-258.
- Zijlstra, J. J., Dapper, R., and Witte, J. IJ. 1982. Settlement, growth and mortality of post-larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the western Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 15: 250-272.

9. Tabellen

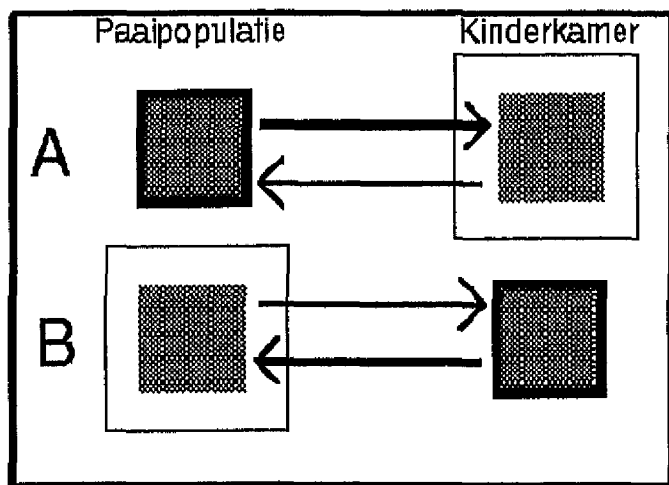
Tabel 1.

Overzicht van in de Westerschelde waargenomen soorten met vermelding van het gilde, waartoe zij gerekend worden (naar Cattrijsse en Hampel, 2000).

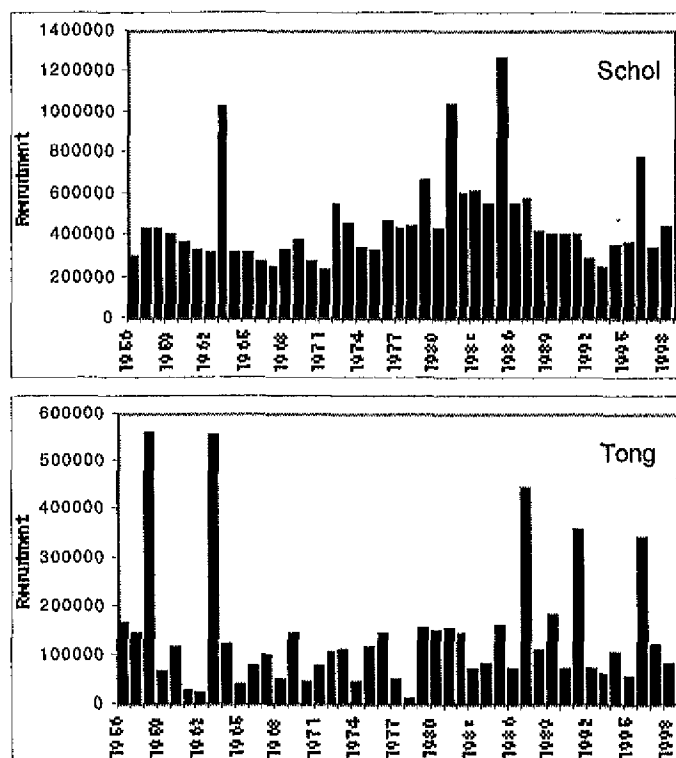
Soort	Gilde
<i>Agonus cataphractus</i>	ER
<i>Alosa fallax</i>	CA
<i>Ammodytes lanceolatus</i>	MA
<i>Ammodytes tobianus</i>	ER
<i>Anguilla anguilla</i>	CA
<i>Atherina presbyter</i>	MJ
<i>Belone belone</i>	MS
<i>Buglossidium luteum</i>	MA
<i>Callionymus lyra</i>	MA
<i>Callionymus reticulatus</i>	MA
<i>Chelon labrosus</i>	MS
<i>Ciliata mustela</i>	MS
<i>Clupea harengus</i>	MJ
<i>Dicentrarchus labrax</i>	MJ
<i>Echiichthys vipera</i>	MA
<i>Engraulis encrasicolus</i>	MS
<i>Gadus morhua</i>	MJ
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	CA
<i>Lampetra fluviatilis</i>	CA
<i>Limanda limanda</i>	MJ
<i>Liparis liparis</i>	ER
<i>Liza ramada</i>	CA
<i>Merlangius merlangus</i>	MJ
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	ER
<i>Osmerus eperlanus</i>	CA
<i>Pholis gunnellus</i>	ER
<i>Platichthys flesus</i>	CA
<i>Pleuronectes platessa</i>	MJ
<i>Pomatoschistus lozanoi</i>	MA
<i>Pomatoschistus microps</i>	ER
<i>Pomatoschistus minutus</i>	ER
<i>Raniceps raninus</i>	ER
<i>Salmo salar</i>	CA
<i>Salmo trutta</i>	CA
<i>Scophthalmus rhombus</i>	MJ
<i>Solea lascaris</i>	MA
<i>Solea solea</i>	MJ
<i>Sprattus sprattus</i>	MS
<i>Syngnathus acus</i>	ER
<i>Syngnathus rostellatus</i>	ER
<i>Trachurus trachurus</i>	MA
<i>Trigla lucerna</i>	MJ
<i>Trisopterus luscus</i>	MJ
<i>Zoarces viviparus</i>	ER

Codes: ER Estuarine resident; MJ: Marine juvenile; MS: Marine seasonal; CA: diadromous; MA: Marine Adventitious

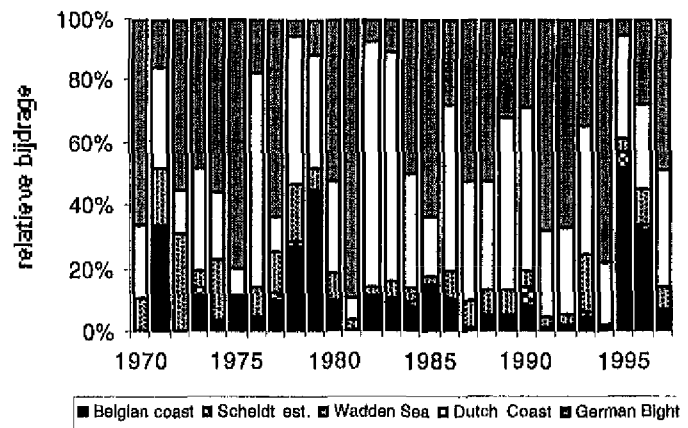
10. Figuren



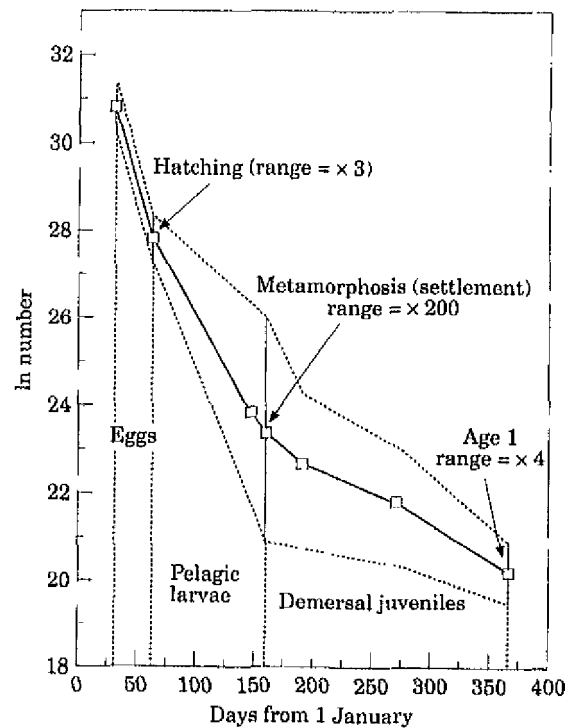
Figuur 1. Schematische voorstelling van een populatie met gescheiden leefgebieden voor de paaipopulatie en de kinderkamer, waarbij (A) de draagkracht voor de paaipopulatie beperkend is en (B) de draagkracht van de kinderkamer.



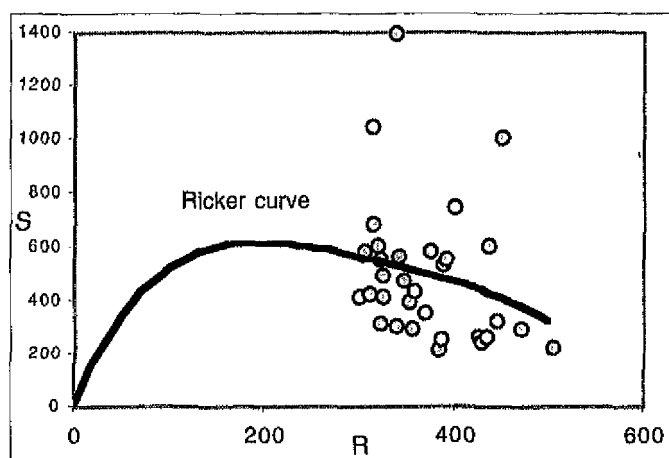
Figuur 2. Recruitement fluctuaties van schol en tong, 1966-1998 (uit ICES, 2000).



Figuur 3. Procentuele bijdrage van de verschillende gebieden aan de totale jaarlijkse index voor O-groep tong.



Figuur 4. Overlevingscurve van Noordzee-schol gedurende het eerste levensjaar met de variatie rond het gemiddelde.



Figuur 5. Stock-recruitment relatie voor Noordzeeschol (S: stock in '000 ton; R: recruitment in miljoen stuks op éénjarige leeftijd; naar Iles & Beverton, 2000).