

De migratie van zeeforel in Nederland

A. bij de Vaate & A.W. Breukelaar

Met medewerking van:

G. de Laak

T. Vriese

Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein

C. Dijkers

AquaSense, Amsterdam

U. Pakes

Hogeschool Larenstein, Velp



Te citeren als:

Bij de Vaate, A. & A.W. Breukelaar (eds.), 2001. De migratie van zeeforel in Nederland. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, rapport nr. 2001.046

ISBN 9036954037

Inhoudsopgave

1 Voorwoord	7
2 Dankbetuiging	9
3 Samenvatting	11
4 Leeswijzer	17
5 Inleiding	19
6 De zeeforel	23
6.1 Algemeen	23
6.2 Verspreiding	25
6.3 Subpopulaties	26
6.4 Soortonderscheid	26
6.5 De levenscyclus	28
6.5.1 De paai	28
6.5.2 De eieren	29
6.5.3 De eerste levensstadia	30
6.5.4 De smolts	31
6.5.5 De zeefase	32
6.5.6 De homing	32
6.5.7 De intrek in het zoete water	36
6.6 Zeeforel en Atlantische zalm in Rijn en Maas	38
7 Rijn en Maas in Nederland	41
7.1 Relevante morfologische veranderingen in de benedenloop van Rijn en Maas (1200-1900)	41
7.2 Rijn en Maas na 1900	42
7.2.1 Rijntakken	42
7.2.2 IJsselmeer	44
7.2.3 Maas	44
7.2.4 Benedenrivierengebied	45
7.3 Veranderingen in de waterkwaliteit van Rijn en Maas na 1970	46
8 Materiaal en methoden	49
8.1 Het Nedap Trail System	50
8.1.1 Het detectiestation	52
8.1.2 Locaties detectiestations	54
8.1.3 Functioneren detectiestations	56
8.1.4 De transponder	56

8.2	Het vangen van de vissen	58
8.3	Het merken van de vissen	63
8.4	Publiciteit merkacties	65
8.5	Voorstudie	65
8.6	De gemerkte vissen	68
8.7	Analyses	69
	8.7.1 Schubbenanalyses	69
	8.7.2 DNA-fingerprint	71
8.8	Gegevens verwerkingen	72
	8.8.1 Verwerking detectiegegevens	72
	8.8.2 Rekenkundige bewerkingen	73
	8.8.3 Statistische bewerkingen	75
9	Resultaten	77
9.1	Intrek vanuit zee	77
9.2	Stroomopwaartse trek	79
9.3	Trekroute via het IJsselmeer	82
9.4	Trekroute via de Nieuwe Waterweg	83
9.5	Doortrek via de Oude Maas	86
9.6	Doortrek via de Nieuwe Maas	88
9.7	Intrek via de Haringvlietluizen	90
9.8	Doortrek vanuit het Haringvliet via het Spui	95
9.9	Doortrek vanuit het Haringvliet via de Dordtsche Kil	96
9.10	Doortrek vanuit het Haringvliet via het Hollandsch Diep en de Nieuwe Merwede	97
9.11	Stroomafwaartse migratie	97
9.12	Terugmeldingen	98
9.13	Bijzondere waarnemingen	102
10	Discussie	105
10.1	Keuze voor de zeeforel	105
10.2	Betrouwbaarheid detectiesysteem	106
10.3	Genetische afkomst	110
10.4	Intrek	112
10.5	Watertemperatuur	117
10.6	Andere factoren	119
10.7	Routekeuze	121
10.8	Terugmeldingen	123
10.9	Migratiesnelheid	124
11	Aanbevelingen	127
12	Literatuur	129
13	Verklarende woordenlijst	141

.....

Bijlagen

1 Niet functioneren van de detectiestations	149
2 Overzicht van vissen waarvan de soortnaam is vastgesteld op basis van de veldkenmerken	152
3 Operatieprotocol voor het merken van de proefdieren	153
4 Migratieroutes zeeforel	158
5 De intrek van de Atlantische zalm	173

1 Voorwoord

"De zalm terug in de Rijn". Na de Sandoz-ramp in 1986 werd dit de slogan voor het ecologisch herstel van onze grote rivieren. Nu, 15 jaar later, is de waterkwaliteit sterk verbeterd en is een begin gemaakt met het herstel van leefgebieden voor allerlei planten- en diersoorten die gebonden zijn aan de rivier. Maar hoe zit het nu met de Atlantische zalm?

De afgelopen jaren is op verschillende manieren gewerkt aan het herstel van zalmopopulaties in de Rijn. In de zijrivieren, die eerst geschikt zijn gemaakt om te kunnen fungeren als paai- en opgroeigebied, is op grote schaal visbroed uitgezet om zo weer een populatie te kunnen opbouwen van de typische Rijnzalm. Tegelijkertijd wordt gewerkt aan het herstel van vrije migratieroutes vanuit zee naar de paaigronden. Steeds meer stuwen worden voorzien van vispassages waardoor de volwassen vissen op eigen kracht weer de paaigronden kunnen bereiken. Een belangrijk obstakel in Nederland gaat binnenkort geslecht worden: de Haringvlietsluizen zullen weer gedeeltelijk permanent open gaan. Ook wordt aandacht besteed aan het terugdringen van de schade die vissen oplopen bij waterkrachtcentrales tijdens de stroomafwaartse migratie. De vraag is echter: gaat het nu weer goed met de zalm?

Onduidelijk was of, na herintroductie, Atlantische zalmen nog van zee tot aan de paaigronden kunnen trekken, en zo ja in welke mate. De afgelopen 5 jaar is in opdracht van het Nederlands Zalmoverleg, het ambtelijk afstemmingsorgaan tussen de ministeries van LNV en V&W gericht op trekvis, onder begeleiding van de Commissie Visintrek (COVISI), door het RIZA onderzoek verricht naar de trekroutes van zalm en zeeforel. Doel van het onderzoek was te achterhalen welke migratieroutes gevolgd worden en welke obstakels de vissen op deze routes tegenkomen. Op grond hiervan kan vervolgens gericht aan een verder herstel van de trekroutes gewerkt worden.

Het onderzoek is om een aantal redenen uniek te noemen. Allereerst door de gevolgde werkwijze bij het ontwerp van het onderzoeksproject: een goed voorbeeld van samenwerking tussen overheidspartijen en het bedrijfsleven. Met behulp van de laatste stand der techniek werd een systeem ontwikkeld om individuele vissen gedurende lange tijd te kunnen volgen bij hun tocht naar de paaigronden en terug naar zee. Het systeem biedt overigens ook mogelijkheden om de migratie van andere vissoorten te onderzoeken, aangezien de benodigde infrastructuur (een keten van detectiestations) voorlopig in tact blijft. Ervaring is reeds opgedaan met

windes en in de nabije toekomst zal ook de migratie van aal met het systeem worden bestudeerd.

Uniek is ook dat alle relevante schaalniveaus - naast trekroutes zijn ook paaigronden opgenomen - in het onderzoek betrokken zijn. Gelet op het doel van de studie lag de nadruk op het regionale en nationale niveau, maar ook internationaal is flink aan de weg getimmerd. Hierbij is goed samengewerkt met andere overheidspartijen en onderzoeksinstellingen.

Het feit dat de betrokken waterbeheerders, de Regionale Directies van Rijkswaterstaat, gezamenlijk het onderzoek gefinancierd en begeleid hebben is uniek. De betrokkenheid bij het ecologisch herstel van watersystemen en de samenhang tussen de beheersgebieden die hierbij van belang is, worden op deze wijze onderstreept.

Tot slot zijn de public relations rondom dit project uniek te noemen. In binnen- en buitenland zijn de gebruikte methodieken en de resultaten op uitgebreide schaal gepresenteerd: niet alleen via nieuwsbrieven, wetenschappelijke publicaties en lezingen, maar ook via de pers zoals kranten, radio en televisie. Geen enkele doelgroep of interessegroep werd overgeslagen. Dit eindrapport vormt dan ook tegelijkertijd een mooie en gepaste afronding.

Maar hoe zit het nu met de vrije migratie van de zalm? Het onderzoek met zeeforellen heeft goed duidelijk gemaakt hoe de trek door de delta van Rijn en Maas verloopt. De succesverhalen van volwassen vissen die nu al de paaigronden weten te bereiken geven de burger moed. Tegelijkertijd tonen de gesignaleerde knelpunten wederom de noodzaak aan de geplande aanleg van vispassages rond de stuwen in de Nederrijn/Lek en de Maas voortvarend ter hand te nemen. De aantallen vissen die de paaigronden weten te bereiken zijn nog onvoldoende om van een duurzame populatie te kunnen spreken. Ook de verbetering van intrekmogelijkheden via de Haringvlietsluizen en de Afsluitdijk is hierbij van groot belang. Al met al levert dit onderzoek een schat aan gegevens en inzichten op over de migratieroutes van zalm en zeeforel. Het rapport vormt dan ook een goede basis voor toekomstige werkzaamheden ter verbetering van de trekroutes voor deze en andere migrerende vissoorten.

Drs. Eric Martejn, namens het Zalmoverleg
Drs. Noël Geilen, voorzitter COVISI

2 Dankbetuiging

Bij het onderzoek was een groot aantal mensen betrokken. Herman Sips (Buro Waardenburg, Culemborg) deed het vooronderzoek met betrekking tot de opzet van de studie. De N.V. Nedap (Groenlo) ontwikkelde het detectiesysteem en was gedurende de gehele looptijd van het project betrokken bij het onderhoud ervan. Voor de detectiestations verzorgde de firma Van Ommeren (Ommeren) het installatiewerk en werd de aanleg van de antennes eerst verzorgd door de Meetkundige Dienst van Rijkswaterstaat (Delft), met name door het personeel van het motorschip "Niveau", later werd dit werk uitgevoerd door de firma Van den Herik (Sliedrecht). Bij de aanleg van de eerste antenne, bij Lobith (deze locatie bleek al snel ongeschikt), werd assistentie verleend door de Meetdienst van directie Oost-Nederland en de dienstkring Bovenrijn en Waal.

De dienstkringen, in het gebied waarvan de detectiestations waren aangelegd, verleenden assistentie bij de aanleg en het onderhoud van de detectiestations en het periodiek uitvoeren van testmetingen. Locaties voor een detectiestation werden ter beschikking gesteld door de heer Reckward (Xanten), de gemeente Hardinxveld-Giessendam, het verenbedrijf Treffers (Capelse Veer), catamaranvereniging "Hellecat" (Hellevoetsluis) en het waterschap Roer & Overmaas (Roermond). Ruimtes waarin de detectieapparatuur kon worden ondergebracht werden beschikbaar gesteld door de Watersportvereniging "Blinckvliet" (Zuidland), het waterbedrijf Europoort Beerenplaat (Spijkenisse) en het Hoogheemraadschap van de Albasserwaard (Kinderdijk). Ten behoeve van het detectiestation bij Hellevoetsluis verleende Marina Stellendam toestemming voor de aanleg van de antennekabels op hun terrein.

Het personeel van het motorschip "Rees" van het "Wasser und Schiff-fahrtsamt" in Duisburg verleende verschillende malen assistentie bij diverse reparaties aan de antenne van het detectiestation bij Xanten, terwijl de heer Reckward en ook het personeel van de "Rees" assisteerden bij het uitvoeren van testmetingen.

Han Steketee en Coen van der Linden, van de dienstkring Haringvliet, verleenden assistentie bij diverse activiteiten rondom de Haringvlietssluisen. Wim Vonk (Dalem) voerde testmetingen uit bij het detectiestation Vuren, Detlev Ingendahl (Keulen) bij het detectiestation in de Sieg bij Menden.

Bij de levering van Atlantische zalmen en zeeforellen waren betrokken: Thijs, Marijke en Thijs de Visser (Klundert, fuikenvissers in het Haringvliet), Koos de Visser (Moerdijk, schipper van de Goeree 58; kuilvisser in het Haringvliet), de heer W. Klop (Hardinxveld-Giessendam, visser in de Nieuwe Waterweg), T. van Malsem, M. van Malsem en L. van Malsem (allen uit Makkum, vissers in de Waddenzee bij Kornwerderzand), en de producentenorganisatie "Wieringen" (Den Oever). De Meetdienst van de directie Noord-Holland viste een aantal weken tussen de pieren van IJmuiden.

Els Knaapen (Zeewolde) en Annelies Kastein (De Bilt) vertaalden de nieuwsbrieven over het project in respectievelijk het Engels en het Duits.

Binnen het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling waren Annette van der Kolk en Marieke Hogetoorn als project-assistentes bij het onderzoek betrokken; Aad Beemster, Jaap Daling, Jan Pieter 't Hoen, Jan van der Hout, Margriet Roukema, Frans Kerkum, Lygia Lee, Marian Milder, John van Schie, Bertus Schutte, Eric Sprokkereef, Wim de Vos en de afdeling Grafische Vormgeving waren betrokken bij diverse werkzaamheden.

3 Samenvatting

In het kader van het project "Ecologisch Herstel Rivieren" werd in december 1996 gestart met een onderzoek naar de paaitrek van zeeforel (*Salmo trutta*) door Nederland. Opdrachtgever voor het onderzoek was de COVISI (Commissie Visintrek), een coördinatiecommissie voor visonderzoek binnen de Rijkswaterstaat.

Het onderzoek had tot doel:

- a. Te onderzoeken wat de belangrijkste migratieroutes zijn die paarijpe zeeforellen volgen tijdens hun trek door het deltagebied van Rijn en Maas richting de paaigebieden, gelegen in het stroomopwaartse deel van beide rivieren. Vissen als zalmen en zeeforel paaïen van nature niet in Nederland maar gebruiken de Nederlandse grote rivieren slechts als doortrekroute. Hoewel het logisch zou zijn het onderzoek uit te voeren met de Atlantische zalm als proefdier, werd gekozen voor de zeeforel omdat de Atlantische zalm slechts in relatief geringe aantallen in de Nederlandse kustwateren en rivieren werd waargenomen. De zeeforel is nauw verwant aan de Atlantische zalm, heeft een vergelijkbare levenscyclus en stelt ongeveer dezelfde eisen aan zijn paaigebieden.
- b. Evaluatie van de efficiëntie van de vistrappen in de Maas en, zodra de vistrappen daar waren aangelegd, zo mogelijk ook in de Nederrijn/Lek. Door vertragingen bij de aanleg van de vistrappen in de Nederrijn/Lek en de resterende in de Maas (bij de stuwen van Borgharen en Grave) was dit echter niet mogelijk. De resultaten van het onderzoek kunnen echter wel gezien worden als T_0 -situatie bij een toekomstige evaluatie.
- c. Te onderzoeken welke factoren in de benedenloop van Rijn en Maas de migratie van zeeforel negatief beïnvloeden.
- d. Een bijdrage te leveren aan internationale programma's voor de herintroductie van de Atlantische zalm in het Rijn stroomgebied.

Voor het onderzoek werd gebruik gemaakt van het Nedap Trail System[®], dat speciaal voor het onderzoek werd ontwikkeld voor toepassing in wateren met enerzijds een relatief hoge scheepvaartintensiteit en anderzijds een hoge geleidbaarheid. Het systeem bestaat uit speciale zendermerken van het zogenaamde transpondertype en een keten van detectiestations die langs potentiële migratieroutes waren aangelegd. De transponders werden ingebracht in de buikholte van zeeforellen die in de Nederlandse kustwateren werden gevangen en daar ook weer werden losgelaten.

Het onderzoek vond plaats in de periode december 1996 t/m december 2000. In die periode werd bij 582 zeeforellen een transponder geïmplanteerd. De vissen werden gevangen en gemerkt in de Waddenzee bij Kornwerderzand

(61 exemplaren) en Den Oever (9 exemplaren), tussen de pieren van IJmuiden (2 exemplaren), in de monding van de Nieuwe Waterweg (5 exemplaren) en in de buitendelta van het Haringvliet, de kustzone omsloten door Voorne, de Haringvlietdam en Goeree, (505 exemplaren).

Behalve zeeforellen werden ook 80 Atlantische zalmen gemerkt; het merendeel (75 exemplaren) eveneens in de buitendelta van het Haringvliet. Slechts zeven exemplaren (9%) werden in het binnenwater waargenomen waarvan er twee de Rijn optrokken. Door het geringe aantal binnen trekkende dieren was het niet mogelijk een goed beeld te krijgen van hun migratiegedrag.

De relatief geringe intrek van Atlantische zalmen heeft geleid tot de veronderstelling dat de dieren die in de buitendelta van het Haringvliet waren gemerkt (75 exemplaren) niet de bedoeling hadden binnen te trekken. Komend vanuit het noordelijk deel van de Atlantische oceaan trekken ze het noordwestelijke deel van de Noordzee binnen om van daaruit eerst de monding van de Nieuwe Waterweg te bereiken. Verwacht mag worden dat de dieren, die daar niet hun geboorterivier herkennen, langs de kust verder trekken naar het zuiden. Geconcludeerd werd dan ook dat tijdens het onderzoek een deel van deze verder zuidwaarts trekkende dieren moet zijn gemerkt.

In totaal werden 202 zeeforellen één of meerdere malen geregistreerd op één of meerdere detectiestations. Intrek vond jaarlijks vooral plaats in de periode juni-juli. Bij ongeveer 75% vond de eerste detectie plaats binnen 30 dagen na het merken. Opvallend was dat het percentage van de dieren, dat pas na meer dan 180 dagen na het merken het zoete water binnen, trok verhoudingsgewijs groter was bij de zwaardere dieren (>3 kg) dan bij de lichtere (<3 kg).

Hoewel bekend is dat zeeforellen meerdere jaren achtereen aan de paai kunnen deelnemen werd van slechts zes vissen (1% van het aantal gemerkte dieren) in twee achtereenvolgende jaren intrek waargenomen. Tijdens hun trek door het zoete water waren de zeeforellen vooral overdag actief. De gemiddelde reissnelheid in stroomopwaartse richting bedroeg 21,8 km per dag (stand. dev. 15,7).

Intrek van gemerkte zeeforel werd uitsluitend waargenomen via:

- a. De (spui-)sluizen in de Afsluitdijk het IJsselmeer in.
- b. De Nieuwe Waterweg richting Oude en Nieuwe Maas.
- c. De Haringvlietssluisen het Haringvliet in.

Via het Noordzeekanaal trok geen enkele gemerkte zeeforel binnen. Verreweg de meeste intrekkende dieren (87%) waren gemerkt in de buitendelta van het Haringvliet waardoor automatisch het accent van het onderzoek kwam te liggen op de intrek via het benedenrivierengebied. Echter relatief gezien was de intrek via de spuisluisen in de Afsluitdijk veel belangrijker dan via de Haringvlietssluisen en de Nieuwe Waterweg. Van de dieren

die gemerkt waren in de buitendelta van het Haringvliet trok 14% het zoete water binnen via de Haringvlietsluizen en 20% via de Nieuwe Waterweg. Van de dieren die in de Waddenzee waren gemerkt werd 49% ook daadwerkelijk in het zoete water gesignaleerd.

Tussen de populaties zeeforellen die in de Waddenzee en in het zuidwesten van Nederland (de monding van de Nieuwe Waterweg en de buitendelta van het Haringvliet) waren gemerkt vond nauwelijks uitwisseling van dieren plaats (uit beide populaties slechts één exemplaar).

Van de 70 zeeforellen die in de Waddenzee werden gemerkt werd bij 33 exemplaren (47%) intrek via het IJsselmeer waargenomen. Daarvan werden 20 exemplaren waargenomen in de Rijn op het detectiestation bij Xanten. Gezien de periode waarin ze bovenstrooms van dit detectiestation verbleven konden 17 exemplaren als potentiële paaier worden gekenmerkt.

Via de Nieuwe Waterweg trokken 103 zeeforellen het zoete water binnen. Daarvan waren er 99 gemerkt in de buitendelta van het Haringvliet, drie in de monding van de Nieuwe Waterweg en een exemplaar in de Waddenzee. Vrij snel na de start van het onderzoek werd in het Botlekgebied de Beerdam geopend (in november 1997). In principe was vanaf dat moment ook doortrek mogelijk via het Beerkanaal en Hartelkanaal. Omdat er vanuit het Beerkanaal nauwelijks lokkende werking werd verondersteld, is in dit rapport uitsluitend gesproken over intrek via de Nieuwe Waterweg. Op basis van de detecties in het benedenrivierengebied was het overigens ook niet mogelijk onderscheid te maken tussen beide potentiële migratieroutes. Verdere doortrek vanuit de Nieuwe Waterweg vond plaats door 102 dieren tijdens hun eerste intrekpoging. Daarnaast kozen nog eens 12 exemplaren voor dezelfde intrek- en doortrekmogelijkheden tijdens hun tweede intrek (als die duidelijk in een andere periode viel dan de eerste). Tijdens hun stroomopwaartse doortrek werden door al deze dieren in totaal 15 verschillende routes gekozen.

Opvallend is het belang van de Dordtsche Kil in de stroomopwaartse trek van de zeeforel die via de Nieuwe Waterweg binnen trok. Deze Rijntak werd door bijna de helft (46%) van de gedetecteerde dieren bezocht ondanks het feit dat dit een omweg betekende op hun stroomopwaartse reis richting paaiplaatsen.

Wanneer de keuze van de migratieroute van zeeforellen die via de Nieuwe Waterweg waren binnen getrokken wordt vergeleken met de relatieve tijdsduur van overheersende stroomsnelheid in de bovenstroomse Rijntakken (bij een zeewaarts gerichte stroming) op een splitsingspunt, dan kan het volgende worden geconcludeerd:

- a. Op het splitsingspunt met de Oude Maas en de Nieuwe Maas kwam de keuze redelijk overeen met de overheersende stroomsnelheid.

-
- b. Op het splitsingspunt Oude Maas/Spui was bij een afvoer van de Bovenrijn tot $3.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ de verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden het omgekeerde van die van de overheersende stroomsnelheid. Bij een hogere afvoerklasse, waarbij geen overheersende stroomsnelheid meer ontstaat in het Spui, trok geen enkele zeeforel deze Rijntak binnen.
 - c. Op het splitsingspunt Oude Maas/Dordtsche Kil kwam de keuze redelijk overeen met de overheersende stroomsnelheid; opvallend was echter wel dat bij een afvoerklasse van $3.000 - 6.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ (op de Bovenrijn) op één na alle dieren kozen voor de Dordtsche Kil, ondanks de langdurig overheersende stroomsnelheid vanuit het bovenstroomse deel van de Oude Maas.
 - d. Ook op het splitsingspunt Nieuwe Maas/Lek/Noord kwam de keuze voor de stroomopwaartse riviertak goed overeen met de overheersende stroomsnelheid.

Ondanks dat de Haringvlietsluizen een duidelijke barrière vormen voor de trek van anadrome vissen richting het zoete water, zagen toch 70 (14%) van de 505 zeeforellen, die in de buitendelta van het Haringvliet waren gemerkt, kans deze barrière te nemen.

Intrek via de Haringvlietsluizen leverde ongeveer een factor twee minder problemen op bij het kiezen van de kortste route gedurende de doortrek dan via de Nieuwe Waterweg. Dat komt o.a. omdat door de breedte van het Haringvliet en Hollandsch Diep een eventueel lokkende werking van het Spui en de Dordtsche Kil minder goed door de optrekkende dieren waarneembaar was. Daarnaast kon van een aantal dieren worden aangenomen dat ze afkomstig waren uit het stroomgebied van de Maas en daarom rechtstreeks richting Amer trokken.

Doortrek via het Haringvliet vond plaats door 53 dieren tijdens hun eerste intrekpoging. Daarnaast kozen nog eens drie exemplaren voor dezelfde in- en doortrekmogelijkheden tijdens hun tweede intrekpoging.

Tijdens hun doortrek werden door deze 56 dieren in totaal 13 verschillende routes gekozen. Het belangrijkste deel zwom de Waal op. Evenals bij de doortrek via de Nieuwe Waterweg bleek de Dordtsche Kil een belangrijke schakel te vormen in de trekroute van de gemerkte zeeforellen richting Lek, Waal of Bergsche Maas. Ongeacht het riviertraject waarin ze uiteindelijk terecht kwamen bleek bijna de helft (45%) van de dieren de Dordtsche Kil te hebben bezocht; hetzij omdat ze zich vergisten, waarna ze deze vergissing herstelden, dan wel omdat ze na te zijn gelokt besloten door te zwemmen.

Zes zeeforellen (van de 27 die de Bergsche Maas waren opgetrokken) werden gedetecteerd in de Grensmaas (detectiestation Stevensweert). Dit is opmerkelijk omdat de stuw bij Grave niet is voorzien van een deugdelijke doortrekvoorziening. Geconcludeerd moet worden dat de dieren via de scheepvaartsluizen moeten zijn opgetrokken omdat de stuw tijdens de optrek van alle dieren in bedrijf was. Een van deze zes zeeforellen werd overigens ook waargenomen op de Roer (detectiestation St. Odiliënberg).

Doortrek vanuit de Grensmaas richting België was voor al deze zes vissen onmogelijk vanwege de barrièrewerking van de stuw bij Borgharen.

In totaal kon 71 maal stroomafwaartse migratie worden vastgesteld waarbij in 23 gevallen (32%) de route in beide richtingen gelijk was. Van een zevental dieren werd tweemaal stroomop- en afwaartse trek vastgesteld. Slechts één daarvan nam in beide gevallen dezelfde route (de Lek op en af).

In totaal werden 121 exemplaren (21% van het gemerkte aantal) terug gemeld nadat ze elders opnieuw waren gevangen. Hiervan waren er 22 na het vangen nog in een zodanige conditie dat ze weer konden worden terug gezet. Van het aantal terug gemelde zeeforellen waren 32 exemplaren na detectie terug gevangen terwijl vijf exemplaren werden gedetecteerd nadat ze opnieuw waren terug gezet.

De meeste zeeforellen (80%) die werden terug gemeld waren gevangen binnen een straal van 25 km van de uitzetlocatie. Van de zeeforellen die buiten die straal werden terug gemeld bleken 14 exemplaren te zijn gevangen in de Nederlandse binnenwateren en eenzelfde aantal in het Duitse deel van het Rijnstroomgebied. Daarnaast werden ook dieren terug gemeld uit het Duitse deel van de Waddenzee, Frankrijk (omgeving van Dieppe en uit de Seine) en de zuidpunt van Noorwegen.

Behalve de groep van zeeforellen die werd terug gemeld was er ook een groep waarvan uit de detecties weliswaar bleek dat ze over een bepaalde afstand waren binnen getrokken, maar waarvan verdere doortrek of eventuele stroomafwaartse trek niet kon worden vastgesteld. Geconcludeerd moet worden dat deze dieren tijdens hun migratie in het zoete water zijn doodgegaan of dat ze werden gevangen zonder dat daarvan melding werd gemaakt. Het betrof 64% van de gedetecteerde dieren. Wordt een onderverdeling gemaakt tussen Rijn en Maas dan bleek dat van de dieren die het detectiestation:

- a. Xanten (Rijn) in stroomopwaartse richting passeerden (n=93) er 74% daarna niet meer werd gedetecteerd.
- b. Capelse Veer (Bergsche Maas) in stroomopwaartse richting passeerden (n=27) er 56% daarna eveneens niet meer werd gedetecteerd.

4 Leeswijzer

De auteurs zijn zich ervan bewust dat niet alle informatie in dit rapport voor iedereen even belangrijk is. Degenen die uitsluitend geïnteresseerd zijn in de conclusies van het onderzoek en de aanbevelingen kunnen volstaan met het lezen van de samenvatting (hoofdstuk 3), terwijl de aanbevelingen vermeld zijn in hoofdstuk 11.

Voor breder geïnteresseerden volgt na de inleiding (hoofdstuk 5), waarin de aanleiding tot het onderzoek is beschreven, een hoofdstuk met ecologische informatie over de Atlantische zalm en de zeeforel. In dit hoofdstuk (hoofdstuk 6) wordt vooral ingegaan op de levenscyclus van beide soorten en op aspecten die van belang zijn om de levenscyclus met succes te doorlopen. Duidelijk wordt gemaakt dat beide soorten daarbij diverse keuzemogelijkheden hebben (o.a. al of niet trekken naar zee om op te groeien tot het volwassen stadium, al of niet bewuste keuze voor een bepaalde (zij-)rivier om te kunnen voortplanten). Deze keuzes worden o.a. beïnvloed door antropogene geïnduceerde veranderingen die optreden in het stroomgebied van hun geboorterivier (hoofdstuk 7).

Belangrijk voor de interpretatie van de resultaten zijn de methoden die in het onderzoek zijn gebruikt (hoofdstuk 8). Zo is de migratie van de vissen bestudeerd met behulp van telemetrie. Het gebruikte systeem werd speciaal ontwikkeld voor het onderzoek; vandaar ook de uitgebreide beschrijving van het systeem.

Hoofdstuk 9 is gewijd aan de resultaten van het onderzoek. Naast zeeforellen werden ook Atlantische zalmen gemerkt. Daarvan trokken er echter zo weinig het zoete water in dat hun migratiegedrag niet geanalyseerd kon worden. De gegevens over en de waarnemingsresultaten van deze soort zijn samengevat in bijlage 5.

Een bespreking van de resultaten van het onderzoek treft u aan in hoofdstuk 10.

Aanbevelingen ter verbetering van de stand van Atlantische zalm en zeeforel, en voor eventueel vervolgonderzoek, zijn gegeven in hoofdstuk 11. De geciteerde literatuurbronnen in hoofdstuk 12.

Ten behoeve van de leesbaarheid van het rapport is in hoofdstuk 13 een verklarende woordenlijst opgenomen.

5 Inleiding

Op de 7^e ministersconferentie over de vervuiling van de Rijn, die naar aanleiding van het Sandoz-ongeval¹ op 16 december 1986 werd gehouden in Rotterdam, werd het Rijn Actieplan aanvaard. De belangrijkste doelen van het plan waren (IKSR 1987, Anon. 1988):

- a. Te zorgen voor een zodanig ecologisch herstel dat hogere diersoorten de rivier weer kunnen bevolken.
- b. Een verdere verbetering van de waterkwaliteit zodat het rivierwater weer een veilige grondstof kan zijn voor de bereiding van drinkwater.
- c. Een verdere reductie van schadelijke stoffen die geadsorbeerd zijn aan het sediment.

Als "boegbeeld" voor de verbetering van het leefmilieu in de Rijn werd gekozen voor de Atlantische zalm (*Salmo salar* L.), een "hogere diersoort" die in het verleden een relatief groot deel van het stroomgebied van de Rijn benutte voor het volbrengen van zijn levenscyclus en daarnaast ook zeer kritisch is ten aanzien van de kwaliteit van zijn milieu. Omdat de specifieke Rijnzalm al enige tientallen jaren uit het stroomgebied van de rivier verdwenen was (zie o.a. De Groot 1990^A), werd afgesproken te streven naar een zodanig ecologisch herstel dat zich in het jaar 2000 weer een zichzelf in stand houdende zalmpopulatie zou kunnen hebben gevestigd.

In de tijd dat de bovengenoemde ministersconferentie werd gehouden waren de belangrijkste knelpunten voor een mogelijke terugkeer van een zalmpopulatie in de Rijn:

- a. De onbereikbaarheid van een groot deel van de voormalige paai- en opgroeigebieden (Kalweit 1993).
- b. De toegankelijkheid van de rivier vanuit zee (Vanhemelrijk 1990, De Haas 1991). Omdat de zalm een aantal jaren, vooraf gaande aan de paai, op zee doorbrengt, is ongehinderde trek de rivier op een eerste vereiste (zie ook hoofdstuk 6).
- c. De relatief hoge sliblast in bereikbare paairivieren waardoor de eieren verstikken in de paai-bedden (Ingendahl 1999).
- d. De waterkwaliteit (Lelek & Bushe 1992).
- e. De relatief hoge visserijdruk op zee (Mills 1989, Shearer 1992) en in de binnenwateren.
- f. De aanleg van waterkrachtcentrales, een probleem voor de stroomafwaarts trekkende vissen.

1 Voor de betekenis van specifieke woorden of begrippen zie de de verklarende woordenlijst (hoofdstuk 13).

Een verbetering van de toegang vanuit zee en de passeerbaarheid van de stuwen in de Nederrijn/Lek en de Maas zijn louter Nederlandse problemen; de overige problemen moeten in andere landen worden opgelost (bijvoorbeeld verbetering van de paaimogelijkheden in Duitsland en Frankrijk), in een gezamenlijke actie van alle Rijnsoeverstaten (bijvoorbeeld verbetering van de waterkwaliteit) of binnen andere internationale verbanden (bijvoorbeeld vermindering van de visserijdruk op zee).

Mogelijkheden voor de landinwaartse trek van anadrome vissoorten via de Rijntakken en de Maas zijn in de afgelopen eeuwen sterk gereduceerd. Uit fysisch oogpunt kan alleen nog ongehinderde intrek plaatsvinden via de monding van de Nieuwe Waterweg. Alle overige intrekmogelijkheden zijn geblokkeerd door dammen met daarin scheepvaartsluizen en kunstwerken om het water van de rivieren te kunnen afvoeren. Van noord naar zuid betreft het de Afsluitdijk, met daarin spui- en scheepvaartsluizen bij Kornwerderzand en Den Oever, de monding van het Noordzeekanaal, met scheepvaartsluizen en een gemaal, en de Haringvlietdam, eveneens voorzien van spui- en scheepvaartsluizen (figuur 1). Voor soorten, zoals de Atlantische zalm en de zeeforel, die via de grote rivieren verder landinwaarts moeten trekken om hun paaigebieden te kunnen bereiken, zijn er daarnaast nog barrières in de vorm van stuwen in de Nederrijn/Lek en in de Maas, terwijl een eventuele route via het Noordzeekanaal en het Amsterdam-Rijnkanaal bemoeilijkt wordt door scheepvaartsluizen in het Amsterdam-Rijnkanaal (De Haas 1991).

.....
Figuur 1
Potentiële intrekpunten (groene pijlen) en barrières voor de landinwaartse trek van anadrome vissen.



Om te kunnen nagaan in welke mate barrières in de overgang van zoet naar zout water een knelpunt vormen in de (potentiële) trekroute(s) van de Atlantische zalm in het stroomgebied van Rijn en Maas, is in de periode december 1996 t/m december 2000 onderzoek verricht naar het migratiegedrag van de zeeforel, een soort die nauw verwant is aan de Atlantische zalm.

Het onderzoek is uitgevoerd met behulp van een telemetrische methode en bestond in essentie uit de volgende elementen:

- a. Zeeforellen werden voor de Nederlandse kust gevangen en gemerkt met individueel herkenbare zendermerken.
- b. Op vaste locaties langs de intrekroutes werden detectiestations ingericht waarmee de identificatiecodes en tijdstippen van de passages van gezenderde zeeforellen automatisch werden geregistreerd. De locaties werden zodanig gekozen dat hieruit de gevolgde routes eenduidig konden worden afgeleid.



De Haringvlietsluizen.

Doel van het onderzoek was:

- a. Onderzoeken wat de belangrijkste migratieroutes zijn die paarijpe zeeforellen volgen tijdens hun trek door het deltagebied van Rijn en Maas richting de paaigebieden, gelegen in het stroomopwaartse deel van Rijn en Maas.
- b. Evalueren van de efficiëntie van de vistrappen in de Maas, en zodra de vistrappen daar zouden zijn aangelegd, ook in de Nederrijn/Lek.
- c. Onderzoeken welke factoren de migratie van zeeforel negatief beïnvloeden in de benedenloop van Rijn en Maas.
- d. Een bijdrage leveren aan internationale programma's voor de herintroductie van de Atlantische zalm in het Rijn stroomgebied.

In dit rapport ligt de nadruk op een beschrijving van de intrek van zeeforel vanuit de kustwateren in de binnenwateren en op de doortrek in stroomopwaartse richting. Hierbij worden relaties gelegd met de afvoer en de watertemperatuur. Waterkwaliteitsparameters zijn in de onderzoeksperiode te weinig aan veranderingen onderhevig geweest om het migratiegedrag van de zeeforel aan te kunnen relateren. Een evaluatie van de efficiëntie van de vistrappen in de Maas en de Nederrijn/Lek bleek niet mogelijk. Dit vanwege vertragingen bij de aanleg van vistrappen bij alle stuwen in de Nederrijn/Lek en in de Maas bij de stuwen van Grave en Borgharen. Aangezien de methoden, zoals gebruikt in het onderzoek, belangrijk zijn voor een goede interpretatie van de waarnemingsresultaten, is hieraan relatief veel aandacht besteed.

In dit rapport is met de verzamelde gegevens getracht zo goed mogelijk antwoord te geven op de gestelde vragen. Echter, afhankelijk van de vraagstelling, kunnen de waarnemingen ook op andere manieren worden bewerkt en geanalyseerd.

6 De zeeforel

6.1 Algemeen

Evenals de Atlantische zalm (*Salmo salar* L.) behoort de zeeforel (*Salmo trutta* L.) tot de orde van de Salmoniformes (tabel 1). Deze orde omvat onder andere de families *Salmonidae* (zalmen), *Coregonidae* (houtingachtigen) en *Thymallidae* (vlagzalmen) (Mills 1989). Binnen de familie van *Salmonidae* wordt een aantal geslachten onderscheiden.

Over de naamgeving van zalmachtigen is veel discussie geweest. Dit is niet verwonderlijk, gezien de vele uiterlijke verschijningsvormen tijdens hun levenscyclus en de, verderop in deze paragraaf, beschreven afwijkingen op het algemeen voorkomende gedrag dat behoort bij een anadrome levenswijze. Het voorkomen van meerdere salmonidensoorten in het stroomgebied van één rivier zal ook zeker hebben bijgedragen aan de verwarring en onduidelijkheden die er waren. Sommige auteurs uit de 17^e en 18^e eeuw gaven voor de afzonderlijke levensstadia (parr, kelts) van de salmoniden aparte Latijnse soortsnamen.

Met name door onderzoek van o.a. Menzies (1931), Jones (1959) en Mills (1971) werd duidelijkheid geschapen in de levenswijze en aansluitend de naamgeving van salmoniden (Mills 1989).

Tabel 1

Plaats van de Atlantische zalm en de zeeforel binnen de orde der *Salmoniformes*.

Orde	Familie	Geslacht	Soort	Nederlandse naam		
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Salmo</i>	<i>salar</i>	Atlantische zalm		
			<i>trutta</i>	zeeforel (trekkende vorm) beekforel (niet trekkende vorm)		
		<i>Oncorhynchus</i>	<i>nerka</i>	socketzalm		
			<i>mykiss</i>	regenboogforel		
			<i>clarki</i>	cutthroatforel		
			<i>kisutch</i>	cohozalm		
			<i>gorbuscha</i>	koningszalm		
			<i>keta</i>	chumzalm		
			<i>tshawytscha</i>	chinookzalm		
		<i>Hucho</i>	<i>hucho</i>	Donauzalm		
			<i>Salvelinus</i>	<i>alpinus</i>	beekridder	
		Thymallidae	Coregonidae	<i>Thymallus</i>	<i>fontinalis</i>	bronforel
				<i>Coregonus</i>	<i>thymallus</i>	vlagzalm
		Coregonidae	Coregonidae	<i>Coregonus</i>	<i>albula</i>	kleine marene
<i>lavaretus</i>	grote marene					
<i>oxyrinchus</i>	houting					
Osmeridae	Osmeridae	<i>Osmerus</i>	<i>eperlanus</i>	spiering		
Esocidae	Esocidae	<i>Esox</i>	<i>lucius</i>	snoek		

De beekforel (*Salmo trutta fario*) de en zeeforel (*Salmo trutta trutta*) worden nog vaak als aparte ondersoorten van *Salmo trutta* aangehaald. Inmiddels is echter vastgesteld dat van een genetisch onderscheid in ondersoorten geen sprake kan zijn, zelfs niet van verschillende rassen (o.a. Jonsson 1985, Hindar e.a. 1991). De forel kent evenals sommige andere salmoniden een flexibele levensgeschiedenis waarbij twee strategieën door elkaar kunnen voorkomen. Binnen één en dezelfde populatie kunnen zowel naar zee trekkende individuen (migrerende strategie, verschijningsvorm "zeeforel") als permanent op de rivier verblijvende individuen (residente strategie: verschijningsvorm "beekforel") voorkomen, die ook onderling kunnen paaien.

Anderzijds is er duidelijk genetische differentiatie gevonden tussen populaties afkomstig uit verschillende rivieren, ongeacht of deze populaties gemengd (residente en migrerende individuen) of niet-gemengd (uitsluitend residente of migrerende individuen) waren, terwijl er geen genetische verschillen tussen naast elkaar voorkomende beek- en zeeforellen in dezelfde rivier zijn gevonden.

Of een individu naar zee trekt wordt waarschijnlijk bepaald door een combinatie van erfelijke factoren (die kunnen verschillen tussen populaties in afzonderlijke rivieren) en omgevingsparameters die het latente migratiegedrag onderdrukken dan wel in gang zetten (voornamelijk temperatuur in combinatie met voedselomstandigheden; gerealiseerde groei lijkt een belangrijke parameter).

Alle soorten van de geslachten *Salmo* en *Oncorhynchus* zijn in principe anadroom, dat wil zeggen dat ze paaien en opgroeien in het zoete water om vervolgens volwassen te worden in zee. Van enkele soorten, o.a. van de Atlantische zalm en de zeeforel, zijn echter ook land-locked ondersoorten bekend (Mills 1989). Daarnaast bestaan er binnen één soort ook (sub-) populaties die geen uitgesproken trekgedrag vertonen (o.a. de beekforel en de regenboogforel). Van sommige soorten verblijven oudere exemplaren in de meer benedenstroomse regionen van een riviersysteem en trekt slechts een deel van de vissen naar zee. Ook is bekend dat bij de Atlantische zalm en de zeeforel soms mannelijke exemplaren op de paaigronden achter blijven. Ze vertonen ook in hun verdere leven geen trekgedrag meer (precocious male) (Elliott *et al.* 1992).

Opmerkelijk is overigens dat veel onderzoekers in de 18^e eeuw al bekend waren met het fenomeen "precocious male". Bij sommige soorten werden ook wel eens "precocious females" gevonden. Van zowel de Atlantische zalm als de zeeforel is tevens bekend dat sommige dieren tijdens het smoltificeren, dan wel tijdens de stroomafwaartse migratie, hun vermogen tot aanpassing aan het zoute water (osmoregulatie) kunnen verliezen. Deze vissen blijven dan in de benedenloop van de rivier hangen, maar nemen vervolgens wel deel aan de voortplanting als ze geslachtsrijp zijn geworden (Elliott *et al.* 1992).

Van de Pacifische zalmsoorten is de regenboogforel (*Oncorhynchus mykiss*) de meest bekende in West-Europa omdat die daar regelmatig wordt uitgezet. De anadrome vorm van de regenboogforel wordt steelhead genoemd. Evenals bij de Atlantische zalm en de zeeforel geldt ook voor de regenboogforel dat sommige dieren tijdens hun levenscyclus kunnen overgaan tot smoltificatie om zich vervolgens gedurende de rest van hun leven als steelhead te gedragen (Groot & Margolis 1991).

Naast regenboogforellen zijn in het verleden in Europa ook wel eens op bescheiden schaal cohozalmen (*Oncorhynchus kisutch*) uitgezet.

6.2 Verspreiding

Het verspreidingsgebied van de Atlantische zalm besloeg oorspronkelijk het gehele Noord-Atlantische gebied; de soort kwam dus zowel voor in het oostelijk deel van Noord-Amerika als in West-Europa. Door uitzettingen elders komt de soort nu ook in andere gebieden voor (o.a. de Stille Oceaan). Dat geldt ook voor de zeeforel die oorspronkelijk alleen voorkwam in West-Europa.

Van de Atlantische zalm worden drie ondersoorten onderscheiden: de Noordamerikaanse, de Europese en de Baltische zalm. Aangenomen wordt dat tussen deze drie ondersoorten geen genetische uitwisseling plaats vindt (Hansen 1993).

De Atlantische zalm is in de loop der tijd een populaire kweekvis geworden. Het resultaat is dat momenteel naar schatting 95% van alle Atlantische zalmen op de wereld afkomstig is van kweek (Gross 1998). Omdat in elk levensstadium wel kweekvissen weten te ontsnappen (o.a. als gevolg van fouten in het beheer van kweekbedrijven en schade aan kweekopstellingen) kunnen de gevolgen voor de wilde populaties niet uitblijven.

Belangrijke gevolgen zijn:

- a. Verdringing van wilde populaties in hun specifieke paairivieren.
- b. Vermenging van genen als gevolg van het onderling paaien van gekweekte dieren met de wilde ondersoorten.
- c. Overdracht van parasieten en ziektes bij gekweekte dieren naar wilde populaties.

Het resultaat van dit alles is dat de overlevingskansen van wilde Atlantische zalm populaties sterk onder druk zijn komen te staan en daarmee samenhangend het beoogde succes van herintroductieprogramma's.

6.3 Subpopulaties

Van elke ondersoort binnen het geslacht *Salmo* zijn verschillende distincte stammen bekend. Iedere stam of subpopulatie heeft zijn eigen homing-rivier. In een subpopulatie kunnen ook weer groepen van vissen worden onderscheiden met specifieke kenmerken (morfologische kenmerken en populatiekarakteristieken).

Elliott *et al.* (1992) beschouwden de zeeforel en de beekforel als ondersoorten van de soort *Salmo trutta*. De zeeforel is de naar zee trekkende vorm, terwijl de beekforel geen trekgedrag richting zee vertoont en dus zijn hele levenscyclus in het zoete water doorloopt. Overigens is het bekend dat beekforellen ook kunnen smoltificeren om daarna naar zee te trekken en verder als zeeforel door het leven te gaan (zie ook paragraaf 6.1).

Binnen subpopulaties en stammen van één salmonidensoort kunnen ook zogenaamde "isolated stocks" voorkomen. Bijvoorbeeld een zomer- en een herfstvorm (Berg 1934) van *Salmo salar* in enkele Russische rivieren. De zomervorm trekt in het voorjaar/zomer op en paait in het daarop aansluitende najaar, terwijl de herfstvorm pas in het najaar de rivier op trekt om vervolgens pas het jaar daarop in de herfst aan de paai deel te nemen. Berg (1934) heeft via een indirecte bewijsvoering aangetoond dat de beide "stocks" niet onderling paaien.

Bij meerdere zalmensoorten is tevens vastgesteld dat de verschillende "stocks" specifiek gedrag vertonen en bijvoorbeeld afpaaien op specifieke locaties, dan wel dat er subpopulaties zijn waarbij bijvoorbeeld de grilse eerder in het seizoen optrekt dan de oudere vissen (Berg 1934, Laughton 1991).

6.4 Soortsonderscheid

Het onderscheid tussen Atlantische zalm en zeeforel is niet altijd even gemakkelijk omdat specifieke uitwendige kenmerken niet altijd voldoende onderscheidend zijn. In dit onderzoek zijn de determinatiekenmerken gebruikt zoals gegeven in tabel 2.

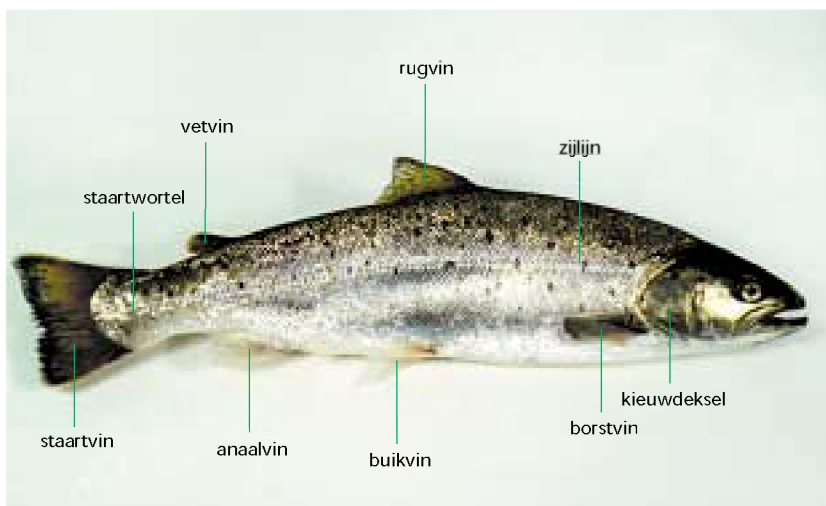
Tabel 2

Determinatiekenmerken van (volwassen) Atlantische zalm en zeeforel (zie ook figuur 2).

	Kenmerk	Atlantische zalm	Zeeforel
Uitwendig:	aantal schubben op de zijlijn	109-120	120-130
	aantal schubben boven de zijlijn tot de vetvin	10-13	14-17
	rugvinstralen	10-12	12-14
	anaalvinstralen	8-11	10-12
	buikvinstralen	9-10	9-10
	staartvin	gevorkt	recht of licht concaaf, soms convex
	einde bek t.o.v oog	recht onder oog	loopt tot voorbij oog
	basis staartwortel	slank	dik
	lichaamsverhouding	slanker dan zeeforel	zwaarder dan zalm bij gelijke lengte
	kop	kleiner dan zeeforel	
Inwendig:	kleur marine fase	zilver/grijs met blauw/groene glans	bruin aan bovenzijde
	vorm stippen op zijkant	kruisjes	vlekjes, stippen
	ploegschaarbeen	tandjes op schacht	tandjes op schacht en kop
	vorm kieuwboogaanhangsel	slank	stomp
	aantal kieuwboogaanhangsels	15-20	14-17
	sperweefsel	stevig	zacht

Figuur 2

Habitus van een zalmachtige (foto OVB, Nieuwegein).

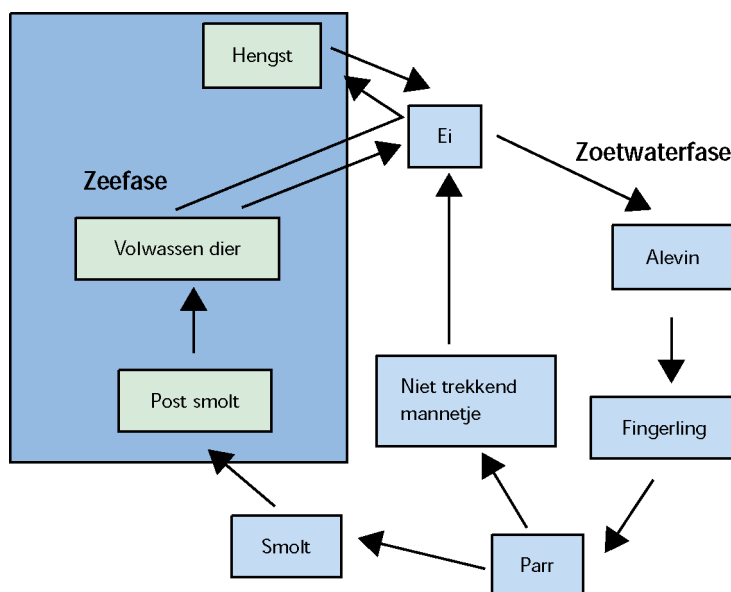


6.5 De levenscyclus

Voor een goed begrip van het migratiegedrag van de Atlantische zalm en de zeeforel wordt in deze paragraaf dieper op ingegaan op hun levenscyclus. Met name de homing speelt een belangrijke rol bij de terugkeer naar de geboortेरивier. In figuur 3 is hun levenscyclus schematisch weergegeven.

.....
Figuur 3

De levenscyclus van de Atlantische zalm en de zeeforel.



6.5.1 De paai

Tegen het eind van de herfst hebben de paarijpe dieren zich verzameld in diepere delen van de paairivieren. Vrouwtjes arriveren in november en december als eersten op de paaiplaatsen (Elliott *et al.* 1992). Zowel de Atlantische zalm als de zeeforel zijn kieskeurig bij het bepalen van hun paaiplaatsen. Beide soorten zijn zogenaamde lithofiele paaiers (Balon 1975), dat wil zeggen dat ze hun paaibedden maken in grindbodems, bij voorkeur aan de benedenstroomse zijde van stroomversnellingen zodat het heldere en zuurstofrijke rivierwater goed door het paaibed heen kan stromen.

Van zeeforel is bekend dat, in vergelijking met de Atlantische zalm, een groter aandeel van de populatie meerdere jaren achtereen paait (Le Cren 1985). In 29 rivieren in Noorwegen bleek het aandeel herhaalde paaiers te variëren van 0 tot meer dan 70%. Het aandeel herhaalde paaiers was positief gecorreleerd met de lengte van de rivier en de gemiddelde afvoer, maar niet met de breedtegraad (L' Abée-Lund *et al.* 1989).

De paaigebieden van de Atlantische zalm en de zeeforel in de West-Europese rivieren overlappen elkaar waardoor hybridisatie kan optreden. In vergelijking met de zeeforel paait de Atlantische zalm in het algemeen op de wat meer ondiepere en sneller stromende delen van dezelfde paairivier.

6.5.2 De eieren

De eieren worden door het vrouwtje in een gegraven ondiepe kuil (paai-bed) in de grindbedding van de rivier gelegd waarna ze onmiddellijk bevrucht worden door het mannetje (Jones 1959). Daarna wordt de kuil weer dichtgeschoven zodat de eieren op een betrekkelijk veilige plaats tot ontwikkeling kunnen komen.

De diepte waarop de eieren worden begraven varieert tussen de 7 en 30 cm en is positief gecorreleerd met de lichaamslengte van het vrouwtje. Een juiste diepte is van groot belang voor het uitkomen van de eieren. Liggen de eieren te ondiep, dan bestaat het gevaar dat ze bij een hoge stroomsnelheid uitspoelen. Liggen de eieren te diep, dan bestaat het gevaar dat er te weinig vers water langs de eieren stroomt en dat ze te veel bedekt worden met fijn sediment.

Wat betreft de paaibedden van de Atlantische zalm stelden Crisp & Carling (1989) het volgende vast:

- a. Het percentage fijn sediment (<1 mm diameter) in het paaibed was meestal <15%. De porositeit van het paaibed lag tussen de 0,16 en 0,35.
- b. De stroomsnelheid boven het paaibed lag boven de $15 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ maar bedroeg minder dan twee maal de lichaamslengte van het vrouwtje.
- c. De diepte van het water ter plekke van het paaibed was ongeveer 0,2 maal de lichaamslengte.
- d. Het paaibed was ongeveer 3,5 maal de lengte van het vrouwtje in longitudinale richting en 0,3 tot 0,6 maal de lichaamslengte in laterale richting.

In natuurlijke populaties van zeeforel zijn de diameter van de eieren en de aantallen eieren per dier positief gecorreleerd met de lengte van het vrouwtje (Le Cren 1985). Grotere eieren geven grotere alevins die een grotere kans op overleving hebben (Elliott *et al.* 1992).

De ontwikkeling van de eieren kan plaats vinden tussen 1,5 en 16 °C, echter boven 9 °C neemt de mortaliteit snel toe. Het uitkomstpercentage is sterk afhankelijk van de specifieke omstandigheden in het paaibed. Bardonnnet & Baglinière (2000) noemen percentages die liggen tussen 30 en 60 met als maximum 83%.

Behalve de watertemperatuur zijn ook andere factoren van invloed op de overleving van de eieren (Elliott *et al.* 1992):

-
- a. Mechanische schokken. Na de bevruchting zijn de eieren gevoelig voor mechanische schokken of trillingen. Vanaf het oogpuntstadium van het ei neemt deze gevoeligheid af.
 - b. Uitspoeling en drift. Naarmate de eieren ondieper in het paaibed liggen zijn ze gevoeliger voor uitspoeling. De mate van uitspoeling is positief gecorreleerd met de stroomsnelheid. In Wales bleek tijdens een onderzoek gemiddeld 27% van de zeeforelleneieren uit te spoelen (range 0-58%). Een groot deel van de uitgespoelde eieren komt niet uit, ook al worden zij gemiddeld maar over een relatief korte afstand <10 m verplaatst.
 - c. Samenstelling van de grindbedding. De grindbedsamenstelling bepaalt in belangrijke mate de overleving van de eieren. De korrelgrootte is bepalend voor de mate van doorstroming van het paaibed en daaraan gekoppeld ook voor de zuurstofaanvoer voor de eieren en de afvoer van afvalstoffen die door het embryo in de eieren worden geproduceerd. Naarmate het paaibed een compactere samenstelling heeft neemt het overlevingspercentage van de eieren af. Ook bepaalt de paaibedsamenstelling de mate waarin de alevins het grindbed kunnen verlaten. Deze neemt af met het aandeel fijne deeltjes in het paaibed. Een hoog percentage zand in het grindbed leidt er tevens toe dat eieren vroegtijdig uitkomen hetgeen een negatief effect heeft op de overleving van het visbroed (Elliott *et. al.* 1992).
 - d. Waterkwaliteit. De (natuurlijke) chemische en fysische waterkwaliteit kunnen in hoge mate het overlevingspercentage van de eieren beïnvloeden.

6.5.3 De eerste levensstadia

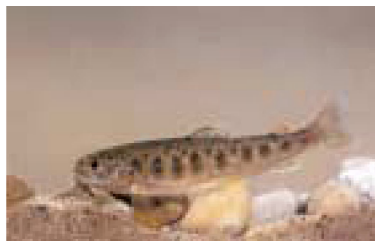
De tijd die nodig is voor het uitkomen van de eieren wordt voornamelijk bepaald door de watertemperatuur. Onder natuurlijke omstandigheden duurt het meestal 2 tot 3 maanden voordat de eieren uitkomen (Jones, 1959).

Als de eieren zijn uitgekomen is er nog een dooierzak aanwezig. Dit stadium heet het dooierzakstadium en de juveniele visjes worden in dit stadium alevins genoemd. In de eerste drie tot vier weken heeft de alevin een negatieve fototaxis en zal zich zoveel mogelijk in het paaibed willen verschuilen. Wanneer de dooierzak nagenoeg verteerd is verandert het gedrag van de alevin. In een relatief korte periode (enkele uren) verandert de negatieve fototaxis in een positieve fototaxis en eenmaal buiten het paaibed gekomen oriënteert het juveniele dier zich op stromingen in het water (positieve rheotaxis) (Jones 1959).

De vrijzwemmende juveniele stadia van de Atlantische zalm en de zeeforel vertonen een sterk territoriaal gedrag. Het sterftepercentage van de fingerlingen (dieren tot een lengte van 2-3 cm) wordt tot een leeftijd van ongeveer 4 maanden sterk bepaald door interspecifieke competitie (Elliott *et. al.* 1992).

Als de fingerling circa 2,5 cm lang is worden de eerste schubben gevormd en verschijnen de kenmerkende donkere vlekken op de zijanten van de

vis; het dier gaat dan over in het parr stadium. De overleving van de parrs tot het eind van het eerste levensjaar is sterk dichtheidsafhankelijk en wordt in feite bepaald door de voedselrijkdom in de opgroeigebieden. Daarnaast spelen factoren als hoogwaterperioden en inter- en intraspecifieke competitie tussen het zalmen- en het zeeforellenbroed, een rol (Mills 1989, Elliott *et al.* 1992) ook al hebben beide soorten elk een eigen habitatvoorkeur waarin stroomsnelheid, beschutting en diepte belangrijke factoren zijn.



Het parr stadium (foto OVB, Nieuwegein).

6.5.4 De smolts

In het voorjaar ondergaat een deel van de parrs een aantal veranderingen waardoor ze in staat zijn om naar zee te trekken. Inwendig verandert de hormoonhuishouding, uitwendig verdwijnen de karakteristieke donkere vlekken en verandert de parr in een slanke zilverachtige vis, de smolt. Het veranderingsproces wordt smoltificeren genoemd. Smoltificeren is voornamelijk een passief proces (Hoar & Randall 1971) dat geïnduceerd wordt door de daglengte, de watertemperatuur en de stroomsnelheid (McCormick *et al.* 1998).

Tijdens het smoltificeren verandert ook het gedrag. De pre-smolt is minder agressief en minder territorium gebonden (Gibson 1993, Hansen *et al.* 1987). Door de aanmaak van groeihormonen (thyroxine) neemt ook de groei toe evenals het drijfvermogen. De postsmolt verliest zijn territoriumgedrag en rheotaxis (Bardonnnet & Baglinière 2000).

In welk levensjaar de parr smoltificeert is afhankelijk van de breedtegraad waar het stroomgebied van de geboortेरивier is gesitueerd en de lengte van de vis (Elliott *et al.* 1992). In onze regio smoltificeren parrs in het voorjaar van het tweede levensjaar. Ook in Wales smoltificeert meer dan 90% van de parrs in het tweede levensjaar (Jones, 1959). In meer noordelijker regionen smoltificeren parrs pas op latere leeftijd. Dahl (1910) en Sømme (1941) troffen in rivieren in Noord-Noorwegen smolts aan met een maximale leeftijd van zeven jaar. Thorpe & Mitchell (1981) en Thorpe (1990) geven aan dat de tijd die de juveniele stadia van de Atlantische zalm in het zoete water doorbrengen kan variëren van 1 tot 8 jaar.

De verandering van parr naar smolt is een kritische fase in het leven van de Atlantische zalm of de zeeforel. Tijdens dit proces wordt het vermogen om terug te keren naar de geboortेरивier vastgelegd (Nordeng 1971). Ook zijn de smolts gevoeliger voor predatie door andere vissen en visetende vogels (o.a. reigers, zaagbekken en aalscholvers) (Mills 1962, 1965, MAFF 1996) omdat ze zich in het algemeen min of meer passief met de stroom laten meedrijven tijdens hun trek richting zee (Hoar & Randall 1971).

Volgens sommige auteurs (o.a. Mills 1989, Elliott *et al.* 1992, McCormick *et al.* 1998) is het noodzakelijk dat de smolts gedurende een periode van

enkele weken in het overgangsgedebied van het zoete naar het zoute water verblijven om de geuren en kenmerken van de geboorterivier in te prenten. Een van de laatste fysiologische veranderingprocessen die de smolt ondergaat moet tenslotte leiden tot de aanpassing aan het zoute water. De osmoregulatie moet worden bijgesteld om de dieren tegen vochtonttrekking in het zoute water te behoeden.

Naast predatie wordt de mortaliteit onder de smolts bepaald door (Mills 1989, Mc Cormick *et al.* 1998):

- a. Het succes waarmee het smoltificeringsproces wordt doorlopen in de relatief beperkte periode van de trek naar zee (physiological smolt window).
- b. De timing van het moment van het naar zee trekken (ecological smolt window).
- c. Hun lengte en conditie.
- d. Omgevingsfactoren zoals de watertemperatuur.
- e. Het voedselaanbod.

Het smoltificeringsproces wordt negatief beïnvloed door de aanwezigheid van dammen en stuwen in de trekroute, verslechterde milieuomstandigheden (waterkwaliteit, verzuring) en andere menselijke activiteiten. Een uitgebreide beschrijving van het smoltificeren en de factoren die dit proces beïnvloeden wordt gegeven door Mills (1989) en Elliott *et al.* (1992).

De rivierafwaartse trek van de smolts geschiedt voornamelijk gedurende de avond en nacht. Leonko & Chernitsky (1986) vonden dat in een etmaal 73 en 84% van de smolts van respectievelijk Atlantische zalm en zeeforel stroomafwaarts trokken in de periode tussen 16.00 uur en 04.00 uur. Voor zeeforel viel de piek tussen 20.00 en 24.00 uur.

6.5.5 De zeefase

Over het trekgedrag van Atlantische zalm en zeeforel in zee is weinig bekend. Op basis van vele merkexperimenten is wel vast komen te staan dat de zeeforel niet zover de zee optrekt als de Atlantische zalm die doortrekt naar het noordelijk deel van de Atlantische Oceaan (o.a. Berg & Berg 1987, Mills 1989). Zeeforellen foerageren meer in de kustzones, tot hooguit enkele honderden kilometers van de monding van hun geboorterivier.

6.5.6 De homing

Onder homing wordt verstaan de trek vanuit zee naar de geboorterivier. Eenmaal volwassen zullen de Atlantische zalm en de zeeforel weer naar het zoete water terug moeten keren om te kunnen paaien. Bij de Atlantische zalm kan het verblijf op zee zich beperken tot minimaal ongeveer één jaar, echter de meeste dieren blijven langer op zee, tot maximaal ongeveer vijf jaar (Thorpe & Mitchell 1981, Mills 1989, Thorpe 1990). Zeeforellen kunnen echter al na een verblijf van ongeveer 6 maanden op zee terugkeren om te gaan paaien (Elliott 1994). Zalmen die na een verblijf van één winter

op zee terugkeerden worden Jacobszalmen genoemd. Al naar gelang de tijdsduur van hun verblijf op zee kunnen daarnaast ook twee-, drie- dan wel multizeewinter dieren worden onderscheiden. Ook bij zeeforellen vindt de leeftijds aanduiding plaats die gebaseerd is op het aantal winters dat de dieren op zee hebben doorgebracht. Na een verblijf van één jaar op zee zijn de zeeforellen 30-40 cm lang (gewicht 250-600 gram), na twee jaar 50-60 cm (gewicht 1,2-2,2 kg), na drie jaar 60-70 cm (gewicht \pm 3 kg) en na een verblijf van vier jaar op zee 70-80 cm (gewicht 4-5 kg).

Al in de middeleeuwen werd door sommige mensen onderkend dat salmoniden een homing instinct hebben (Mills 1989). Buckland (1880) suggereerde reeds dat de Atlantische zalm wordt geleid door het vermogen om de geur van de geboortेरивier al op zee op te sporen. Pacifische en Atlantische zalmen leggen tijdens hun verblijf op zee duizenden kilometers af en komen met grote precisie tenslotte weer bij hun geboortेरивier terug. Dit is een van de meest fascinerende gebeurtenissen in de natuur en heeft tot veel discussie en onderzoek geleid. De exacte mechanismen zijn tot op de dag van vandaag nog niet geheel ontrafeld, ondanks de hedendaagse hoogstaande onderzoekstechnieken.

Veel is bekend over het trekgedrag van salmoniden, maar Dempson *et al.* (1986) schrijven treffend: "... *our knowledge of salmon in the sea is dominated not by what we know but by what we do not know*".

Veel theorieën zijn ontwikkeld en getest om te kunnen verklaren waarvoor salmoniden hun weg terug kunnen vinden naar hun geboortेरивier. In het begin van deze eeuw werden klimatologische en fysische factoren als belangrijkste redenen aangevoerd. Factoren als watertemperatuur, gradiënten in concentraties van zout, zuurstof of CO₂, de hardheid van het water, zeestromingen, het aardmagnetisch veld in combinatie met een aanwezig verondersteld bicoördinaten systeem ("landkaartbeeld"), lichtintensiteit en richting van het licht in het water werden belangrijk geacht (o.a. Mills 1993, Banks 1969, Berg & Berg 1987). Prikkel ontstaan door fysisch-chemische parameters kunnen echter niet de enige zijn. Zou dit wel zo zijn dan zouden er geen subpopulaties kunnen ontstaan van dieren met een voorkeur voor een specifiek paaigebied. Ook zijn de fysisch-chemische parameters niet constant genoeg gedurende de periode dat de smolt de rivier verlaat en weer terugkeert als volwassen exemplaar (Hasler 1971).

Het besluit om na verloop van tijd terug te keren naar de geboortेरивier wordt genomen onder invloed van hormonen en fysische factoren, zoals de daglengte (Hoar & Randall, 1971). Op hun tocht naar de monding van de geboortेरивier laat de Atlantische zalm zich hierbij leiden door de stand van de hemellichamen, aardmagnetisme en zeestromingen voor de

zogenaamde "crude navigation" (Hansen 1993). In de kustwateren aangekomen schakelt de Atlantische zalm over op nauwkeuriger navigatiesystemen. De vis reageert dan op gradiënten in de samenstelling van het zeewater (o.a. het zoutgehalte) en specifieke geurstoffen.

Vissen beschikken over een aantal zintuigen om waarnemingen in de omgeving te doen die ook van belang zijn voor de migratie. Als belangrijke zintuigen kunnen worden genoemd (Hoar & Randall 1971):

- a. Ogen. De vis kan bewust zijn omgeving waarnemen, zijn positie bepalen, prooiën opsporen, predatoren vermijden, enz.
- b. Reuk- en smaakzin (chemoreceptie).
- c. Gehoor.
- d. Evenwichtsorgaan (labyrinth systeem).
- e. Gevoel voor temperatuur (via de laterale of zijlijn).
- f. Gevoel voor drukverschillen (via de laterale of zijlijn).
- g. Gevoel voor het aardmagnetisme (via magnetoreceptie gevoelige structuren in de zijlijn).
- h. Gevoel voor stroming (via de laterale of zijlijn).
- i. Tastzin.

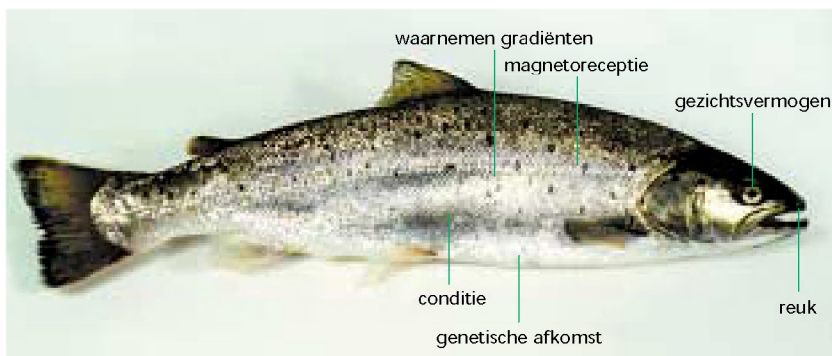
De mate waarin de zintuigen zijn ontwikkeld is soortafhankelijk. Vissoorten die bijvoorbeeld hun voedsel op of in de bodem moeten zoeken hebben soms bekdraden als extra tastorganen om hun voedsel te kunnen opsporen. Op deze bekdraden kunnen ook geursensoren aanwezig zijn. Van salmoniden is bekend dat zij een uitstekend reukvermogen hebben. Zo is van Pacifische zalmen beschreven dat ze de paaimigratie uitstelden nadat mensen hun handen hadden gewassen in een vistrap (Hoar & Randall 1971).

De hypothese dat salmoniden zich kunnen oriënteren door middel van het aardmagnetisch veld is bewezen door Moore *et al.* (1990^A). Salmoniden hebben op de zijlijn magnetische kristallen. Met dit "zintuig" kan de vis een (grove) inschatting maken van de trekrichting. Quinn & Groot (1984) veronderstellen dat salmoniden ook een bicoördinaat oriënteringssysteem moeten hebben (voor het verkrijgen van een "landkaartbeeld") om hun relatieve positie ten opzichte van de geboorterivier vast te kunnen stellen. Alleen plaatsbepaling (door oriëntatie op de zon) is volgens hen niet voldoende om de migratieroute met succes te kunnen volgen. Een dergelijk "landkaartbeeld" zou kunnen ontstaan wanneer de vis verschillende prikkels op de juiste wijze weet te interpreteren.

Wat betreft de oriëntatie op zee veronderstelden Hasler (1971) en Hasler & Schwassmann (1960) aan de hand van laboratoriumexperimenten dat o.a. gebruik wordt gemaakt van een soort van zonnekompass. Zij veronderstelden dat de vissen een min of meer kwantitatieve inschatting maken

van de dagelijkse beweging van de zon (waarvan de hoogte en lengte worden bepaald door het jaargetijde) en deze informatie gebruiken om zich te oriënteren. Door andere onderzoekers werd deze veronderstelling echter in twijfel getrokken omdat tijdens hun onderzoek uitsluitend naar de rol van het zicht is gekeken en niet naar andere factoren die het homingproces kunnen beïnvloeden. Twijfel ontstond ook omdat duidelijk werd dat salmoniden deels 's nachts trekken en door regio's komen waar een bijna permanente bewolking aanwezig is. Tot vrij recent beweerden onderzoekers (o.a. Mathisen & Gudjonsson 1978) dat zij aanwijzingen hadden gevonden dat salmoniden zich door zeestromingen laten meevoeren. Deze theorie vindt echter weinig aanhang. De verplaatsingssnelheid van salmoniden tijdens de migratie naar de kust ligt aanmerkelijk hoger dan de stroomsnelheid van de zeestromingen. Homing is veel meer een actief dan een passief proces. Overigens is het niet uit te sluiten dat salmoniden zich op de richting van zeestromingen oriënteren.

De rol van het reukvermogen bij de trek van salmoniden is in praktijksituaties in 1920^{er} jaren al getest door Craigie (1926). Bij dit onderzoek werd het reukorgaan van sockeye zalm beschadigd. De conclusie uit het onderzoek was dat de uitschakeling van het reukzintuig leidde tot vermindering van het homingsucces. Naderhand zijn meerdere onderzoeken uitgevoerd waarbij het reukorgaan werd dicht geschroeid of waarbij de reukzenuw werd doorgesneden (Stabell 1984). Ook uit de meeste van deze studies blijkt dat de nauwkeurigheid van de homing sterk verminderde. Dieren waarbij het reukorgaan was dicht geschroeid hadden overigens een beter homingpercentage dan dieren waarbij de reukzenuw was doorgesneden. Dat de homing niet bij alle dieren werd geblokkeerd kwam omdat in de experimenten dieren werden gebruikt met een intact zichtvermogen. Stasko (1971) veronderstelde namelijk dat vissen ook door scholingsgedrag in staat moeten zijn de juiste rivier te vinden. Stabell (1984) concludeerde dan ook dat het reukvermogen weliswaar vereist is voor succesvolle navigatie in kustgebieden maar dat ook andere zintuigen hierbij een rol spelen.



Factoren die noodzakelijk lijken te zijn voor succesvolle paaitrek.

6.5.7. De intrek in het zoete water

Bij het binnentrekken van het zoete water heeft de vis minder problemen om zich aan te passen aan het zoete water dan tijdens de trek naar zee toen aanpassing aan het zoute water noodzakelijk was. De osmoregulatie kan relatief snel, binnen 30 uur, worden aangepast (Hawkins *et al.* 1979). Ook is bekend dat salmoniden die in zee worden gevangen direct in het zoete water kunnen worden overgebracht zonder dat aanpassingsproblemen ontstaan (Hawkins *et al.* 1979).

Afhankelijk van de tijd van optrek en de grootte van de vis onderscheidde men in het verleden op de Rijn de volgende vormen van de Atlantische zalm (Schmidt 1996):

- a. Grote winterzalmen, dieren van boven de acht kilo die in het begin van het jaar tot april optrokken.
- b. Kleine zomerzalmen, dieren van vier tot acht kilo die drie tot vier jaar op zee hadden doorgebracht en in de periode juli/augustus optrokken.
- c. Jacobszalmen, kleine zomerzalmen die rond de dag van St. Jacob (25 juli) hun intrekpiek bereikten. Het waren merendeels mannetjes met een gewicht van 1,5 tot 4 kilo.
- d. Grote zomerzalmen, dieren die minstens vijf jaren op zee hadden doorgebracht en in grotere aantallen in september optrokken. Ze waren 8 tot 12,5 kilo zwaar en onderscheidden zich van de grote winterzalmen door hun blauwe rug.

Deze begrippen verdwijnen langzamerhand uit het spraakgebruik omdat in Nederland en Duitsland al decennia lang geen commerciële zalmvisserij meer plaats vindt.

Als de vissen verder de rivier optrekken hebben ze een positieve rheotaxis (ze zwemmen tegen de stroom in) en bewegen zich langs verschillende "grensvlakken". Dit zijn gradiënten in het water die ontstaan zijn als gevolg van temperatuurverschillen (thermoclines), stroming (rheoclines), verschillen in concentraties van geurstoffen of andere fysisch-chemische variabelen.

Hasler & Wisby (1951) en Hasler (1954) hebben het belang aangetoond van geurstoffen bij de oriëntatie in de kustwateren en het belang van een intact reukzinorgaan bij stroomopwaartse migratie (olfactory hypothese). Waterplanten en de minerale samenstelling van de homing rivier vormen volgens Hasler (1966) belangrijke bronnen van geurstoffen.

Nordeng (1971, 1977) geeft een bewijs voor de hypothese dat een populatie van juveniele salmoniden specifieke feromonen uitscheidt die door de optrekkende dieren worden herkend en waardoor deze zich laten leiden naar de geboortrivier (feromoon hypothese of "smolt trail").

Feromonen komen o.a. voor in excretieproducten maar kunnen ook worden uitgescheiden via de huid.

In studies van Hansen & Quinn (1998) is echter aangetoond dat paairijpe koningszalm ook optrekt bij de afwezigheid van jonge dieren. Deze soort heeft in sommige rivieren namelijk een strikte tweejaarscyclus waardoor koningszalmen de weg terug naar de geboorterivier moeten zoeken zonder dat daar nog juveniele dieren aanwezig zijn. Mogelijk gebruikt de koningszalm geurstoffen van de andere salmonidensoorten die in de rivier aanwezig zijn of de feromoon hypothese gaat niet of in beperkte mate op voor deze salmonidensoort (Stabell 1984).

Harden Jones (1968) stelt dat smolts tijdens hun weg naar zee de geuren die zij oppikken opslaan in hun geheugen. Bij de paaimigratie wordt van deze inprenting gebruik gemaakt (als het ware in omgekeerde volgorde) om de geboorterivier weer terug te kunnen vinden (sequentiële inprenting). Hierbij wordt tevens gebruik gemaakt van zowel regiospecifieke geurstoffen (voor de globale oriëntatie tijdens de migratie op zee en in de kustwateren) als van populatiespecifieke oriëntatie geurstoffen (tributary oriëntatie). Ook landmerken en specifieke stromingskarakteristieken (in estuaria) zouden ingeprent kunnen worden.

Meer recent onderzoek heeft aangetoond dat het hominggedrag in zekere mate ook bepaald wordt door een genetische component (Stabell 1984, Nielsen 1998). Men kwam tot die conclusie omdat bleek dat gekweekte vis, die als juveniel was uitgezet, een lager homingsucces bleek te hebben dan de wilde soortgenoten terwijl de overleving op zee bij beide groepen even hoog was. Overigens bleek het percentage strayers bij gekweekte vis hoger te zijn dan bij wilde vissen. Dit werd toegeschreven aan een verminderd navigatievermogen (o.a. als gevolg van gebrekkige inprenting) veroorzaakt vanwege het feit dat bij de kunstmatige bevruchting gebruik wordt gemaakt van dieren afkomstig uit verschillende subpopulaties (Stabell 1984, Youngson & Verspoor 1998).

Gedurende de stroomopwaartse trek rusten de vissen voornamelijk overdag in diepere poelen of achter obstakels (Webb & Hawkins 1989, Laughton 1991). De rustperiode wordt benut om weer op krachten te komen en om zich te oriënteren (Jones 1959). Alvorens te paaien kunnen volwassen salmoniden zich wel meer dan een jaar in de rivier ophouden; dit geldt met name in relatief langere rivieren. Waarom ze dat doen is onduidelijk, immers op zee hebben ze betere groeimogelijkheden (Mills 1989).

Van zeeforel is bekend dat niet geslachtsrijpe exemplaren soms een rivier optrekken om daar gedurende enkele weken tot maanden te verblijven. Deze dieren vergezellen dan de geslachtsrijpe dieren bij hun paaitrek (Shearer 1955) en worden "dummy runners" genoemd. Het maken van een "dummy run" heeft uiteraard niets te maken met het verschijnsel homing. Dummy runs kunnen wel het homingsucces vergroten (leerproces).

Ook bij de zogenaamde "strayers" kan strikt genomen niet worden gesproken van homing als ze een rivier optrekken om te gaan paaien. Strayers zijn namelijk dieren die niet naar hun geboorterivier terugkeren maar een andere rivier kiezen om te gaan paaien.

6.6 Zeeforel en Atlantische zalm in Rijn en Maas

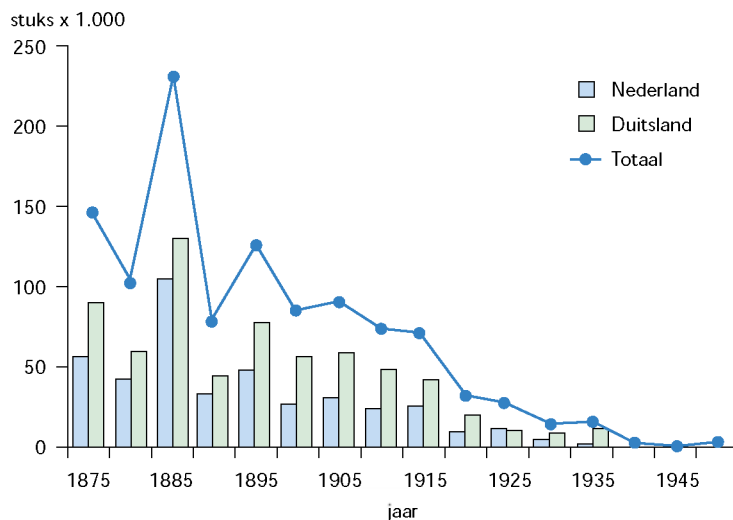
De indruk bestaat dat de Rijn in het verleden vooral een zalmrivier was, de zeeforel kwam verhoudingsgewijs in veel mindere mate voor (Lauterborn 1918, De Groot 1989).

Eeuwen lang was de zalmvisserij op de Rijn een belangrijke bron van inkomsten voor de beroepsvisserij langs deze rivier (Martens 1992). Echter door verschillende oorzaken begonnen al in de 19^e eeuw de vangsten sterk terug te lopen (De Groot 1990^A). Belangrijke oorzaken waren (Lelek & Bushe 1992, Ingendahl 1999):

- De bouw van stuwen in de zijrivieren van de Rijn waar de paaigebieden lagen.
- Erosieprocessen, hierdoor nam het slibgehalte in de paairivieren toe en daarmee ook de slibconcentratie in de paaibedden, hetgeen leidde tot toenemende sterfte onder de visseneieren.
- De waterverontreiniging.

De zeer intensieve zalmvisserij versnelde deze neerwaartse trend (figuur 4). Na 1953 werd er geen Atlantische zalm meer in de benedenloop van de Rijn in Duitsland gevangen (Hansmeyer 1976, Denzer 1966). Ongeveer

.....
Figuur 4
Zalmvangsten in het Nederlandse en Duitse deel van de Rijn (De Groot 1990^A).

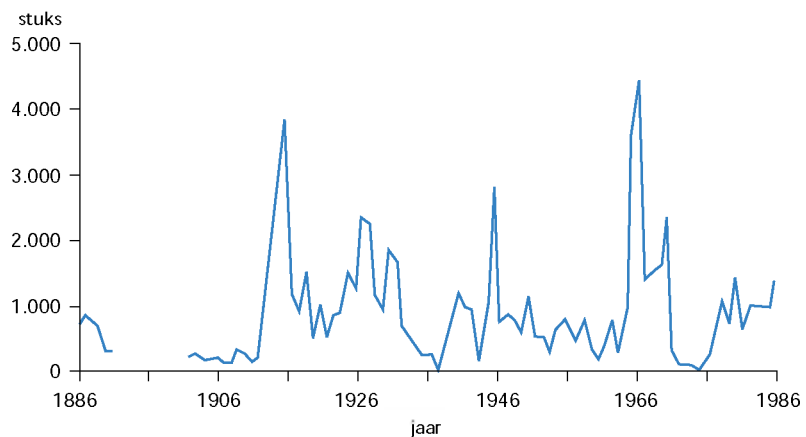


twee decennia daarvoor, in 1932, werd in Nederland de beroepsvisserij op zalm gestaakt (De Groot 1990^A). Aangenomen mag worden dat er vanaf dat moment ook niet meer actief gevist werd op zeeforel.

Door uitzettingen bovenstrooms van Nederland worden vanaf begin 1990 weer Atlantische zalm in de Rijn gevangen (Steinberg & Lubieniecki 1991, Steinberg *et al.* 1991, Schmidt *et al.* 1994). Ook in België vinden zalmuitzettingen plaats (Phillipart *et al.* 1994). Aandacht voor en beheer gericht op het ecologisch herstel van beide rivieren dragen er zeker toe bij dat momenteel in toenemende mate Atlantische zalm en zeeforel in beide rivieren voorkomt (o.a. Schmidt 1994, ICBM 1998, Vauclin & Luquet 2000, Raat 2001).

In tegenstelling tot de Atlantische zalm is de zeeforel nooit uit de Nederlandse kust- en binnenwateren verdwenen geweest (De Groot, 1990^B), zoals kan worden geconcludeerd uit de aanvoergegevens (figuur 5). Opgemerkt moet worden dat uit deze aanvoergegevens geen onderscheid kon worden gemaakt tussen vangsten uit de verschillende deelgebieden (zoals IJsselmeer, Rijntakken, Maas, enz.). Volgens Fey (1971) werden in de periode 1965-1970 regelmatig zeeforellen in de Nieuwe Merwede en de Maas gevangen met behulp van fuiken en/of zegens. Van Drimmelen (1965) maakte melding van optrekkende zeeforellen via de vissluis in de stuw bij Lith. In de 1990^{er} jaren werd weer regelmatig zeeforel in de Maas gevangen (Klinge *et al.* 1998).

.....
Figuur 5
Zeeforelvangsten in de Nederlandse kustzone en binnenwateren (De Groot 1990^B).



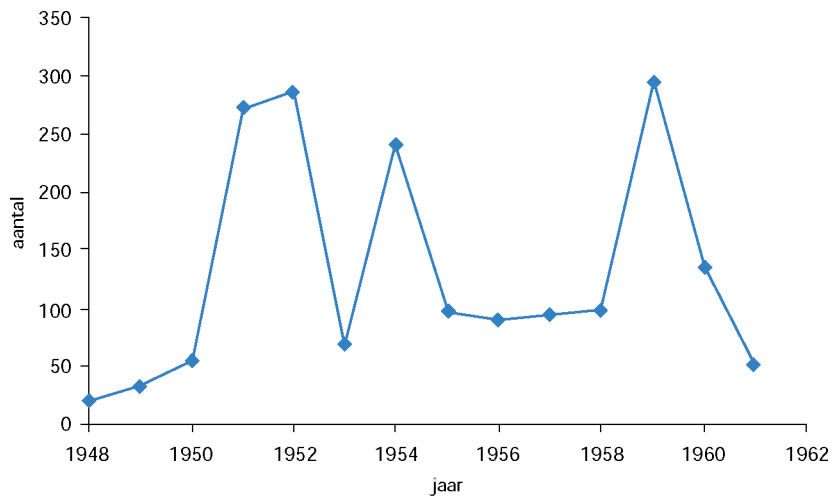
Omstreeks 1915 werden er op de toen nog ongestuwde Maas gemiddeld ongeveer 100 zeeforellen per dag gevangen (Steenvoorden 1971), in de 1970^{er} jaren was dit aantal teruggelopen tot enkele exemplaren per jaar

(Van Ruremonde 1988). In 1918, een topjaar, werden 8.143 zeeforellen in de Maas gevangen (Van Esch 1981).

De optrek van zeeforel in de jaren 1948 t/m 1961 bleek sterk wisselend zoals kan worden geconcludeerd uit vanggegevens van de beroepsvisserij benedenstrooms de stuw van Lith, zoals die werden verzameld door Van de Kant (1963) (figuur 6).

.....
Figuur 6

Jaarlijkse vangst van zeeforel benedenstrooms de stuw van Lith in de periode 1948 t/m 1961 (bron: Van de Kant, 1963).



7 Rijn en Maas in Nederland

Tot ongeveer duizend jaar geleden hadden de Atlantische zalm en de zeeforel uitsluitend te maken met natuurlijke veranderingen in hun paai- en opgroeigebieden en in de bereikbaarheid daarvan. Het betrof geomorfologische processen die in het algemeen zodanig traag verlopen dat de vissen zich daar gemakkelijk aan kunnen aanpassen. Dit gold ook voor de Rijn en de Maas. Echter naarmate de Rijndelta en de Rijn- en Maasvallei dichter bevolkt raakten werden natuurlijke (veranderings-)processen hoe langer hoe meer verstoord. Veranderingen in de stroomgebieden voltrokken zich met een zodanige snelheid dat de vis zich daar niet meer aan kon aanpassen.

7.1 Relevante morfologische veranderingen in de benedenloop van Rijn en Maas (1200-1900)

Omstreeks de 12^e en 13^e eeuw begonnen antropogene invloeden op de grote rivieren in Nederland zich te doen gelden. Het was een periode waarin de rivieren werden bedijkt om de bewoners van de delta te beschermen tegen overstromingen wanneer de rivieren bij hoge afvoer buiten hun oevers traden. Ook werden verschillende riviertakken afgedamd (o.a. de Kromme Rijn en de Hollandsche IJssel) (Van de Ven 1993) waarbij dus toen al een verlies aan intrekmogelijkheden voor salmoniden optrad bij hun landinwaartse migratie vanuit de Noordzee. Omstreeks 1450 was de bedijking van de grote rivieren vrijwel geheel voltooid (Middelkoop 1998). Echter ook daarna vonden nog regelmatig overstromingen plaats als gevolg van dijkdoorbraken. Belangrijke oorzaken waren: onvoldoende afvoercapaciteit van het winterbed en de vorming van ijsdammen in de winter. Beiden waren het gevolg van het feit dat de rivieren relatief ondiep waren met in het zomerbed eilanden en middelzanden. Daarnaast stond bijvoorbeeld de Waal bij Heerewaarden in open verbinding met de Maas. Tijdens hoge afvoer van de Rijn ging een deel van Waalafvoer via de benedenloop van de Maas. Dit leidde tot capaciteitsproblemen in dat deel van de Maas met als gevolg dat de rivierdijken doorbraken. Door deze "kortsluiting" nam ook de stroomsnelheid in de Waal benedenstreams van Heerewaarden af waardoor aanzandingen ontstonden en als gevolg daarvan de afvoercapaciteit van het benedenstroomse deel van de Waal terug liep. Waal en Maas vloeiden in de omgeving van Gorinchem samen maar de Merwede had feitelijk onvoldoende capaciteit om deze gecombineerde afvoer te kunnen verwerken.

Om aan de regelmatig terugkerende overstromingen een einde te maken en ten behoeve van de steeds belangrijker wordende scheepvaart werd rond 1850 een begin gemaakt met een omvangrijk programma van

werkzaamheden die moesten leiden tot een verbetering van de afvoer en van de grote rivieren als vaarroute. Het zomerbed werd systematisch met behulp van kribben vastgelegd en versmald (genormaliseerd) en waar noodzakelijk uitgebaggerd. Eilanden en zandbanken werden verwijderd en rivierbochten werden afgesneden. Waar geen kribben werden aangelegd werden de oevers vastgelegd met stenen (grauwacke) of verdedigd door middel van leidammen. De "kortsluiting" tussen de Waal en de Maas bij Heerewaarden werd in 1856 ongedaan gemaakt, terwijl door de aanleg van de Nieuwe Merwede de gecombineerde afvoer van Waal- en Maas-water sterk verbeterde (Van de Ven 1993). Voor de meeste zalmvissers in de Biesbosch betekende de aanleg van de Nieuwe Merwede en de Bergsche Maas respectievelijk in de perioden 1850-1886 en 1887-1904 zo ongeveer de doodsteek (Martens 1992).

Een overzicht van de belangrijkste morfologische veranderingen in het Nederlandse deel van de Rijn en de Maas in de periode 1200 tot 1900 is gegeven in tabel 3 (Van Til 1979, Stein 1986, Van Urk & Smit 1989, Ploeger 1992, Kalweit 1993, Middelkoop 1997).

Tabel 3

Belangrijkste morfologische veranderingen in het Nederlandse deel van de Rijn en de Maas in de periode 1200 tot 1900.

Jaar	Ingrep
1150-1450	Bedijking van het winterbed
1122	Afkoppeling van de Kromme Rijn
1285	Afkoppeling van de Hollandsche IJssel
1421	St. Elizabethsvloed, ontstaan van de Biesbosch
1475-1481	Afsnijding van meanders in de Maas bij Heusden
1570-1600	Ontstaan van een nieuwe verbinding tussen de Waal en de Maas (Voornsche Gat)
1595-1680	Aanpassingen van de splitsingspunten Rijn/Waal en Rijn/IJssel, in de eeuwen daarna een regelmatig terugkerende activiteit
1639-1649	Afsnijding van meanders in bovenloop van de Waal
1707	Opening Pannerdensch Kanaal
1827-1830	Aanleg van het Kanaal door Voorne
1850-1886	Graven van de Nieuwe Merwede
1856	Opheffen van de open verbinding tussen de Waal en de Maas bij Heerewaarden door de bouw van een sluis bij St. Andries
1868	Opening van de Nieuwe Waterweg
1850-1885	Normalisatie van de IJssel
1869-1885	Aanpassing van de IJsselmond
1865-1876	Aanleg van het Noordzeekanaal
1887-1904	Graven van de Bergsche Maas

7.2 Rijn en Maas na 1900

7.2.1 Rijntakken

Ongeveer vijf km ten westen van de Nederlands-Duitse grens, waar de Rijn zich ter hoogte van Pannerden splitst in twee takken, begint eigenlijk het deltagebied van de Rijn al. Het splitsingspunt Pannerdensch Kop verdeelt het water van de Bovenrijn over de Waal en het Pannerdensch Kanaal.

Het Pannerdensch Kanaal splitst zich bij Westervoort (bij Arnhem) op zijn beurt in de Nederrijn en de IJssel. Bij hoge afvoeren van de Bovenrijn neemt de Waal ongeveer tweederde van de afvoer voor haar rekening, de Nederrijn tweenegende en de IJssel eennegende. In de periode 1954-1967 werd in de Nederrijn en de Lek een drietal stuwen gebouwd om tot een betere verdeling te kunnen komen van het Rijnwater over de IJssel en de Nederrijn. Met de aanleg van deze stuwen werd bereikt dat ook bij lage Rijnafvoer de IJssel bevaarbaar bleef voor de scheepvaart terwijl ook de zoetwatervoorziening van het IJsselmeer werd verbeterd. Bij lage afvoeren, beneden $1.300 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ (gemeten bij Lobith), worden de stuwen gesloten. In evenredigheid met de toenemende afvoer wordt bij een Bovenrijnafvoer tussen 1.300 en $2.400 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ de stuw bij Driel hoe langer hoe meer geopend. Boven een afvoer van $2.400 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ is de stuw geheel gestreken en wordt de afvoerverdeling tussen de Nederrijn en de IJssel niet meer beïnvloed.

Ten behoeve van de vistrek waren in de stuwen vissluizen aangelegd, echter deze bleken in de praktijk nauwelijks te functioneren omdat ze zeer onderhoudsgevoelig waren. Vandaar ook dat in de 1990^{er} jaren besloten werd bij elke stuw een bekkentrap aan te leggen als doortrekvoorziening voor de vis.



De stuw in de Lek bij Amerongen tijdens de winter.

Na de afsluiting van de Zuiderzee in 1932 mondt de IJssel uit in het zoete IJsselmeer in plaats van de brakke Zuiderzee. Het overtollige water in het IJsselmeer wordt via spuisluizen in de Afsluitdijk (bij Den Oever en Kornwerderzand) op de Waddenzee geloosd. Bij de aanleg van de spuisluizen werd geen rekening gehouden met de aanleg van doortrekvoorzieningen voor vissen.

Met de afsluiting van het Haringvliet, die in 1970 was voltooid, werd nog een belangrijke barrière opgeworpen voor de vistrek tussen het zoete en zoute water. In tegenstelling tot de Afsluitdijk werden in het spuisluisencomplex in de Haringvlietdam tijdens de bouw wel doortrekvoorzieningen aangelegd. Hoe deze voor de verschillende vissoorten functioneren is overigens onbekend.

7.2.2 IJsselmeer

Het IJsselmeer ontstond in 1932 toen de Afsluitdijk werd gesloten. Binnen een tijdsbestek van vier jaar veranderde de brakke tot zoute Zuiderzee in een zoetwatergebied (Havinga 1954). Met deze afsluiting werd voor de salmoniden een barrière opgeworpen om via de IJssel de Rijn op te zwemmen. Intrek was voortaan slechts mogelijk via de beide uitwateringssluizen bij Kornwerderzand en Den Oever.

In 1992 werd ter bevordering van de visintrek het spuiregime in beide complexen aangepast:

- a. De spuisluisen werden bij een gelijk IJsselmeer- en Waddenzeepeil geopend in plaats van bij een verschil van 10 cm.
- b. Het gedeeltelijk heffen (tot een hoogte van 50 cm) van die schuiven in de buitenste kokers van elk spuisluisencomplex in het geval deze kokers tijdens de spuiperiode om beheerstechnische redenen gesloten zouden blijven. Deze maatregel vindt plaats in de periode 1 maart tot 31 augustus.

In 1994 is het spuien bij 0 cm peilverschil terug gedraaid wegens het bezwaar van zoutindringing. Sindsdien wordt uitsluitend weer gespuid wanneer het peil in de Waddenzee tenminste 10 cm lager staat dan in het IJsselmeer.

7.2.3 Maas

Bij het gereed komen van de Bergsche Maas in 1904 ontstond een directe verbinding met het Hollandsch Diep via de Amer.

In de periode 1918-1929 werd de Maas tussen Grave en Maasbracht gekanaliseerd, waarbij in de omgeving van Linne, Roermond, Belfeld, Sambeek, Grave en Lith stuwen met schutsluizen gebouwd werden. In de stuwcomplexen werden visdoortrekvoorzieningen aangelegd, maar die bleken in de praktijk niet of nauwelijks te functioneren. Ten behoeve van de scheepvaart werd tussen Borgharen en Maasbracht het Julianakanaal gegraven dat in 1935 gereed kwam. Hiermee werd het 47 km lange vrijwel onbevaarbare traject van de Grensmaas overbrugd. De aanleg van het Julianakanaal maakte ook een stuw bij Borgharen noodzakelijk. Ook in dit stuwcomplex werd een visdoortrekvoorziening opgenomen die echter ook nauwelijks gefunctioneerd kan hebben wegens bodemdaling aan de benedenstroomse zijde van de stuw.

Tussen 1930 en 1940 werden de vele bochten in de Maas tussen Grave en Heerewaarden afgesneden. De lengte van dit riviervak werd daarmee teruggebracht van 42 km naar 19 km (Van de Ven 1993).

De waterverdeling op de Maas en in de kanalen tussen Maastricht en Roermond wordt gestuurd door de stuwen en is afhankelijk van de afvoer van de Maas. Als de afvoer bij Borgharen minder dan $1.200 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ bedraagt wordt de rivier gestuwd en wordt op elk van de zeven stuwen een min of meer constant waterpeil in de stuwpannen gehandhaafd. Deze situatie komt het grootste deel van het jaar voor. Gemiddeld zijn de stuwen maar 4 dagen per jaar geheel gestreken.

In droge perioden wordt Maaswater gebruikt voor landbouw- en natuurgebieden. Als er niet genoeg water in de Maas is om alle functies optimaal te bedienen, moeten er keuzes worden gemaakt. Getracht wordt om in tijden van droogte een afvoer van minimaal $10 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ op de Grensmaas te waarborgen, anders zou onherstelbare schade worden aangericht aan de natuurwaarden van dit riviertraject. Bovendien zou de waterkwaliteit bij nog lagere afvoeren op de Grensmaas teveel verslechteren omdat het bovenstrooms geloosde industrieel en huishoudelijk afvalwater dan onvoldoende verdund wordt.

7.2.4 Benedenrivierengebied

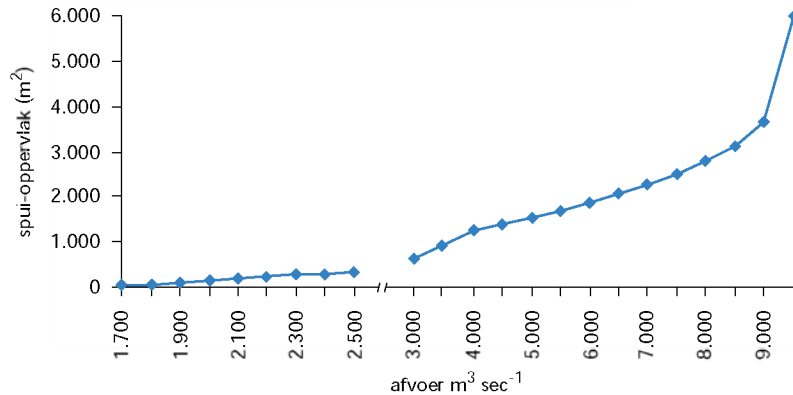
Het benedenrivierengebied omvat het voormalige estuarium van Rijn en Maas. Aan de noordzijde staat het gebied via de Nieuwe Waterweg in open verbinding met de Noordzee, het zuidelijke deel is in 1971 door de Haringvlietdam van de Noordzee afgescheiden. Sinds de afsluiting van het Haringvliet is het zuidelijke deel van het benedenrivierengebied een zoetwaterbekken, dat belangrijk is voor de onttrekking drinkwater, voor irrigatie in de landbouw en voor het peilbeheer in de polders van West-Nederland. De Haringvlietssluzen, met daarin 17 spuisluizen, vormen een "stuurknop" voor de waterbeheersing in het benedenrivierengebied. Als de afvoer van de Rijn bij Lobith lager is dan $1.100 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ blijven de 17 spuisluizen gesloten. Bij afvoeren tussen 1.100 en $1.700 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ bedraagt de spuiopening in de sluzen 25 m^2 . Neemt de afvoer verder toe dan worden de sluzen geleidelijk meer geopend (figuur 7). Verder wordt de waterbeweging zodanig gestuurd, dat door de Nieuwe Waterweg tenminste $1.500 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ afgevoerd wordt om de zoutindringing tegen te gaan. Voor de scheepvaart wordt getracht de laagwaterstand bij de Moerdijk niet te laten dalen onder NAP. Bij storm zijn de sluzen gesloten.

De enige nog open verbinding van de Rijn met de Noordzee via de Nieuwe Waterweg is te danken aan de havenontwikkelingen in Rotterdam. Via de bestaande route door het Brielse Gat en de Botlek werd de zeescheepvaart gehinderd door het voortdurend aangroeiende eiland Rozenburg. Een alternatieve route via de wateren tussen de Zeeuwse en Zuidhollandse eilanden was niet ideaal vanwege de getijdenstromen en omdat deze aanzienlijk langer was. De aanleg van het Kanaal door Voorne was een eerste verbetering. De functie als scheepvaartroute werd volledig achterhaald met de ingebruikneming van de Nieuwe Waterweg. Door voortdurend uitdiepen en verbreden groeide dit kanaal uit tot de slagader van Rotterdam.

Was de aanvankelijke breedte 10 m, in 1909 was het kanaal al 100 m breed (Van de Ven 1993). Het Brielse Gat werd afgedamd in 1950. In 1997 werd de Beerdam in het Botlekgebied geopend waardoor er een extra verbinding ontstond tussen de Noordzee en de Oude Maas via het Beerkanaal en het Hartelkanaal.

Figuur 7

Het verband tussen de Rijnafvoer bij Lobith en het spuioppervlak in de Haringvlietsluizen (Anon. 1985). Wanneer alle 17 spuisluizen geopend zijn bedraagt de maximale spuiopening 6.000 m².



7.3 Veranderingen in de waterkwaliteit van Rijn en Maas na 1970

Lozingen van huishoudelijk en industrieel afvalwater leidden er toe dat de Rijn en Maas sterk vervuild raakten. In de 1970^{er} jaren werd in de Rijn een ommekeer bereikt door de vele maatregelen die werden genomen tot sanering van de vuillast op de rivier. Sterke daling trad op in de concentraties van schadelijke stoffen, terwijl de zuurstofconcentratie steeg tot waarden boven de 90% verzadiging (Lammens *et al.* 2001).

Het herstel van de waterkwaliteit in de Maas verloopt een stuk trager in vergelijking met de Rijn. Probleemstoffen zijn vooral olie, fenol en zware metalen terwijl als gevolg van de belasting met organische stoffen de zuurstofconcentratie soms erg laag kan zijn (Koolen 1973, RIWA 1988, ongepubliceerde gegevens Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad). De zuurstofvraag, veroorzaakt door de afbraak van de organische belasting wordt overigens gemaskeerd door de stuwen. Door de overstort kan op die plaatsen namelijk extra zuurstof uit de lucht worden opgenomen.

Voor zowel de Rijn als de Maas geldt dat het natuurlijke watertemperatuur-regime echter nog steeds ernstig verstoord is door thermische verontreiniging (Philippart *et al.* 1988, Breukel & Bij de Vaate 1996).

Vanaf het begin van de 1990^{er} jaren is de waterkwaliteit in beide rivieren niet meer in die mate verbeterd als daarvoor (ongepubliceerde gegevens Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad). Dit betekent dat bij het verklaren van het migratiegedrag van de zeeforel geen rekening hoeft te worden gehouden met significante veranderingen in de waterkwaliteit.

8 Materiaal en methoden

Zoals in de inleiding reeds werd aangegeven werd gekozen voor de zeeforel als representatieve soort om mogelijke migratieknelpunten voor de Atlantische zalm in de Rijndelta en de monding van de Maas in kaart te kunnen brengen. De zeeforel komt nu weer vrij algemeen voor in de kustwateren en op de grote rivieren, zij het in relatief lage dichtheden. In de periode 1991-1994 werd op basis van vanggegevens een duidelijke toename van de zeeforel geconstateerd in de buitendelta (de kustzone omsloten door Voorne, de Haringvlietdam en Goeree) en de Nieuwe Waterweg (Van Beek 1998).

De veronderstelling dat er inmiddels in de kustwateren weer voldoende aanbod van zeeforel was om het onderzoek te kunnen uitvoeren bleek juist te zijn geweest, gezien het feit dat binnen vier jaar tijd 582 exemplaren met een lengte >40 cm konden worden gemerkt. Ook op de rivieren bleek de zeeforel niet meer zeldzaam te zijn, zoals blijkt uit de resultaten van de landelijke vismonitoring (onderdeel van de "monitoring van de waterstaatkundige toestand des lands") (Winter *et al.* 2001A).

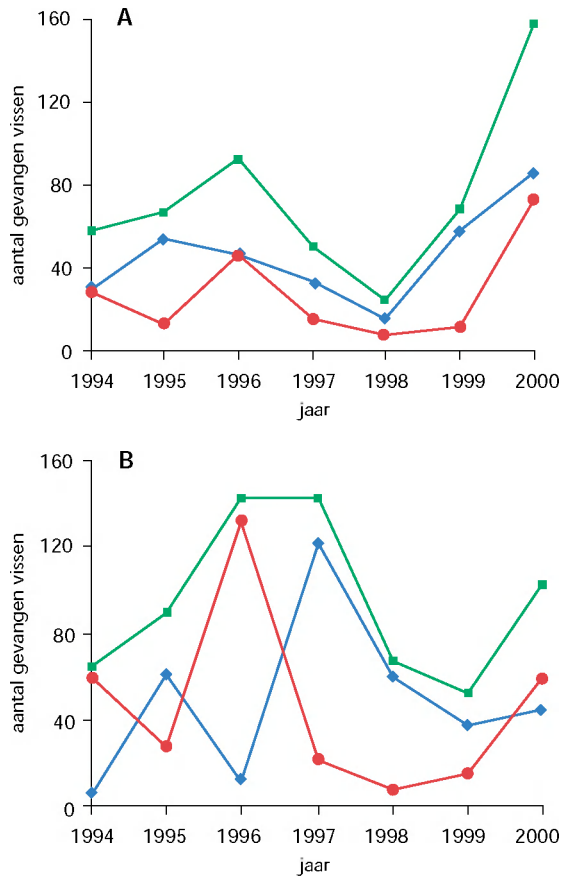
Bij deze landelijke vismonitoring wordt twee keer per jaar gedurende zes weken op vier locaties in de grote rivieren gevist met zalmsteken. De eerste periode is in de voorzomer (weken 24 t/m 29), de tweede in het najaar (weken 43 t/m 48). Twee locaties zijn gesitueerd benedenstrooms van een stuw:

- a. In de Lek, benedenstrooms van de stuw bij Hagestein, waar met twee zalmsteken werd gevist.
- b. In de Bergsche Maas benedenstrooms van de stuw bij Lith waar met een zalmsteek werd gevist en daarnaast de vistrap naast de stuw werd dicht gezet met een grofmazige fuik.

Aangenomen kan worden dat de omstandigheden waaronder de monitoring op deze beide locaties plaats vond in de opeenvolgende jaren nauwelijks van elkaar zullen hebben afgeweken. Uit de resultaten (figuur 8) kan daarom worden geconcludeerd dat de in 1998 intrekkende zeeforellen behoren tot een zwakke jaarklasse. Deze conclusie werd ook getrokken door Vauclin & Luquet (2000) gebaseerd op waarnemingen in de middenloop van de Rijn. De zwakke jaarklasse 1998 moet er de oorzaak van zijn geweest dat de vangsten van proefdieren (figuur 8) in dat jaar relatief slecht waren ondanks een visserij-inspanning die minimaal twee keer zo groot was in vergelijking met 1997 (tabel 6).

Figuur 8

Monitoringgegevens zeeforel 1994 t/m 2000; A: Lek bij Hagestein; B: Bergsche Maas bij Lith (blauw: voorzomer; rood: najaar; groen: totaal).



Aangezien de zeeforel nauw verwant is aan de Atlantische zalm (zie ook hoofdstuk 6) werd er bij het onderzoek vanuit gegaan dat eisen die beide soorten stellen aan zowel de migratieroutes als aan de paai- en opgroei-gebieden in grote lijnen overeen komen.

Opgemerkt moet worden dat de zeeforel niet model staat voor de overige anadrome vissoorten (bijv. elft en fint) en de groep van de katadrome soorten (vissen die volwassen worden in het zoete water en paaien op zee, bijv. paling en bot) die in de stroomgebieden van Rijn en Maas voorkomen.

8.1 Het Nedap Trail System®

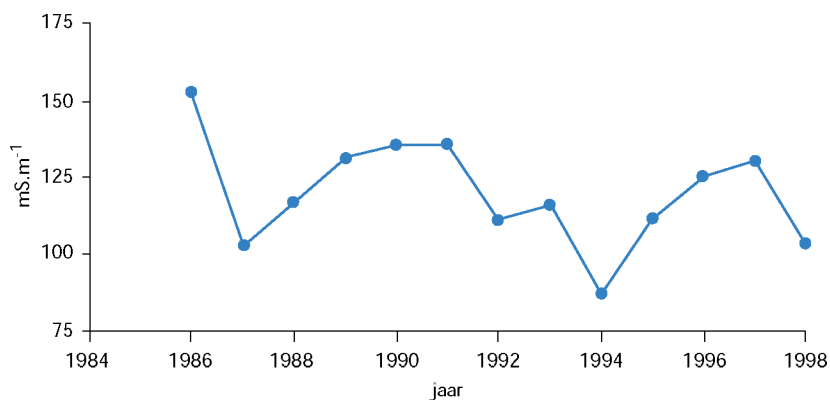
Op grond van verschillende afwegingen (Sips 1993) werd er voor gekozen het onderzoek uit te voeren met behulp van telemetrie. Voor telemetrisch

visonderzoek zijn in principe twee systemen in de handel: in het zoete water wordt gewerkt met zendermerken die radiosignalen uitzenden, onder brakke en mariene condities met akoestische zendermerken (Priede & Swift 1992, Lucas & Baras 2000).

Het eerstgenoemde systeem is alleen bruikbaar in zoet water. Op de Rijn (-takken) moest echter rekening worden gehouden met een elektrisch geleidingsvermogen van 140 tot 160 $\text{mS}\cdot\text{m}^{-1}$ (figuur 9) waardoor de toepassing van radiozendermerken niet haalbaar was. Anderzijds moest er van worden uitgegaan dat de zeer intensieve scheepvaart op de Rijntakken (Middelkoop 1998) zoveel achtergrondruis veroorzaakt dat het gebruik van akoestische zendermerken onverantwoord zou zijn (Sips 1994^A). Het speciaal voor het onderzoek ontwikkelde Nedap Trail System[®] ondervond beide problemen (Breukelaar *et al.* 1998, 2000). De werking van het systeem is gebaseerd op de inductieve koppeling tussen twee antennes, één op de bodem van de rivier en de andere geïmplanteerd in de buikholte van de vis.

.....
Figuur 9

Het jaarlijks gemeten maximum elektrisch geleidingsvermogen in de Rijn bij Lobith (bron: RIWA-jaarrapporten).



Aan de toepassing van het Nedap Trail System[®] waren een aantal voor- en nadelen verbonden. Voordelen waren:

- De ongevoeligheid van het systeem voor akoestische ruis en de relatief hoge zoutconcentraties die in de Rijn voorkwamen ten tijde van de voorbereidingen voor het onderzoek.
- De relatief lange levensduur van de transponders.
- Geen externe antenne aan de transponder.
- De nabijheid van de ontwerper en producent van het systeem.

Als belangrijke nadelen moeten worden genoemd:

- De kwetsbaarheid van de antenne op de bodem van de rivier.
- Het gewicht van de transponders (vanwege de interne antenne).



De "Niveau", de kabellegger van Rijkswaterstaat (Meetkundige Dienst) waarmee de antennes van de detectiestations over de bodem van de rivier werden gelegd.

Het toegepaste detectiesysteem bestond enerzijds uit zendermerken en anderzijds uit detectiestations (figuur 10). De zendermerken waren van het zogenaamde "transponder-type" (figuur 12). Dit zijn merken die uitsluitend een signaal uitzenden als ze daartoe worden aangespoord door een onder-vragingssignaal van buitenaf, in dit geval het signaal afkomstig van een detectiestation. Op deze manier wordt het energieverbruik van de merken zoveel mogelijk beperkt waardoor de levensduur aanzienlijk toeneemt. Mede door het geringe energieverbruik kon worden volstaan met een relatief kleine elektriciteitsbron wat ten goede kwam aan de omvang van de transponder. Een nadere beschrijving van het detectiesysteem is gegeven in Breukelaar *et al.* (1998, 2000).

8.1.1 Het detectiestation

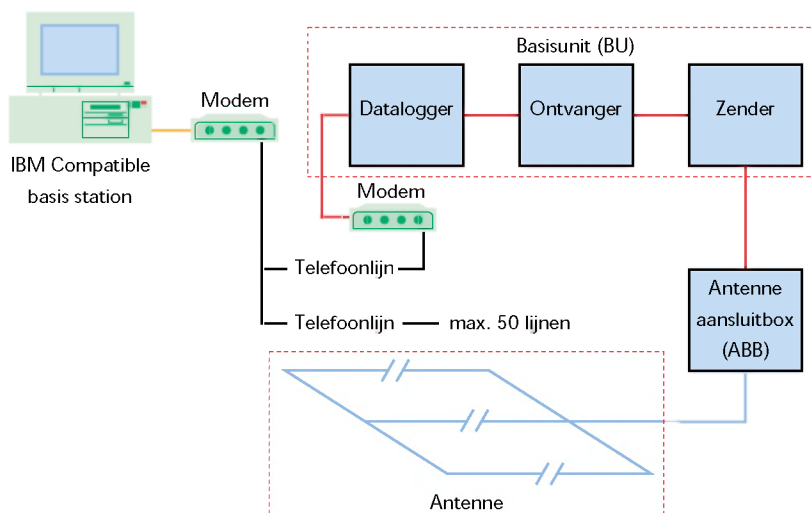
Een detectiestation (figuur 10) bestaat uit een ontvangstgedeelte voor het antwoordsignaal van de transponder en een zendgedeelte voor het onder-vragingssignaal, samen de Basis Unit (BU) genoemd. De BU werd middels een antenne aansluitbox (AAB) verbonden met een acht-vormige antenneluis die op de bodem van de rivier over het totale dwarsprofiel werd aangebracht. Als antenne fungeerde een kabel met een diameter van 3,5 cm en een gewicht van $\pm 3,5$ kg/m. De kabel bestond uit een loden kern met daar-omheen een stalen beschermmantel aan beide zijden omgeven door een laag kunststof. De loden kern was er voor bedoeld om de kabel voldoende zwaar te maken zodat de antenne ook goed op de bodem bleef liggen op locaties met een relatief hoge stroomsnelheid en/of intensief scheepvaart-verkeer.

In de AAB vindt de vereiste afstemming plaats tussen de antenne en de BU.

Transmissie van het signaal van de transponder vindt plaats in de LF-band (lage frequentie band). In deze LF-band (33,25 kHz) vindt geen radioverkeer plaats zodat interferentie met dergelijke signalen kan worden uitgesloten. Daarnaast is het, door het ontbreken van storende radiosignalen, mogelijk om een relatief gevoelige ontvanger toe te passen. Het ondervragingssignaal wordt gegenereerd door een elektromagnetisch veld dat door de antenne van het detectiestation wordt opgewekt.

Elke vier seconden werd door de BU een stroomstoot door de antenne van het detectiestation gegeven waardoor een elektromagnetisch veld ontstaat over de gehele breedte van de rivier. Dit elektromagnetisch veld wekt in de antennespoel van de transponder (zie onder) een inductiestroom op wanneer de vis door het veld zwemt. De inductiestroom induceert vervolgens het ondervragingssignaal in de transponder die ervoor zorgt dat de transponder wordt geactiveerd. Om een inductiestroom in de transponder te laten ontstaan moet deze zich wel binnen een afstand van maximaal 15 tot 20 m van de antennekabels bevinden. Zodra de transponder wordt geactiveerd zendt deze een unieke code uit. Dit signaal wordt opnieuw via een elektromagnetische koppeling met de antennespoel aan de ontvanger in de BU doorgegeven. De ontvangen code wordt vervolgens via een microprocessor in een datalogger, eveneens onderdeel van de BU, opgeslagen. Naast gegevens als datum en tijd van registratie (de tijd klok in elk detectiestation was permanent afgesteld op GMT + 2 uur) wordt ook een aantal interne controlegegevens opgeslagen. Deze controle wordt met een interval van twaalf uur automatisch door elk detectiestation uitgevoerd. Alle opgeslagen informatie kan op elk moment via een modemverbinding of direct in een computer worden ingelezen.

Figuur 10
Schema van een detectiestation.



8.1.2 Locaties detectiestations

De ligging van de detectiestations langs potentiële trekroutes werd zodanig gekozen, dat het mogelijk moest zijn eenduidig vast te stellen waar een gemerkte vis vanuit zee de binnenwateren was ingetrokken en tevens welke route in de binnenwateren werd gevolgd richting paaigebied. In de definitiefase van het project was uitgegaan van 11 detectiestations.



Het detectiestation bij Boven Hardinxveld.

Lopende het onderzoek bleek dit aantal echter niet voldoende te zijn. Er werden daarom nog twee extra detectiestations aangelegd: langs de Rijn bij Xanten en langs de Oude Maas bij Spijkenisse (tabel 4, figuur 11), in gebruik genomen op respectievelijk 22 mei 1997 en 3 november 1997.

Voor zover mogelijk werd de detectieapparatuur geïnstalleerd in bestaande gebouwen langs de oevers van potentiële trekroutes. Waar dat niet mogelijk was werd de apparatuur ondergebracht in een stalen kast of container.

Tabel 4

Overzicht detectiestations.

Station nummer	Naam water	Locatie	Datum ingebruikneming
1	Zwartewater	Genemuiden	1 december 1996
2	IJssel	Kampen	1 december 1996
3	Het IJ	Schellingwoude	1 december 1996
4	Amsterdam-Rijnkanaal	Maarssen	1 december 1996
5	Spui	Zuidland	1 december 1996
6	Dordtsche Kil	's-Gravendeel	1 december 1996
7	De Noord	Alblasserdam	1 december 1996
8	Beneden Merwede	Boven Hardinxveld	1 december 1996
9	Lek	Nieuwegein	1 december 1996
10	Waal	Vuren	1 december 1996
11	Bergsche Maas	Capelse Veer (Dussen)	1 december 1996
12	Grensmaas	Stevensweert	1 december 1996
13	Rijn	Xanten (BRD)	22 mei 1997
14	Oude Maas	Spijkenisse	3 november 1997
15	Roer	St. Odiliënberg	19 juni 1998
16	Sieg	Menden (BRD)	1 juli 1998
17	Haringvliet	Hellevoetsluis	16 mei 2000
18	IJsselmeer	Kornwerderzand	1 november 1999
19	IJsselmeer	Den Oever	1 november 1999

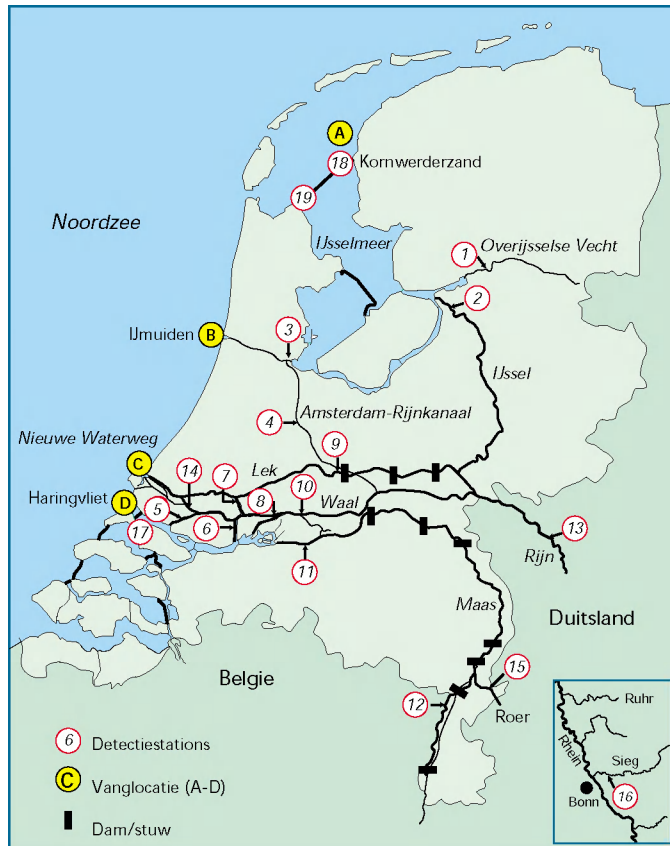
Ter aanvulling op het netwerk van detectiestations werden in de loop van 1998 nog eens twee detectiestations in gebruik genomen: op 19 juni 1998 in de benedenloop van de Roer (een zijrivier van de Maas die in Roermond in de Maas uitmondt) en op 1 juli 1998 in de benedenloop van de Sieg (een zijrivier van de Rijn die tussen Keulen en Bonn in de Rijn uitmondt).

Het station in de Roer werd aangelegd op verzoek van de regionale directie Limburg, nadat duidelijk werd dat in het Duitse deel van deze rivier potentiële paaigebieden voor zeeforel aanwezig waren en ook paai werd vastgesteld (Schmidt 1996). Het station in de Sieg werd (buiten het onderhavige project om) aangelegd voor rekening en onder eindverantwoordelijkheid van het Zoölogisch Instituut van de Universiteit van Keulen.

Ten behoeve van een onderzoek naar de barrièrewerking van de Afsluitdijk voor anadrome vissen werd aan de IJsselmeerzijde bij de spuilsluizen van Den Oever en Kornwerderzand een detectiestation aangelegd. Beide stations werden op 24 februari 2000 in bedrijf genomen. Tenslotte werd op 16 mei 2000 een detectiestation in gebruik genomen in het Haringvliet bij Stellendam ten behoeve van intrekmonitoring van zalm en zeeforel, in het kader van de toekomstige permanente openstelling van de Haringvlietssluisen. Het detectiestation in het Binnen IJ bij Schellingwoude werd op 8 mei 2000 buiten gebruik gesteld. Op dit station werd tot dan toe geen enkele gemerkte zeeforel of Atlantische zalm gesignaleerd.

Figuur 11

Ligging detectiestations (voor een verklaring van de stationsnummers zie tabel 4).



8.1.3 Functioneren detectiestations

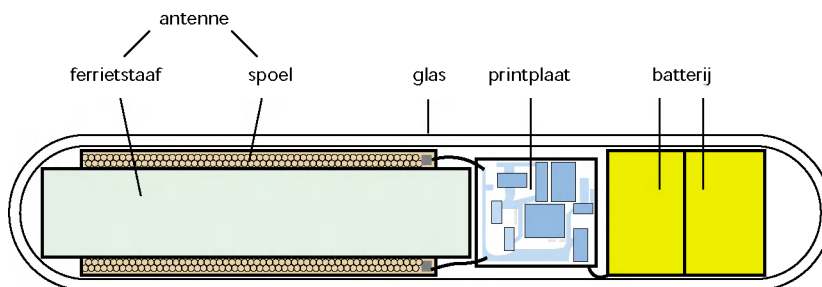
Ter controle van de juiste werking van de detectiestations is iedere twaalf uur automatisch door het detectiesysteem een testmeting uitgevoerd. De resultaten hiervan werden net als de detectiegegevens opgeslagen in de datalogger. Een alarmcode bij elke meting gaf inzicht in het al dan niet optimaal functioneren van elk station. Naast deze automatische controle zijn met behulp van speciale handtransponders regelmatig testen uitgevoerd op alle stations.

Een overzicht van de storingen die zich in de onderzoeksperiode hebben voorgedaan is gegeven in bijlage 1.

8.1.4 De transponder

De transponder (figuur 12) bestaat uit een glazen buisje van biocompatibel glas (SCHOTT 8350) met een gemiddelde lengte van 85 mm en een diameter van 15 mm. In de buis zit een ferrietstaaf (lengte 40 mm) met daar omheen gewonden een spoel van koperdraad die dient als antenne, een printplaatje met daarop de benodigde elektronica (zender, ontvanger, tijd-klok, etc.) en twee batterijen, elk met een diameter van 12 mm en een lengte van 10 mm. De capaciteit van beide batterijen was voldoende om een werking van de transponder te kunnen garanderen van minimaal 4 jaar bij maximaal 1.000 detecties. Het gewicht van de transponder bedraagt ongeveer 25 gram in water (38 tot 39 gram in lucht).

.....
Figuur 12
Schematische weergave van een transponder.



Uit veldtesten was gebleken dat onder de volgende omstandigheden de signaaluitwisseling tussen een transponder en een detectiestation nog goed functioneerde:

- a. Bij een antennelengte van 550 m van het detectiestation (maximale breedte van de rivier ter hoogte van de geplande detectiestations; theoretische berekeningen uitgevoerd aan signaaloverdracht van bestaande detectiestations wezen later uit dat een antennelengte van enkele kilometers haalbaar was).
- b. Bij een diepte van 15 m (maximale te verwachten waterhoogte van de rivier ter hoogte van een gepland detectiestation; naderhand bleek dat

bij een diepte van ongeveer 25 m de signaaluitwisseling nog voldoende was, mits de afstand tussen de parallelle antennekabels op de bodem van de rivier werd verdubbeld).

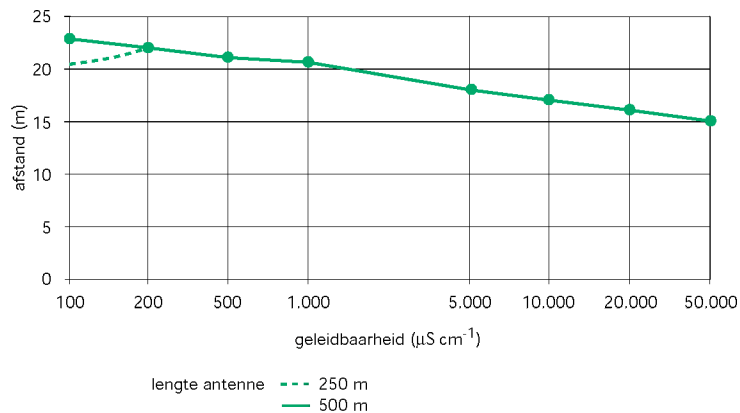
- c. Wanneer een transponder het detectiestation passeerde met een snelheid van tenminste $5\text{-}6\text{ m}\cdot\text{sec}^{-1}$ (kruissnelheid gemerkte vis inclusief stroomsnelheid rivier).

Effecten van geluid (bijvoorbeeld scheepsmotoren) op de detectie waren te verwaarlozen. Een reële storingsbron zou de stalen huid van een schip kunnen zijn. Uit metingen bleek echter dat het signaal van een transponder niet meer op het detectiestation wordt waargenomen als de afstand tussen een transponder en de sloopshuid kleiner is dan 10-15 cm. Aangenomen is dat gemerkte vissen een schip niet zo dicht zullen naderen zolang ze voldoende vitaal zijn en derhalve in staat mogen worden geacht om varende of drijvende stalen objecten te vermijden.

De conductiviteit van het water beïnvloedt de signaaloverdracht tussen de transponder en de ontvanger. Naarmate de conductiviteit stijgt wordt het signaal hoe langer hoe meer gedempt. De maximaal toelaatbare conductiviteit van het water is niet uitgetest in de ontwerpfase van de apparatuur, maar berekeningen gaven aan dat signaaloverdracht nog zonder problemen plaats vindt bij een conductiviteit tot $5.000\text{ }\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (geleidbaarheid zeewater bedraagt ongeveer $50.000\text{ }\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) en een waterdiepte tot maximaal 15 m (figuur 13). Gaande het project is een aantal tests uitgevoerd waaruit bleek dat ook bij een conductiviteit van $22.000\text{ }\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ de signaaloverdracht nog acceptabel was (Nedap, Groenlo, ongepubliceerde gegevens).

.....
Figuur 13

De relatie tussen de maximaal toelaatbare afstand tussen de transponder en de antenne van een detectiestation enerzijds, en de geleidbaarheid van het water anderzijds.



Wat betreft het gewicht van de transponders moet worden opgemerkt dat voor de communicatie tussen de transponder en het detectiestation een antennespoel noodzakelijk was gewikkeld om een ferrietstaaf. Dit maakte de antenne relatief zwaar, het aandeel ervan in het totale gewicht van de transponder bedroeg 40%.

In het algemeen dient er naar te worden gestreefd om het gewicht van een merk zo gering mogelijk te maken om de hinder voor de proefdieren minimaal te doen zijn. Naarmate het zendermerk een groter deel van het visgewicht uitmaakt, neemt de "houdbaarheid" ervan in de vis af (Summerfelt & Mosier 1984, Chisholm & Hubert 1985, Marty & Summerfelt 1986, Helm & Tyus 1992). Binnen zekere grenzen lijkt de ratio van het merkgewicht en het visgewicht van groter belang dan de afmetingen van een merk en de grootte van de vis (Marty & Summerfelt 1986).

Voor vissen wordt als "vuistregel" aangehouden dat het gewicht van het merk niet groter mag zijn dan 2% van het lichaamsgewicht. Uit onderzoek bij regenboogforellen (Brown *et al.* 1999) bleek echter dat merken met een ratio van 6 tot 12% van het gewicht van de vis geen significante veranderingen veroorzaakten in het gedrag.

De meest ongunstige ratio bij de gemerkte zeeforellen bedroeg 6,9%. Bij 93,7% van de gemerkte dieren was deze kleiner dan 5%.

Belangrijk is ook de ommanteling van het toe te passen zendermerk. Enerzijds zijn bij inwendige toepassing reacties met het omliggende weefsel ongewenst, anderzijds moet de ommanteling de elektronische componenten voldoende bescherming bieden tegen de inwerking van lichaamsvocht. Dit laatste telt meer naarmate het merk langere tijd (jaren) in een dier moet functioneren. Hoewel complexe en dure zendermerken in het algemeen van een kunststof omhulsel worden voorzien (polycarbonaat; polypropyleen; polystyreen) (Winter 1983) werd gekozen voor inert glas als ommanteling, omdat uit verschillende onderzoekingen gebleken was dat bij langdurige toepassing een kunststof ommanteling geen 100% bescherming biedt tegen de inwerking van lichaamsvocht (ongepubliceerde gegevens Nedap, Groenlo). Daarnaast kan met glas uitwendig zeer gladde transponders worden gemaakt met mooi afgeronde zijden en bovendien scheidt inert glas geen stoffen af die aanleiding kunnen geven tot reacties in het omliggende weefsel, waardoor inkapseling wordt voorkomen.

8.2 Het vangen van de vissen

De Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij (OVV) te Nieuwegein was belast met de coördinatie van de vangst en het merken van zeeforel. Voor het vangen van de proefdieren op geselecteerde locaties voor de Nederlandse kust (figuur 11) werden beroepsvissers ingeschakeld. Het vangen gebeurde zowel actief, gebruikmakend van een pelagische kuil, als passief met zalmsteken of grofmazige fuiken (Raaijmakers & Vriese 1997).

Bij de keuze van de locaties voor het vangen van zeeforel zijn de volgende uitgangspunten gehanteerd:

- a. Maximale spreiding van het aanbod van gemerkte zeeforel over de verschillende theoretisch mogelijke intrekpunten langs de kust, teneinde een zo nauwkeurig mogelijk beeld te krijgen van de keuze van het intrekpunt en de gevolgde route stroomopwaarts.
- b. Aantallen te merken vissen per vanglocatie zo mogelijk in evenredigheid met het debiet van de Rijn op het bijbehorende (potentiële) intrekpunt.

In de praktijk bleek het echter niet mogelijk om, binnen de financiële randvoorwaarden, op basis van deze uitgangspunten vissen te verzamelen voor het onderzoek in de buurt van de verschillende lozingspunten van Rijn- en Maaswater (tabel 5). Zo heeft de monding van de Nieuwe Waterweg betrekkelijk steile oevers waardoor de fuikenvisserij niet optimaal kan plaatsvinden, terwijl het water te diep is voor een effectieve kuilvisserij. Tussen de pieren van IJmuiden vond geen fuikenvisserij plaats door de beroepsvissers en ook hier leende het water zich niet voor een actieve bevissing. Dit laatste gold ook voor de spuikommen van de spuisluisen in de Afsluitdijk bij Den Oever en Kornwerderzand. Andere problemen waren daar de geringe bereidheid van de beroepsvissers om geschikte vissen te leveren voor het onderzoek (Den Oever), onvoldoende visserij-inspanning en de onbekendheid met het vissen op zalm en zeeforel.

Alleen de buitendelta voor de Haringvlietsluisen leende zich, naast de fuikenvisserij, voor een actieve visserij met behulp van een kuil.

Voor de keuze van de perioden waarin actief werd gevisd is rekening gehouden met aanbod van de zeeforel, bepaald aan de hand van de fuikvangsten ter plekke.



Fuiken in de buitendelta voor de Haringvlietsluisen.

Tabel 5

Percentage van de Rijnafvoer per lozingspunt en het percentage gemerkte zeeforel nabij die punten.

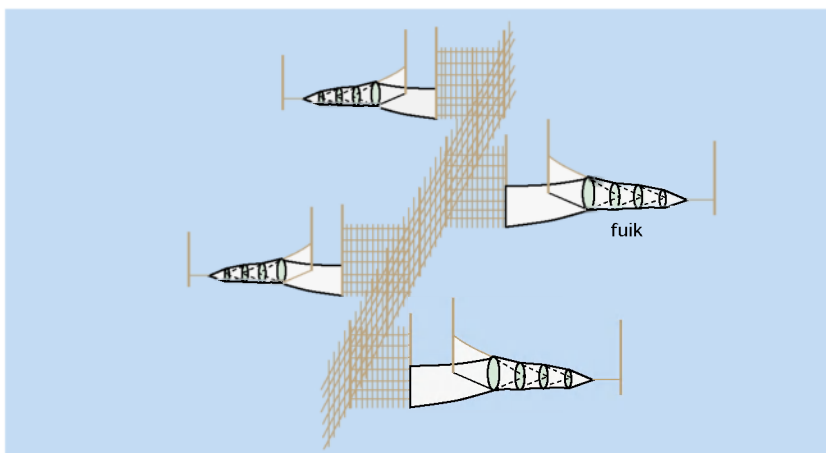
Lozingspunt	% van de	
	Rijnafvoer	Gemerkte zeeforel
Afsluitdijk	9	12,1
IJmuiden, Noordzeekanaal	<1	0,3
Nieuwe Waterweg	63	0,8
Buitendelta Haringvliet	27	86,7

Zoals uit het voorgaande blijkt was de buitendelta voor de Haringvlietsluizen de beste locatie voor het vangen van de proefdieren.

In de periode december 1996 tot en met december 2000 zijn in totaal 582 zeeforellen gemerkt (tabel 6). Hiervan werden er 505 exemplaren gevangen in de buitendelta voor de Haringvlietsluizen, 70 exemplaren aan de Waddenzeezijde van de Afsluitdijk en de overige zeven stuks tussen de pieren van IJmuiden (twee) en de monding van de Nieuwe Waterweg (vijf).

Dat er naar verhouding veel dieren gemerkt konden worden in de buitendelta was vooral te danken aan een combinatie van:

- De bereidheid van de beroepsvisserij om mee te werken aan het onderzoek en goed rekening te houden met de voorwaarden die vanuit het onderzoek aan de levering van proefdieren werden gesteld.
- De relatief grote oeverlengte waar fuiken konden worden geplaatst.
- Voldoende lokstroom vanuit de Haringvlietsluizen.
- De barrièrewerking van de Haringvlietsluizen waardoor de dieren zich relatief lang in de buitendelta zullen ophouden (zoals ook gebleken is uit de terugmeldingen van gemerkte vissen).



Een schematische opstelling van een zalmstreek.

Tabel 6

Vangsten en gepleegde vanginspanning per locatie.

Locatie	Aantal	Vangtuig	Vanginspanning (weken)				
			1996	1997	1998	1999	2000
Haringvliet, buitendelta	230	kuil		2	3	2	1,4
Haringvliet, buitendelta	275	fuike	4	13	36	27	11
Nieuwe Waterweg, monding	5	fuike		16	10		
Noordzeekanaal, monding	2	zalmsteek		13	12		
Afsluitdijk, Den Oever	9	fuike		8			8
Afsluitdijk, Kornwerderzand	61	fuike		16	27	23	6
totaal	582						

Behalve met fuiken werd, bij voldoende natuurlijk aanbod van zeeforel, in de buitendelta van het Haringvliet ook met een pelagische kuil gevist (tabel 7).

Tabel 7

Perioden waarin met een kuil gevist is in de buitendelta van het Haringvliet.

Jaar	Perioden
1997	2 t/m 10 juli 30 juni t/m 11 juli
1998	22 t/m 26 juni 29 juni t/m 3 juli 17 nov. t/m 19 nov. 25 en 26 nov.
1999	7 t/m 11 juni 21 t/m 25 juni 12 t/m 16 juli
2000	13 t/m 16 juni 19 t/m 21 juni



De GO 58 waarmee actief gevist werd.

Op basis van de vangregistraties van de fuikenvisserij nam het jaarlijkse aanbod van zeeforel sterk toe in de periode april t/m juni. In deze periode zijn dan ook de meeste dieren gemerkt (tabel 8, figuur 14). Ook in juli was het aanbod van zeeforel in de buitendelta nog steeds relatief groot, maar in die maand werd het merken gestaakt vanwege problemen bij de levering van transponders (1999) en/of omdat de zeevatertemperatuur te hoog werd. Dit laatste was ook de reden om niet in de maanden augustus en september te merken. Met een toename van de watertemperatuur neemt namelijk de stress onder de gevangen dieren toe (Wardle 1981) waardoor een onaanvaardbaar hoog mortaliteitsrisico ontstond.

Tabel 8

Aantal gemerkte zeeforellen per maand.

Maand	Jaar					totaal
	1996	1997	1998	1999	2000	
januari			15	1		16
februari			2	5	3	10
maart		7	7	12	13	39
april		13	2	12	13	40
mei		12	1	15	21	49
juni		8	21	106	110	245
juli		80	15	25		120
augustus			1			1
september			1			1
oktober		2	7	3		12
november		3	14			17
december	17	8	7			32
totaal	17	133	93	179	160	582

Omstreeks november/december werd in de meeste jaren opnieuw een (relatief geringe) toename van het aanbod van zeeforel waargenomen. Overigens zijn jaarlijks in de periode januari tot maart nauwelijks vissen gemerkt omdat gedurende die periode de beroepsvisserij vrijwel stil lag vanwege te geringe opbrengsten van commercieel belangrijke soorten als gevolg van de lage watertemperatuur.

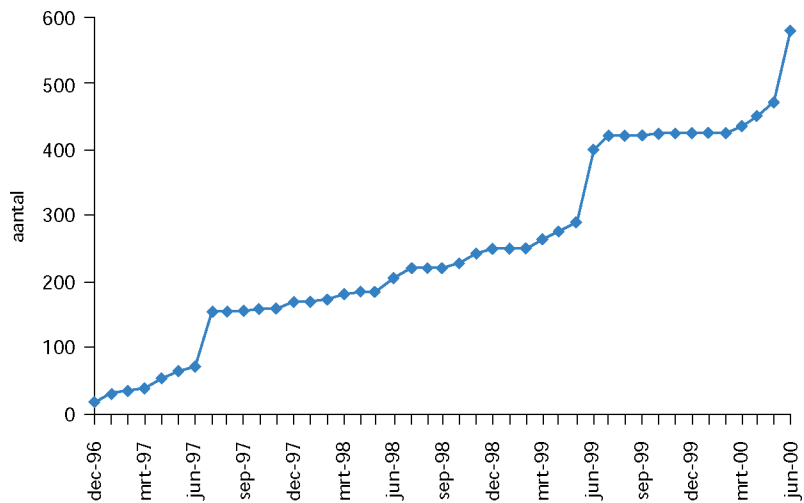
De randvoorwaarde voor het onderzoek was dat maximaal 600 vissen gemerkt zouden worden (Breukelaar & Bij de Vaate 1994). Naast de 582 zeeforellen werden 80 Atlantische zalmen gemerkt, zes hybriden (van zeeforel en Atlantische zalm) en drie exemplaren die naar alle waarschijnlijkheid regenboogforellen waren. In totaal werden dus 671 dieren gemerkt. Hoewel de dieren in eerste instantie in het veld op hun uiterlijke kenmerken werden gedetermineerd vond een controle van de determinaties plaats met behulp van een DNA-fingerprintanalyse (ongepubliceerde analysegegevens universiteit Cork). Bij het soortonderscheid prevaleerden de resultaten van deze analyse boven de determinaties die in het veld waren uitgevoerd. Aangetekend moet worden dat in de beginfase van het onderzoek nog geen DNA-monsters (een stukje van de vetvin) werden verzameld. In die gevallen waarin geen stukje van de vetvin beschikbaar was als DNA-monster zijn schubben gebruikt die wel van elke vis zijn verzameld. In totaal kon van 650 dieren een fingerprintanalyse worden uitgevoerd. Met name bij de zalmen was het niet altijd mogelijk om op basis van de fingerprintanalyse de genetische zuiverheid éénduidig vast te stellen. In die gevallen waarbij geen monster beschikbaar was voor het DNA-onderzoek of waarbij de analyseresultaten geen honderd procent zekerheid verschaften over de soortsaanduiding is de soortnaam vastgesteld op basis van de veldkenmerken. Een overzicht van de vissen waarbij dit had plaats gevonden is gegeven in bijlage 2.



De merklocatie bij de Haringvlietsluizen, gesitueerd in de buitenhaven bij Stellendam.

In afwachting van de implantatie werd de gevangen vis door de ingehuude beroepsvissers overgebracht naar de, in de nabijheid van de vanglocaties, opgestelde opslagbekkens. Deze opslagbekkens hadden een minimale capaciteit van 1.200 l en waren voorzien van een pompsysteem waardoor een permanente doorstroming met zeewater mogelijk was. De tijdsduur van opslag van de gevangen vissen in een opslagbekken werd zo kort mogelijk gehouden en bedroeg in het algemeen niet meer dan één dag. In een gering aantal gevallen twee tot drie dagen en bij hoge uitzondering maximaal één week (Raat & Vriese, 1997; De Laak & Vriese 1998, 1999, 2001).

.....
Figuur 14
 Cumulatief aantal gemerkte zeeforellen.



8.3 Het merken van de vissen

Het implanteren van de transponders in de buikholte van de vissen is uitgevoerd conform een protocol dat speciaal voor het merken van de zeeforellen is opgesteld door de OVB (Vriese 1995, bijlage 3). Zowel Atlantische zalmen als zeeforellen met een totale lengte van tenminste 40 cm kwamen in aanmerking om gemerkt te worden.

De implantatie van een transponder zag er in grote lijnen als volgt uit:

- a. De vis wordt in verdovingsstadium 3 (Schoettger & Julin 1967) gebracht door toepassing van een benzocaine oplossing. De concentratie wordt hierbij aangepast aan de grootte van de vis en de temperatuur van het water.
- b. Zodra het verdovingsstadium 3 is bereikt wordt de vis in de daarvoor ontwikkelde operatieopstelling gebracht.

- c. De vis wordt aangesloten op het zogenaamde "life-support systeem", een onderdeel van de operatieopstelling.
- d. Semi-steriel werkend wordt een incisie (lengte 3-4 cm) langs de linea alba gemaakt tussen de borst- en de buikvinnen.
- e. Na een inwendige controle wordt de gesteriliseerde transponder in de buikholtte aangebracht.
- f. De incisie wordt met een viertal hechtingen gesloten. Hierbij worden huid en spierweefsel gelijktijdig gehecht. De gebruikte hecht draad wordt na verloop van tijd door het lichaam geabsorbeerd.
- g. Na een korte herstelperiode (minimaal 30 minuten) wordt, zodra de vis weer normaal gedrag vertoont, de vis in de buurt van de vanglocatie uitgezet (in de kustzone).

Om uitwendig kenbaar te maken dat de proefdieren uitgerust waren met een transponder werd tevens bij het rechteroog een VI-tag (visible implantable tag) aangebracht.



Het aanbrengen van een VI-tag.

Van de gemerkte vissen is bepaald:

- a. De vorklengte.
- b. De totale lengte.
- c. Het gewicht.
- d. Bijzondere uitwendig zichtbare kenmerken.

Uitzonderingen waren het niet bepalen van de vorklengte van 20 dieren in de periode maart-april 1997, terwijl van vier dieren om verschillende redenen geen gewicht werd bepaald.

Van deze laatstgenoemde dieren werd het gewicht berekend (tabel 9) uit het gemiddelde van de lengte/gewicht relaties van alle gemerkte dieren berekend op basis van zowel de vorklengte als de totale lengte (tabel 10).



Een aangebracht VI-tag bij het oog van een vis.

Tabel 9

Berekend gewicht van niet gewogen vissen.

Transponder-nummer	VI-tag	Gewicht (g)
444	JR5	1389
450	XB3	2073
530	JR6	1703
523	XL2	1421

Tabel 10

De relatie tussen de lengte van de gemerkte zeeforel en het gewicht volgens de vergelijking: gewicht = a x lengte^b (gewicht in g en lengte in cm).

Gewicht berekend uit	a	b	n	R ²
Vorklengte	0,0065	3,151	554	0,938
Totale lengte	0,0038	3,270	574	0,934

8.4 Publiciteit merkacties

Door middel van diverse artikelen in landelijke en regionale dagbladen en bladen van de beroeps- en sportvisserij zijn de doelgroepen op de hoogte gesteld van het onderzoek. In internationaal verband zijn diverse commissies en groepen ingelicht die zich met visstandbeheer en/of ecologisch herstel bezig houden in het stroomgebied van de Rijn en de Maas. Tevens zijn er, zowel nationaal als internationaal, lezingen gehouden om ruchtbaarheid te geven aan het onderzoek. Daarnaast is meegewerkt aan diverse radio- en televisie-uitzendingen. Ook is inmiddels een aantal (wetenschappelijke) publicaties over het project verschenen en zijn jaarlijks nieuwsbrieven gemaakt.

8.5 Voorstudie

Voorafgaande aan het feitelijke onderzoek is een voorstudie uitgevoerd ten behoeve van het merken van de vis om inzicht te krijgen in de methodiek voor het aanbrengen van de transponders en in de overleving van gemerkte vis op middellange termijn (6 maanden). In dit vooronderzoek zijn dummy-transponders gebruikt die qua specificaties (vorm, gewicht, lengte, diameter en uitwendig materiaal) vergelijkbaar waren met de echte transponders. Bij 28 regenboogforellen (*Oncorhynchus mykiss*) is een dummy transponder in de buikholte ingebracht; een groep van eenzelfde grootte fungeerde als controlegroep. Gedurende zes maanden werden een drietal tussentijdse controles uitgevoerd, waarbij de lengte en het gewicht van de vis is geregistreerd en het implantatieresultaat gekwalificeerd. Tevens werd bij elke tussentijdse controle één individu voor een inwendig onderzoek onttrokken aan beide groepen, teneinde eventuele inwendige veranderingen als gevolg

van de aanwezige transponder te kunnen waarnemen. Na afloop van het experiment zijn de genoemde parameters opnieuw geregistreerd en alle overgebleven proefdieren onderworpen aan een inwendige controle, waarbij ook het gonadengewicht is vastgelegd.

Daarnaast is aandacht besteed aan belangrijke aspecten die samenhangen met het implanteren van transponders zoals:

- a. De opslag en voorbehandeling van de vis.
- b. De verdoving van de vis.
- c. De voorbehandeling en sterilisatie van de transponders.
- d. Het opstellen van een operatieprotocol (bijlage 3).
- e. De postoperatieve zorg van de gemerkte dieren.



De uiteindelijke mobiele operatieopstelling voor het implanteren van de transponders.

Voorafgaand aan de implantering van de transponders werden de forellen een drietal weken opgeslagen in (buiten)bekken op het terrein van het Viskweekcentrum Valkenswaard van de OVB. De bekken werden doorstroomd met voorbehandeld grondwater (debiet $\pm 30 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$) met een temperatuur van $14\text{-}15^\circ\text{C}$. De vissen werden gevoerd met Trouvit® pellet nr. 5 op een niveau van $\pm 2\%$ van het visgewicht per dag.

Na de operatie zijn de vissen overgebracht naar een tweetal bekken in de quarantainehal van het Viskweekcentrum, waardoor een continue monitoring mogelijk was. De (inwendige) afmetingen van de bekken bedroegen (l x b x h): $4,00 \times 1,00 \times 0,75 \text{ m}$. Het waterniveau in de bekken varieerde van 40 tot 60 cm.

Per bekken waren 28 forellen aanwezig: 14 uit de controlegroep en 14 uit de geïmplanteerde groep. De doorstroming en de voeding bleven op het-

zelfde niveau gehandhaafd als in de periode voorafgaande aan de implantatie. Gedurende het experiment is een aantal preventieve medische behandelingen toegepast om infectie van de vis tijdens en na de controlewerkzaamheden te voorkomen.

Voor het merken van de vis werd een speciale operatieopstelling ontwikkeld, deels gebaseerd op de voorhanden zijnde literatuur (o.a. Goetz *et al.* 1977). Een belangrijk onderdeel van deze opstelling is het zogenaamde "life-support" systeem, dat zorgde voor een continue doorstroming van de kieuwen van de te opereren vis om de uitwisseling van zuurstof, kool-dioxide en verdovingsmiddel te waarborgen tijdens de chirurgische verdoving. Voorafgaande aan de implantatie verbleven de forellen tussen de 10 en 20 minuten in de verdovingsvloeistof, een verdunde oplossing van benzocaïne (ethyl-4-aminobenzate) (Ferreira *et al.* 1984). De werkelijke operatietijd (de tijd tussen het plaatsen van de vis in de operatieopstelling tot het loslaten in het verse water) was korter: 7 tot 11 minuten. Als nabehandeling werden de vissen gebaad in een desinfecterende oplossing, om uitwendige (schimmel-)infecties zo veel mogelijk te voorkomen (dit vond ook plaats na elke controle).

De gemiddelde lengte van de geïmplanteerde en controlegroep bedroeg respectievelijk 43,9 cm en 43,1 cm. Het gemiddelde gewicht van beide groepen was respectievelijk 1.119 g en 1.054 g. Uit een variantie-analyse met een enkelvoudige indeling (ANOVA-single factor), uitgevoerd voor beiden kenmerken bleek dat beide groepen niet significant van elkaar verschilden ($p < 0,05$).

Gedurende het onderzoek is in de opslagbekkens twee keer een transponder buiten de vis aangetroffen. In het eerste geval was er sprake van transponderverlies door de deels geopende incisie. In het tweede geval was er sprake van transponderexpulsie. Hieronder wordt verstaan het proces waarbij de transponder wordt ingekapseld en effectief wordt geïsoleerd van de buikholte; het kapsel vergroeit vervolgens met de darm of met de buikwand, waarna de transponder wordt uitgedreven (Summerfelt & Mosier 1984, Lucas 1989, Moore *et al.* 1990^B).

Tijdens de experimentele periode is geen mortaliteit opgetreden onder de geïmplanteerde dieren. Aan de controlegroep werd in de laatste periode van 6 weken één dier onttrokken wegens een zware aandoening van de kieuwen.

Uit een inwendig onderzoek aan het einde van de experimentele periode bleek dat bij vier proefdieren inkapseling van de transponder was opgetreden (drie exemplaren met een lichte inkapseling, weefsel doorschijnend; een exemplaar met een zware inkapseling, weefsel ondoorschijnend). In 16 van de 25 geïmplanteerde dieren (64%) die aan het einde van het experiment nog aanwezig waren was een vergroeiing ontstaan tussen de blindzakken,

het buikvlies en de buikwand. In de helft van deze gevallen was sprake van een lichte vergroeiing: het samengaan van een blindzak, het buikvlies en de buikwand over een afstand van 0,5-1,0 cm, over of vlak naast een deel van de incisie. In de overige gevallen was er een vergroeiing over een grotere afstand, echter maximaal de lengte van de incisie. Bij 14 dieren liet de vergroeiing, bij de uitoefening van enige trekkracht, gemakkelijk los en was er geen sprake van een vergroeiing met het spierweefsel van de buikwand. In de twee overige gevallen was het weefsel van de blindzakken als het ware tussen beide zijden van de incisie gegroeid en had er wel een aaneengroeiing met het spierweefsel plaatsgevonden. De gehanteerde hechttechniek was hier mogelijk debet aan.

Op basis van een multi-variate analyse kon worden geconcludeerd dat het implanteren van dummytransponders in de regenboogforellen geen effect ($p < 0,05$) had op de relatieve groeisnelheid (in lengte en gewicht) van de vis gedurende de 24 weken die het onderzoek duurde, waarbij de dieren om de zes weken werden gecontroleerd. Opmerkelijk was dat direct al na zes weken geen effect van de implantatie op de groei waarneembaar was. Ook werd geen effect geconstateerd op de gonadenontwikkeling van de proefdieren ($p < 0,05$).

De houdbaarheid van de dummytransponders in de vis kon als zeer goed worden beschouwd. Transponderexpulsie bij één van de proefdieren kon als gering worden beschouwd in vergelijking met hetgeen in de literatuur wordt gerapporteerd, temeer daar de gebruikte transponders als zwaar mogen worden beschouwd. In alle gevallen bedroeg het transpondergewicht meer dan 2% van het visgewicht. Bij een tweetal vissen was dit 3,6%; bij één vis zelfs 4,1%.

8.6 De gemerkte vissen

Omdat het onderzoek zich toespitste op de analyse van het migratiegedrag van geslachtsrijpe dieren werden dieren vanaf een totale lengte van 40 cm gemerkt (twee dieren waren iets kleiner, namelijk 39,0 en 39,6 cm). Het gewicht van zeeforellen van die lengte bedraagt ongeveer 660 g, berekend op basis van de lengte/gewicht relatie zoals gegeven in tabel 10. Bij een transpondergewicht van 39 g bedroeg de transponder/vis gewichtratio bij deze dieren 0,06. Bij dieren met een totale lengte van 50 cm is deze ratio 0,03 hetgeen een acceptabele bovengrens is bij het merken van vissen. In totaal zaten 230 zeeforellen (40%) boven deze grens (figuur 15, zie ook paragraaf 8.1).

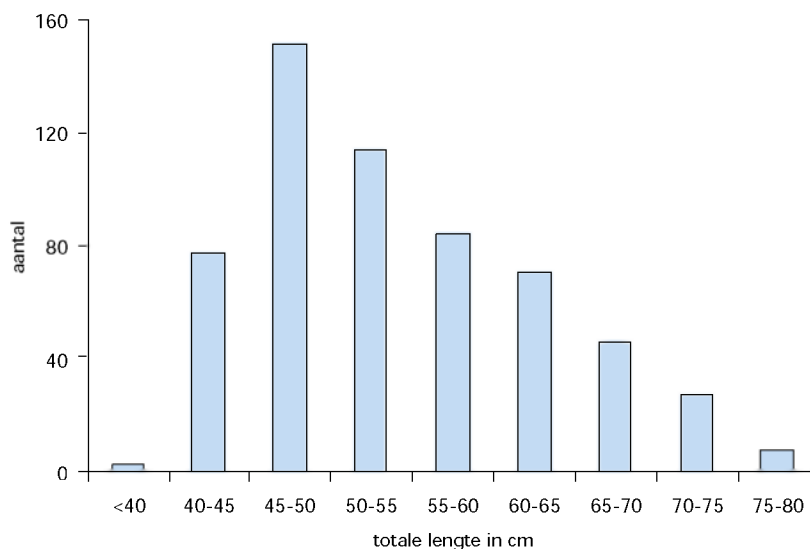
8.7 Analyses

8.7.1 Schubbenanalyses

De leeftijd van de gemerkte vissen is bepaald aan de hand van de jaarringen op de schubben. De schubben werden gefixeerd op objectglaasjes om de jaarringen met behulp van een stereomicroscoop (bij vergrotingen van ongeveer 0,5 tot 30x) duidelijk zichtbaar te maken. In het algemeen is gebruik gemaakt van een vergroting van 0,5x voor grote schubben, tot 1,6x voor kleine schubben. Vervolgens zijn de jaarringen geteld door het toepassen van de diverse criteria die hiervoor in internationaal verband zijn vastgelegd (Anon. 1984; Shearer 1989). Alle schubmonsters zijn onafhankelijk van elkaar door twee waarnemers geanalyseerd. De resultaten van de schublezing zijn daarna onderling vergeleken. In het geval van een niet overeenstemmende interpretatie vond herbestudering van de schubben plaats om vervolgens tot een eensluidende uitslag te kunnen komen. Vastgelegd zijn:

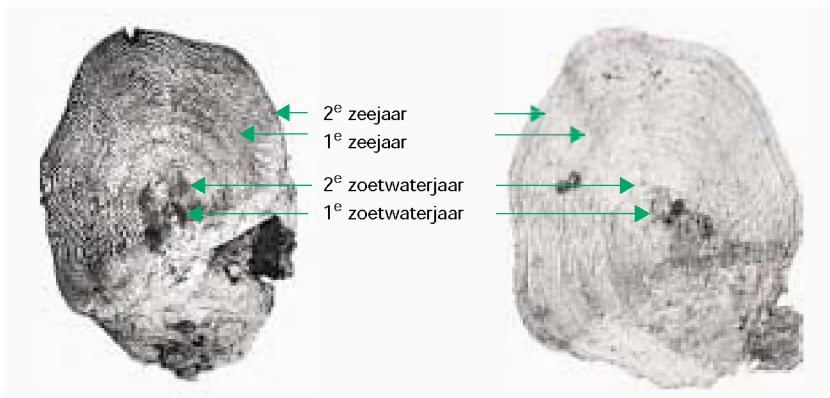
- Het aantal leesbare schubben in het preparaat.
- Het aantal jaren doorgebracht in zoet water.
- Het optreden van de groeiversnelling bij de overgang van de zoetwaterfase naar de zoutwaterfase.
- Het aantal jaren doorgebracht in zee.
- Het eerder deelgenomen hebben aan de paaitrek (het voorkomen van "spawning marks" op de schubben, opgetreden als gevolg van erosie van de circuli).
- Zomergroei (in de periode voorafgaand aan het merken).
- Eventuele bijzonderheden, zoals het moeilijk zichtbaar zijn van de overgangsfase tussen zoet en zout en het voorkomen van schijnringen.

.....
Figuur 15
Lengte-frequentieverdeling van de gemerkte zeeforellen.



Bij de notatie van de leeftijden is rekening gehouden met het tijdstip waarop de vis gevangen werd. De volgende opmerkingen kunnen worden gemaakt:

- a. In de zoetwaterfase kreeg een vis de beoordeling 1 jaar als de vis een volledig voorjaar, zomer en winter in het zoete water had doorgebracht en in het tweede voorjaar smoltificeerde en naar zee migreerde.
- b. Rekening is gehouden met de "run out" fase die zichtbaar wordt op de schub wanneer de vis het zoute water bereikt. De groei versnelt, dit is zichtbaar als een duidelijke verwijding van de circuli, echter nog niet zo wijd als bij echte zee groei.
- c. De zeewaterfase van een vis begint met een periode van versnelde groei ten opzichte van de zoetwaterfase en de "run out" fase. De circuli in de zeewaterfase liggen gemiddeld veel wijder uit elkaar dan in de zoetwaterfase. Hierdoor is de overgang tussen de zoet- en zoutwaterfase goed zichtbaar. Indien de overgang niet goed zichtbaar was werd dat genoteerd. De notatie van de zeewaterfase begint met een 0 voor de eerste zomer (omdat zeeforellen in hun eerste zomer op zee veelal kleiner zijn dan 40 cm zijn, is deze klasse niet bij de gemerkte dieren aangetroffen). Vanaf begin oktober wordt bij de meeste schubben de aanzet tot de vorming van een wintering gezien. Indien aanwezig krijgt een vis de leeftijdindicatie van 0⁺ (dus 0 zee winters en een + voor de zomer). Na het voltooiën van de winterband heeft de vis de leeftijd van één zeejaar bereikt. Vissen die na de winter weer begonnen met de vorming van een zomerring werden als 1⁺ zeejarige dieren gekenmerkt. Hetzelfde gold voor de vissen die al een jaar op zee hadden doorgebracht en waarbij de aanzet tot een volgende wintering zichtbaar was.
- d. Bij een aantal schubben is een schijnring geconstateerd. Schijnringen kunnen zowel in de zomer- als in de winterperiode ontstaan. In de zomerperiode ontstaat een schijnring doordat de groei tijdelijk stagneert, terwijl in de winter een schijnring kan ontstaan doordat de groei tijdelijk versnelt.



De schub van een zalm.

De schub van een zeeforel.

- e. Van zalmachtigen is bekend dat op de schubben paaimerken kunnen voorkomen. Door de stagnatie van de groei wordt schubmateriaal plaatselijk geresorbeerd of vindt een sterke erosie plaats. Paaimerken zijn zichtbaar doordat een aantal circuli niet volledig doorlopen. Vissen die al in het voorjaar/zomer optrekken vertonen meestal meer schuberosie dan vissen die pas in het najaar optrekken (Jones, 1959). Schuberosie kan soms zo sterk zijn geweest dat een schub compleet onleesbaar wordt. Het voorkomen van dergelijke schubben moet niet worden verward met amorf schubben. Er is voor gekozen om alleen paaimerken toe te kennen als hierover een grote mate van zekerheid bestond (een paaimerken loopt door over praktisch de gehele schub), om verwarring met andere vormen van erosie uit te sluiten. Naar alle waarschijnlijkheid is hierdoor het aantal individuen met paaimerken in het totale bestand onderschat.

Zoals blijkt uit de twee voorgaande foto's is de schub van een Atlantische zalm wat ovaler van vorm dan die van een zeeforel. Duidelijk zichtbaar is het donkere deel in het midden van de schub, de zoetwaterfase. Voor zowel de Atlantische zalm als de zeeforel duurde die twee jaar. Na de zoetwaterfase liggen de ringen duidelijk verder uit elkaar als gevolg van snellere groei in de zeefase. Bij beide vissen zijn ook twee zeejaren te onderscheiden.

8.7.2 DNA-fingerprint

DNA-extractie vond plaats met chelex volgens de methode beschreven door Galvin *et al.* (1995). De daarop volgende PCR (polymerase chain reaction) werd uitgevoerd volgens Saiki *et al.* (1985, 1988). De loci die gebruikt zijn voor de screening van de monsters zijn gegeven in de tabellen 11 en 12. Voor gedetailleerde informatie over de analyse van de monsters wordt verwezen naar Dillane *et al.* (2001). Overigens zijn de resultaten van het DNA-onderzoek niet in dit rapport weergegeven.

.....
Tabel 11

Loci gebruikt voor de screening van de zeeforelmonsters.

Locus	Referentie
Ssa 197	O'Reilly <i>et al.</i> (1996)
Ssa 407	John Taggart, Institute of Aquaculture, Stirling (UK), ongepubliceerde gegevens
Ssa 408	John Taggart, Institute of Aquaculture, Stirling (UK), ongepubliceerde gegevens
Ssa 410	John Taggart, Institute of Aquaculture, Stirling (UK), ongepubliceerde gegevens
Str 15	Estoup <i>et al.</i> (1993)
Str 60	Estoup <i>et al.</i> (1993)

.....
Tabel 12

Loci gebruikt voor de screening van de Atlantische zalmmonsters.

Locus	Referentie
Ssa 85	O'Reilly <i>et al.</i> (1996)
Ssa 171	O'Reilly <i>et al.</i> (1996)
Ssa 202	O'Reilly <i>et al.</i> (1996)
Ssa 197	O'Reilly <i>et al.</i> (1996)
Ssa 408	John Taggart, Institute of Aquaculture, Stirling (UK), ongepubliceerde gegevens
Ssa 410	John Taggart, Institute of Aquaculture, Stirling (UK), ongepubliceerde gegevens

8.8 Gegevensverwerking

8.8.1 Verwerking detectiegegevens

Bij het verwerken van de waarnemingen van de detectiestations is onderscheid gemaakt tussen detecties en registraties. Onder een detectie wordt verstaan een door het detectiestation opgevangen cluster van unieke signalen dat door een transponder werd uitgezonden gedurende een transmissieperiode van 24 seconden. Blijft een vis enige tijd in de buurt van de antenne van een detectiestation dan vindt met intervallen van iets meer dan twee minuten telkens een volgende detectie plaats. Echter deze volgende signalen geven geen extra informatie over mogelijke veranderingen in de trekrichting van het betreffende dier. Om deze "ruis" in de dataset te elimineren is daarom ook het begrip "registratie" gehanteerd. Een registratie kan worden gedefinieerd als de som van alle detecties van het signaal van één transponder met een onderling tijdsverschil van drie minuten of minder. Een voorbeeld is gegeven in tabel 13.

.....
Tabel 13

Voorbeeld voor het bepalen van het aantal registraties uit de opeenvolgende detecties van zeeforel met transpondernummer 54.

Detectiestation	Detectie-datum	Detectie-tijd	Detectie	Registratie
Lek_Nieuwegein	28-01-1997	13:13	1	1
Lek_Nieuwegein	29-01-1997	1:29	2	2
Lek_Nieuwegein	29-01-1997	15:28	3	3
Lek_Nieuwegein	29-01-1997	15:30	4	
Lek_Nieuwegein	29-01-1997	15:33	5	
Lek_Nieuwegein	31-01-1997	7:34	6	4
Lek_Nieuwegein	31-01-1997	7:36	7	
Lek_Nieuwegein	1-02-1997	12:20	8	5
Lek_Nieuwegein	1-02-1997	19:00	9	6
Lek_Nieuwegein	1-02-1997	19:02	10	
Lek_Nieuwegein	2-02-1997	13:27	11	7
Lek_Nieuwegein	2-02-1997	13:29	12	
Lek_Nieuwegein	2-02-1997	13:31	13	
DeNoord_Kinderdijk	3-02-1997	21:59	14	8
BenedenMerwede_Boven Hardinxveld	5-02-1997	14:24	15	9
BenedenMerwede_Boven Hardinxveld	6-02-1997	0:47	16	10

Om te kunnen nagaan of de bovengenoemde drieminutengrens bij de clustering van detecties een juist beeld zou opleveren van de migratierichting bij het verlaten van het detectiegebied, werd voor elke gedetecteerde vis bepaald of het volgende detectiestation dat daadwerkelijk gepasseerd werd ook gepasseerd zou zijn op basis van het aantal onderscheiden registraties, waarbij aangenomen werd dat:

- Bij de eerste detectie op een detectiestation de vis afkomstig was uit de richting van de locatie waar de voorgaande waarneming had plaats gevonden (kan een detectie op een ander station zijn geweest maar ook de plek waar een vis na het merken is losgelaten).

-
- b. De zwemrichting bij elke volgende registratie tegengesteld was aan die van de vorige.

Dit bleek in 91,5% van de gevallen een overeenkomstig resultaat op te leveren. Niet overeenkomstige resultaten kwamen vooral voor bij vissen die zich enige tijd in de onmiddellijke nabijheid van een detectiestation bleven ophouden en daardoor een relatief groot aantal detecties veroorzaakten.

Omdat het bij de bewerking van de gegevens noodzakelijk was te kunnen uitgaan van de lengte van de zeeforel op het moment van de eerste detectie, is een correctie toegepast bij dieren die na meer dan een maand na het merken het zoete water binnen zwommen. De groei per zeejaar is bepaald aan de hand van de lengtetoeename van cohorten die op het IJsselmeer in de tijd konden worden gevolgd (Hartgers & Buijse 2001, Winter *et al.* 2001) en aan de hand van schubaflezings van zeeforellen die gevangen zijn in de Rijn bij Iffezheim (Roche 1992). Aangenomen werd dat:

- a. De groei van dieren die in het IJsselmeer waren gevangen gelijk was aan de groei van dieren die in de kustzone verblijven. Via de spuisluizen in de Afsluitdijk kan namelijk migratie plaatsvinden tussen zoet en zout water (eigen waarnemingen).
- b. De samenstelling en de herkomst van de zeeforellen per cohort gelijk bleven in de tijd. Dat wil zeggen dat de gevangen 0- en 1-zeejarige zeeforellen uit dezelfde populatie afkomstig waren en er tussentijds geen lengteselectieve sterfte had plaatsgevonden.

Geconcludeerd werd dat de lengtetoeename van de zeeforel in het eerste jaar van de zoutwaterfase 26 cm bedraagt (3,4 cm per maand gedurende de maanden juni t/m oktober en 1,3 cm per maand gedurende de periode november t/m mei). In het tweede en derde zoutwaterjaar bedroeg deze 14 cm (1,7 cm per maand gedurende de maanden juni t/m oktober en 0,6 cm per maand gedurende de periode november t/m mei).

8.8.2 Rekenkundige bewerkingen

De conditie van de gemerkte zeeforellen werd bepaald met de Fulton index (Anderson & Gutreuter 1983). Deze wordt berekend uit de lengte en het versgewicht volgens de vergelijking:

$$K = 100 \times (W/L^3)$$

waarin: W het versgewicht en L de lengte van de vis is.

Om tijdens een getijdencyclus de overheersende stroomrichting te kunnen bepalen op punten in het benedenrivierengebied waar twee Rijntakken bij elkaar komen (figuur 16), is gebruik gemaakt van eerder uitgevoerde berekeningen die het stroomsnelheidsverloop op deze splitsingspunten (tabel 14) laten zien bij afvoerniveaus van de Rijn bij Lobith van 800, 1.200, 1.700, 2.200, 3.000, 6.000 en 10.000 $\text{m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ (Rijkswaterstaat 1987).

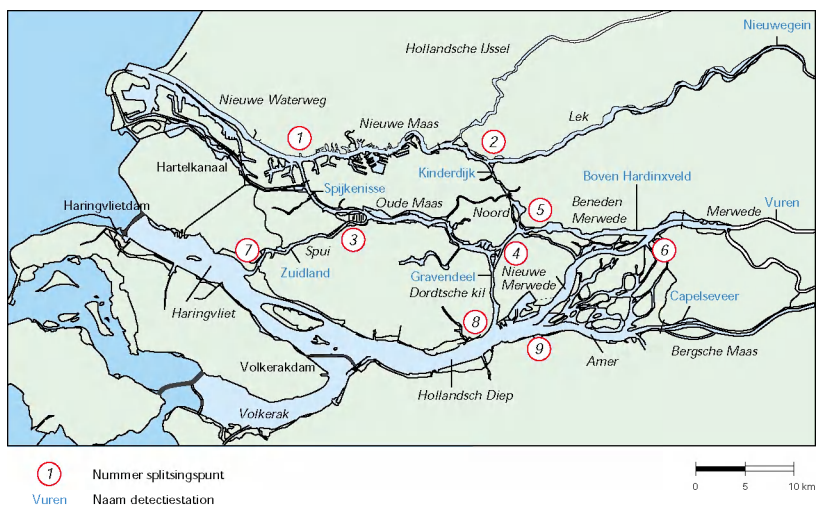
Tabel 14

Overzicht van splitsingspunten in het benedenrivierengebied waarvoor stroomsnelheidsberekeningen zijn uitgevoerd.

Nr.	Omschrijving
1	Nieuwe Waterweg / Nieuwe Maas / Oude Maas
2	Nieuwe Maas / Lek / Noord
3	Oude Maas (west) / Spui / Oude Maas (oost)
4	Oude Maas (west) / Dordtsche Kil / Oude Maas (oost)
5	Oude Maas / Noord / Beneden Merwede
6	Beneden Merwede / Nieuwe Merwede / Boven Merwede
7	Haringvliet (west) / Spui / Haringvliet (oost)
8	Hollandsch Diep (west) / Dordtsche Kil / Hollandsch Diep (oost)
9	Hollandsch Diep / Nieuwe Merwede / Amer

Figuur 16

Splitsingspunten en detectiestations in het benedenrivierengebied (voor de betekenis van de cijfers bij de splitsingspunten zie tabel 14).



De keuze voor een riviertak waarlangs de zeeforellen stroomopwaarts trokken was zichtbaar door de detecties op de detectiestations die het dichtst bij de splitsingspunten waren gelegen. Deze detecties werden gerelateerd aan afvoerclassen door aan elke detectiedatum de corresponderende Rijnafvoer bij Lobith te koppelen. Vervolgens werden per splitsingspunt voor de verschillende afvoerclassen de stroomsnelheden berekend op de beide stroomopwaartse riviertakken. Hieruit kon worden afgeleid het percentage van de tijd dat één van beide riviertakken preferent zou zijn voor de stroomopwaartse migrerende zeeforel, uitgaande van het feit dat de vis koos voor de riviertak met de hoogste stroomsnelheid. Tenslotte werd bepaald welk deel van de zeeforellen voor één van beide riviertakken had gekozen (Pakes & Breukelaar 2001). Opgemerkt moet worden dat de

detectiestations niet op de splitsingspunten lagen zodat het detectietijdstip niet gelijk was aan het tijdstip dat de vis een keuze moest maken op een splitsingspunt. Aangezien de vissen in klassen werden ingedeeld, waarvan de omvang bepaald werd door de afvoer, werd dit niet als een probleem ervaren. Het volgen van individuele vissen was immers niet aan de orde.

8.8.3 Statistische bewerkingen

Voor het aantonen van significante verschillen is, indien niet anders vermeld, de tweezijdige t-toets toegepast (Fowler *et al.* 1998). Variantie-analyses (ANOVA's) zijn uitgevoerd volgens Sokal & Rohlf (1981).

Voor de analyse van de onderlinge verwantschap tussen individuen werd de Hardy-Weinberg toets gebruikt. Deze toets, inclusief heterogeniteitstesten, werd uitgevoerd met het computerprogramma GENEPOP 3.0 (Raymond & Rousset 1995). Het C++-programma SWA (Garret Taylor, Genetics Department, Trinity College, Dublin) werd toegepast voor de berekening van de paarsgewijze afstand tussen individuele dieren gebaseerd op de hoeveelheid allelen die de dieren onderling gemeen hebben. De afstanden werden gebruikt voor de groepering van de individuele vissen in een dendrogram met behulp van het computerprogramma PHYLIP (Felsenstein 1994).

9 Resultaten

Van de 582 gemerkte zeeforellen werden gedurende het onderzoek 202 exemplaren (35%) op één of meerdere detectiestations waargenomen (bijlage 4). Daarnaast werd de intrek waargenomen van slechts zeven (9%) van de 80 gemerkte Atlantische zalmen (bijlage 5). Dit aantal waargenomen exemplaren was te gering om een indruk te kunnen krijgen van hun migratiegedrag in het zoete water. De resultaten geven sterk de indruk dat de dieren, die in de buitendelta van het Haringvliet waren gemerkt (75 exemplaren), niet de bedoeling hadden binnen te trekken. Komend vanuit het noordelijk deel van de Atlantische oceaan (Shearer 1992, Mills 1971, 1989) trekken ze het noordwestelijke deel van de Noordzee binnen om van daaruit eerst de monding van de Nieuwe Waterweg te bereiken. Verwacht mag worden dat de dieren die daar niet hun geboorterivier herkennen langs de kust verder trekken naar het zuiden. Het moeten voornamelijk deze dieren zijn geweest die in de buitendelta van het Haringvliet werden gemerkt. De resultaten van de detecties van de zeeforellen worden beschreven in de onderstaande paragrafen.

9.1 Intrek vanuit zee¹

Intrek van gemerkte zeeforel werd uitsluitend waargenomen via de (spui-) sluizen in de Afsluitdijk het IJsselmeer in; via de Nieuwe Waterweg en via de Haringvlietsluizen het Haringvliet in. Via het Noordzeekanaal trok geen enkele gemerkte zeeforel binnen. Verreweg de meeste dieren (87%) waren gemerkt in de buitendelta van het Haringvliet waardoor automatisch het accent van het onderzoek kwam te liggen op de intrek in en doortrek via het benedenrivierengebied (tabel 15). Echter relatief gezien was de intrek via de spuisluizen in de Afsluitdijk veel belangrijker. Van de dieren die gemerkt waren in de buitendelta van het Haringvliet trok 14% het zoete water binnen via de Haringvlietsluizen en 20% via de Nieuwe Waterweg. Van de dieren die in de Waddenzee waren gemerkt werd 49% ook daadwerkelijk in het zoete water gesignaleerd.

1 In deze paragraaf gaat het alleen om de eerste keer dat intrek plaats vond. Van sommige zeeforellen werd namelijk vastgesteld dat ze tijdens hun migratie door het benedenrivierengebied soms korte tijd in de kustzone verbleven. Van een gering aantal vissen werd geruime tijd (enige maanden tot ongeveer een jaar) nadat migratie naar zee was vastgesteld opnieuw intrek waargenomen. Dit wordt besproken in paragraaf 9.13.

Tabel 15

Intrek vanuit de kustwateren (gebaseerd op detecties en terugvangsten).

Naar \ Van	Haringvliet buitendelta	Monding Nieuwe Waterweg	Waddenzee omgeving Afsluitdijk
Haringvliet	70	0	1
Nieuwe Waterweg (via Noordzee)	99	3	0
IJsselmeer (via Waddenzee)	2	0	33
onbekend (via Haringvliet of Nieuwe Waterweg)	5	0	0

Ongeveer 75% van de gemerkte dieren werd binnen 30 dagen na het merken voor de eerste keer gedetecteerd op een van de detectiestations (tabel 16). Opvallend was dat het percentage van de dieren dat pas na >180 dagen binnen trok verhoudingsgewijs groter was bij de zwaardere dieren (>3 kg) dan bij de lichtere (<3 kg). Aangezien 88% van de zeeforellen in de opeenvolgende jaren vóór de tweede helft van juli was gemerkt wijst dit op een verhoogde najaarstrek van de oudere dieren (zie hoofdstuk 6). Er kon echter geen significant verband worden aangetoond tussen de lengte van de periode tussen merken en eerste detectie enerzijds en het gewicht van de vissen op het moment van het merken anderzijds.

Tabel 16

Aantal dagen tussen het merken en de eerste detectie.

1 ^e detectie na	Alle vissen		0,5 tot 1,5 kg		1,5 tot 3,0 kg		> 3,0 kg	
	Aantal	%	Aantal	%	Aantal	%	Aantal	%
1 tot 15 dagen	99	49,0	40	50,0	38	50,7	21	44,7
15 tot 30	52	25,7	22	27,5	20	26,7	10	21,3
30 tot 45	14	6,9	4	5,0	6	8,0	4	8,5
45 tot 90	14	6,9	4	5,0	6	8,0	4	8,5
90 tot 180	14	6,9	4	5,0	5	6,7	5	10,6
180 tot 360	7	3,5	4	5,0	0	0,0	3	6,4
> 360 dagen	2	1,0	2	2,5	0	0,0	0	0,0

De mediaan van het aantal dagen dat de gemerkte vissen nodig hadden om van de merklocatie naar het eerste detectiestation te zwemmen bedroeg 10 tot 20, met uitzondering van het traject Waddenzee–Kornwerderzand → IJssel–Kampen. Daar bedroeg de mediaan 85 dagen (tabel 17). Dit relatief grote aantal dagen kan niet worden toegeschreven aan het feit dat de uitwateringssluizen bij Kornwerderzand een grotere barrière vormen dan die bij Den Oever of bijvoorbeeld de Haringvlietsluizen, maar is waarschijnlijk te wijten aan het tijdstip van merken (vroeg in het jaar). In het geval dat ook de tijd tussen het merken en de passage van de uitwateringssluis kon worden gemeten (nadat de detectiestations bij Hellevoetsluis, Den Oever en Kornwerderzand waren aangelegd) lag de mediaan van het aantal dagen in dezelfde orde van grootte als die van de trajecten Waddenzee–Den Oever → IJssel–Kampen en Buitendelta Haringvliet → Haringvliet–Hellevoetsluis (waarbij de Haringvlietsluizen moesten worden gepasseerd).

Tabel 17

Aantal dagen tussen het merken op de verschillende locaties en de eerste detectie.

Merklocatie	Detectielocatie	N	Aantal dagen	
			Mediaan	Range
Waddenzee, Den Oever	IJssel-Kampen	5	11	10-36
Waddenzee, Kornwerderzand	IJsselmeer-Kornwerderzand	7	9	1-45
Waddenzee, Kornwerderzand	IJssel-Kampen	20	85	4-331
Buitendelta Haringvliet	Lek-Hagestein	13	11	6-282
Buitendelta Haringvliet	De Noord-Alblasserdam	15	15	3-78
Buitendelta Haringvliet	Dordtsche Kil-'s Gravendeel	35	16	3-328
Buitendelta Haringvliet	Haringvliet-Hellevoetsluis	11	10	2-74
Buitendelta Haringvliet	Oude Maas-Spijkenisse	61	12	1-417
Buitendelta Haringvliet	Spui-Zuidland	13	16	3-47
Buitendelta Haringvliet	Waal-Vuren	18	19	7-366
Buitendelta Haringvliet	Bergsche Maas-Capelse Veer	6	20	9-119

9.2 Stroomopwaartse trek

Op basis van het aantal detecties per maand kan worden geconcludeerd dat migratie door Nederland jaarlijks vooral plaats vond in de maanden juni/juli en oktober (tabel 18). Dat blijkt ook uit de vanggegevens (tabel 8). In deze maanden konden jaarlijks de meeste vissen worden gemerkt. Mede gezien het feit dat een belangrijk deel van de eerste registraties plaats vond binnen 30 dagen (tabel 16) lag het voor de hand dat het accent van de detecties eveneens in dezelfde periode lag.

Tabel 18

Aantal gedetecteerde zeeforellen per maand.

Maand	1997	1998	1999	2000	Totaal
januari	1	6	7	4	18
februari	2	1	2	1	6
maart	1	3	2	2	7
april	0	0	3	8	11
mei	3	4	6	7	20
juni	5	7	32	46	90
juli	18	15	32	42	107
augustus	9	2	4	11	26
september	4	2	2	8	16
oktober	3	6	10	13	32
november	5	0	6	11	22
december	3	6	10	8	27

Gedurende hun trek door het zoete water waren de zeeforellen vooral actief tijdens daglicht. Op basis van alle registraties (n=1.433) kon worden geconcludeerd dat de migratie-activiteit het grootst was tussen 09.00 en 17.00 uur (Midden Europese Tijd +1 uur) (tabel 19). Het geringste aantal registraties vond plaats in de avond en nacht tussen 21.00 uur en 04.00 uur, waarbij het verschil tussen het gemiddeld aantal registraties per uur in

beide perioden, dat ongeveer een factor twee bedroeg, significant was (t-toets, $p < 0,01$). Ook tussen het gemiddelde aantal registraties per uur in de donkerperiode (21.00 tot 04.00 uur) en de overgang tussen licht en donker (de perioden 04.00 tot 09.00 en 17.00 tot 21.00 uur) was een significant verschil (t-toets, $p < 0,01$). Echter er was geen significant verschil tussen de laatst genoemde periode en de daglichtperiode (09.00 tot 17.00 uur).

Tabel 19

Dagelijkse migratieactiviteit van de gedetecteerde zeeforellen uitgedrukt in gemiddeld aantal registraties per uur (MET + 1 uur).

Nacht periode	Aantal reg.	Overgangsperiode	Aantal reg.	Dag periode	Aantal reg.
21-22 uur	41	4-5 uur	65	9-10 uur	94
22-23	26	5-6	48	10-11	93
23-24	24	6-7	67	11-12	70
0-1	33	7-8	76	12-13	94
1-2	46	8-9	53	13-14	77
2-3	32	17-18	57	14-15	67
3-4	45	18-19	60	15-16	65
		19-20	60	16-17	75
		20-21	65		
Gemiddelde	35,3		61,2		79,4
Stand. dev.	8,9		8,2		12,5

Zeeforellen die via het IJsselmeer binnen trekken hebben nauwelijks keuze in het bepalen van de route voor stroomopwaartse migratie in vergelijking met dieren die via de Nieuwe Waterweg of het Haringvliet binnen trekken. Het enige probleem voor de zeeforellen in het IJsselmeer is het opsporen dan wel het volgen van een stromingsgradiënt om de monding van de IJssel of de Overijsselse Vecht te kunnen bereiken. In het benedenrivierengebied daarentegen zijn in het netwerk van stromende wateren verschillende optrekroutes mogelijk. Als kortste routes door het benedenrivierengebied kunnen worden aangemerkt:

- a. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal
- b. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek
- c. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal
- d. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas
- e. Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal
- f. Haringvliet → Spui → Oude Maas → Noord → Lek
- g. Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas

Uit de detecties bleek dat minder dan de helft van het aantal dieren, dat de detectiestations te Nieuwegein (Lek), Vuren (Waal) of Capelse Veer (Bergsche Maas) in stroomopwaarts richting was gepasseerd, direct gekozen had voor de kortste route. Een deel maakte ogenschijnlijk één of twee

"vergissingen" terwijl bijna de helft (44%) en ongeveer een kwart (24%) van de dieren, die respectievelijk via de Nieuwe Waterweg en het Haringvliet binnentrokken, een langere route namen (tabel 20). Intrek via de Haringvlietsluizen leverde dus aanzienlijk minder (ongeveer een factor twee) problemen op bij het kiezen van de kortste route (met al of niet het maken van een "vergissing") dan via de Nieuwe Waterweg.

Tabel 20
Routekeuze van zeeforellen in het benedenrivierengebied.

Doorlopen route richting paaigebieden	Aantal	%
Intrek via de Nieuwe Waterweg:		
a. Kortste route	35	39
b. Kortste route met één (gecorrigeerde) "vergissing"	15	17
d. Langere route dan de kortste (via omweg)	40	44
Intrek via het Haringvliet:		
a. Kortste route	26	45
b. Kortste route met één (gecorrigeerde) "vergissing"	16	28
c. Kortste route met twee (gecorrigeerde) "vergissingen"	2	3
d. Langere route dan de kortste (via omweg)	14	24

Uit de literatuur is bekend dat vergissingen tijdens de trek kunnen ontstaan door "overshooting", wat inhoudt dat een vis tijdens de paaimigratie de geboortेरивier voorbij zwemt om eventueel de verkeerde (zij)rivier op te trekken. De fout kan worden hersteld door "back tracking". Hieronder wordt verstaan het vermogen van zalmachtigen om bij de terugkeer naar de geboortेरивier een vergissing in de navigatie te herstellen (Ricker & Robertson 1935, Wickett 1958). Het herstelvermogen berust waarschijnlijk op het feit dat de vissen zich zowel richten op de stroming als op een geurspoor. In principe volgt de vis de sterkste stroming, waarbij de vis steeds op het grensvlak tussen sterke en minder sterke stroming (rheocline) zwemt. Ook probeert de vis op het grensvlak van een geurspoor te zwemmen. Wordt een geurspoor na verloop van tijd niet meer gevonden, dan zal de vis teruggaan en proberen het spoor weer op te pikken.

Vergissingen in het benedenrivierengebied ontstaan waarschijnlijk omdat de vis uitsluitend een rheocline blijft volgen met een oriëntatie op de sterkste stroming. Veranderingen in geur worden niet opgemerkt omdat het water in de verschillende Rijntakken vrijwel overal dezelfde samenstelling heeft (strikt genomen kan eigenlijk in de Rijndelta niet van "overshooting" worden gesproken omdat er geen sprake is van een keuze uit verschillende rivieren). "Back tracking" treedt vervolgens niet op omdat de vis zijn vergissing heeft opgemerkt, maar omdat er tijdens de getijdenslag in de Noordzee in sommige Rijntakken (o.a. Spui en Dordtsche Kil) tijdelijk een omkering van de stroomrichting plaats vindt (Pakes & Breukelaar 2001).

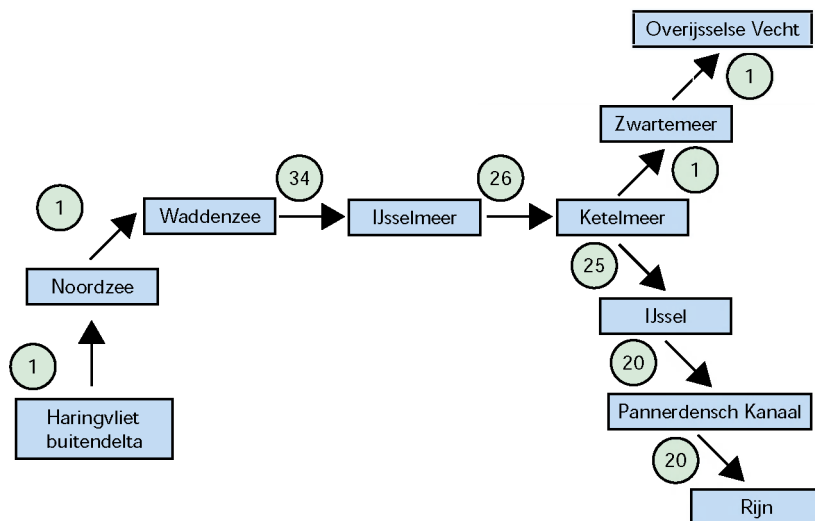
9.3 Trekroute via het IJsselmeer



Van de 70 zeeforellen die in de Waddenzee werden gemerkt (61 exemplaren bij Kornwerderzand en negen bij Den Oever) werd bij 33 exemplaren intrek via het IJsselmeer waargenomen, terwijl één exemplaar het zoete water introk via de Nieuwe Waterweg. Dit leverde een totale intrekscore op van 49% voor de dieren die gemerkt waren in de

Waddenzee. Daarnaast trok één exemplaar het IJsselmeer in dat gemerkt was in de buitendelta van het Haringvliet. De intrek van een zevental gemerkte dieren (inclusief het dier dat bij de Haringvlietdam werd gemerkt) werd uitsluitend vastgesteld op basis van de terugmelding van de transponder. Al deze dieren werden gevangen in fuiken die langs de dijken (voornamelijk de Afsluitdijk en de Houtribdijk) waren opgesteld. Voor een overzicht van de intrek van gemerkte zeeforel zie figuur 17.

Figuur 17
Intrek via de Afsluitdijk (in de cirkels het aantal dieren).



In totaal werden 20 dieren waargenomen op de Rijn bij Xanten. Daarvan konden er 17 als potentiële paaijer worden aangemerkt. Vijf dieren werden ook daadwerkelijk waargenomen in de Sieg, één van de zijrivieren van de Rijn waar paai mogelijk is. Dat een drietal dieren niet als potentiële paaijer kon worden aangemerkt komt omdat ze uitsluitend buiten de paaiperiode bovenstrooms van Xanten werden gesignaleerd. Het waren de enige dieren

waarvan ook stroomafwaartse migratie kon worden vastgesteld. Twee exemplaren zwommen dezelfde weg terug; één exemplaar zwom weer richting zee via de Waal, Beneden Merwede, Noord en Nieuwe Maas.

De ene vis die het Zwartemeer optrok deed dat in een periode dat met het Nedap Trail System® onderzoek werd uitgevoerd naar de passeerbaarheid van de stuwen in de Overijsselse Vecht voor de winde. Daardoor kon het dier o.a. worden gedetecteerd op een tijdelijk detectiestation bij de stuw van Vilsteren. In totaal heeft de vis elf maanden (van 19 juli 1999 tot 19 juni 2000) doorgebracht bovenstrooms van het detectiestation bij Genemuiden alvorens te besluiten het gebied weer te verlaten.

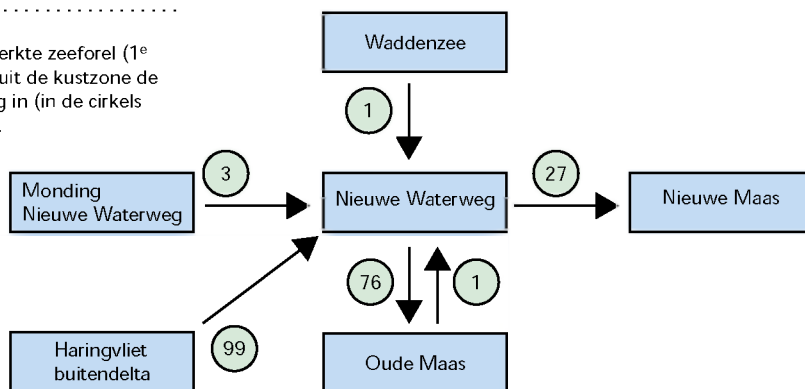
9.4 Trekroute via de Nieuwe Waterweg



Via de Nieuwe Waterweg trokken 103 zeeforellen het zoete water binnen. Eén exemplaar was gemerkt in de Waddenzee bij Kornwerderzand, drie exemplaren in de monding van de Nieuwe Waterweg en de rest (99) in de buitendelta van het Haringvliet (figuur 18). Hoewel na de opening van de Beerdam (in november 1997) in principe ook intrek mogelijk was via het Boerkanaal en Hartelkanaal,

wordt in dit rapport uitsluitend gesproken over intrek via de Nieuwe Waterweg omdat op grond van de detecties geen onderscheid mogelijk was tussen beide migratiemogelijkheden. Ook was het niet mogelijk significante veranderingen vast te stellen in het migratiepatroon vanuit de Noordzee richting Oude Maas na de opening van de Beerdam.

Figuur 18
Migratie van gemerkte zeeforel (1^e intrekpoging) vanuit de kustzone de Nieuwe Waterweg in (in de cirkels het aantal dieren).



Doortrek (criterium voor doortrek is detectie op de Lek, de Waal of de Bergsche Maas) via de Nieuwe Waterweg vond plaats door 82 dieren tijdens hun eerste intrekpoging. Daarnaast kozen nog eens 12 exemplaren voor dezelfde in- en doortrekmogelijkheden tijdens hun tweede intrek vanuit zee (alleen die dieren werden meegeteld waarvan de tweede intrek duidelijk in een andere periode viel dan de eerste). Tijdens hun doortrek werden door alle bovengenoemde dieren, die via de Nieuwe Waterweg introkken, in totaal 15 verschillende doortrekroutes gekozen (tabel 21).

Tabel 21

De doortrekroutes van zeeforellen die via de Nieuwe Waterweg waren binnen getrokken.

Route	Aantal pogingen
a. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	14
b. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Dordtsche Kil	8
c. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Noord	1
d. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal	18
e. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Bergsche Maas	1
f. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Beneden Merwede	5
g. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	11
h. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal	4
k. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	5
l. Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord → Lek	2
m. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek	12
n. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek ↓↑ Oude Maas	1
o. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek ↓↑ Noord	1
p. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal	8
q. Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Lek	3

Opvallend is het belang van de Dordtsche Kil in de stroomopwaartse trek van de zeeforel die via de Nieuwe Waterweg binnen trok. Deze Rijntak werd door bijna de helft (46%) van de gedetecteerde dieren bezocht ondanks het feit dat dit een omweg betekende op hun reis naar de paaiplaatsen.

Wanneer de zeeforellen vanuit de Noordzee via de Nieuwe Waterweg ongeveer 20 km landinwaarts zijn gezwommen staan ze voor de keuze af te slaan de Oude Maas in of door te zwemmen via de Nieuwe Maas. Ongeveer driekwart (74%) van de ingetrokken zeeforellen maakte de keus voor de Oude Maas terwijl slechts 26% koos voor de Nieuwe Maas. Nagegaan is in hoeverre de keuze zou kunnen worden bepaald door een hogere stroomsnelheid in een van beide Rijntakken bij een stroming gericht naar zee (onder invloed van het getij op de Noordzee verandert tijdens elk getij de stroomrichting gedurende enige uren, deze periode werd niet meegeteld). De detecties op de detectiestations bij Kinderdijk (Noord) en Nieuwegein (Lek) zijn gebruikt om doortrek via de Nieuwe Maas vast te stellen, terwijl het detectiestation bij Spijkenisse de doortrek via de Oude Maas registreerde. In totaal leverde dat bruikbare gegevens op van 92 vissen. Vervolgens werden de data van de eerste detectie op de genoemde stations gerelateerd aan de afvoer van de Rijn bij Lobith. Ook de overheersende stroomsnelheid in de Nieuwe Maas en de Oude Maas werd daaraan gerelateerd (tabel 22).

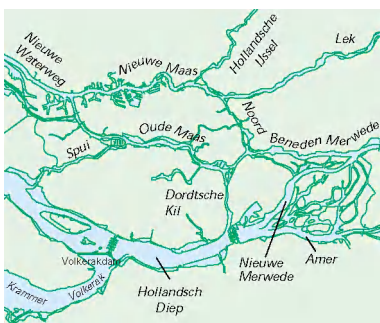
Tabel 22

Keuze van de optrekkende zeeforellen in de Nieuwe Waterweg vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met Nieuwe Maas en Oude Maas.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Nieuwe Maas	Oude Maas	Nieuwe Maas	Oude Maas
800 - 1.200	2	0	100	31	69
1.200 - 1.700	23	35	65	23	77
1.700 - 2.200	33	42	58	31	69
2.200 - 3.000	22	27	73	31	69
3.000 - 6.000	12	8	92	31	69
Gemiddeld				30	70

Bij alle afvoerniveaus waarbij zeeforellen werden gedetecteerd was de stroomsnelheid op de Oude Maas in gemiddeld 70% van de tijd hoger dan op de Nieuwe Maas, gedurende dat deel van de getijdencyclus waarbij de stroming richting zee was. Deze waarde komt goed overeen met het deel van de optrekkende zeeforellen (74%) dat voor de Oude Maas koos.

9.5 Doortrek via de Oude Maas



Wanneer de zeeforel via de Oude Maas verder wil trekken moet al na ongeveer drie km een keus worden gemaakt: doorzwemmen of afslaan het Spui in. Ongeveer 15 km verder ontmoet de vis een volgend afslagpunt, de Dordtsche Kil, en tenslotte moet na dit splitsingspunt nog eens de keus worden gemaakt tussen de Noord en de Beneden Merwede. Via de Beneden Merwede kan de vis ten-

slotte de Waal opzwemmen of via de Noord de Lek op. Vissen die gekozen hebben voor het Spui of de Dordtsche Kil kunnen via het Haringvliet en/of Hollandsch Diep verder stroomopwaarts zwemmen: via de Nieuwe Merwede, de Waal, of via de Amer de Bergsche Maas op.

Van de 76 zeeforellen die bij hun eerste intrekpoging de Oude Maas opzwommen bereikten er uiteindelijk twee de Lek (detectiestation Nieuwegein), 52 de Waal (detectiestation Vuren) en tien de Bergsche Maas (detectiestation Capelse Veer) (figuur 19). In totaal wist dus 85% van de dieren die via de Oude Maas verder trok het netwerk van wateren in het benedenrivierengebied door te trekken richting paaigebieden. Een relatief klein deel (26 exemplaren) overbrugden de afstand naar een van deze drie riviertrajecten via de kortste route, de rest volgde niet de kortste route of moest corrigeren voor "overshooting".

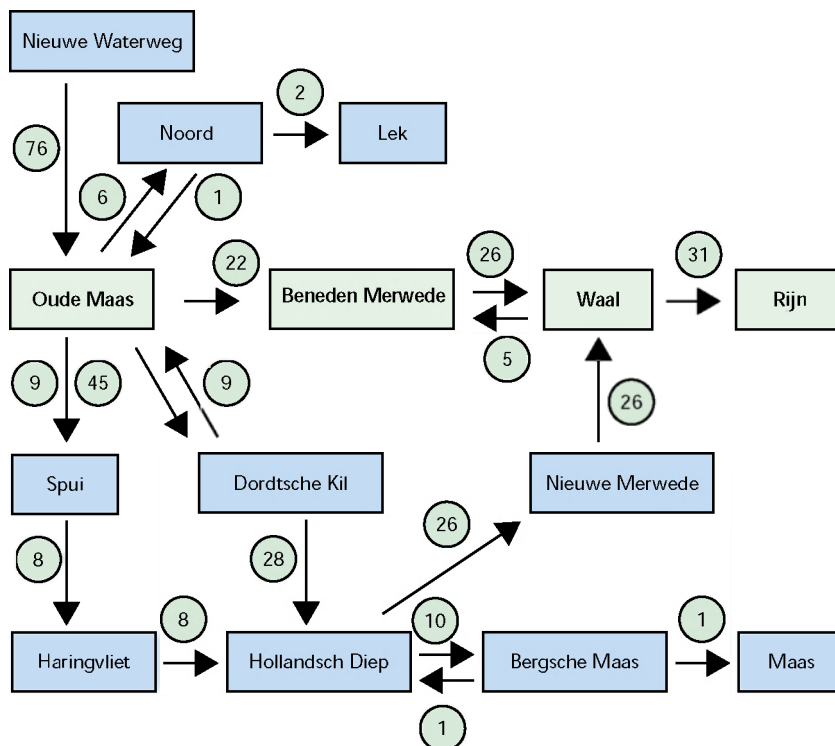
Om te kunnen aangeven of op een splitsingspunt een verband kan worden verondersteld tussen de keuze van de zeeforel voor een bepaald riviertraject en de overheersende stroomsnelheid in een van beide stroomopwaartse trajecten is dezelfde exercitie uitgevoerd als beschreven in paragraaf 9.4.

Voor het splitsingspunt met het Spui werden de detecties gebruikt van de detectiestations bij Zuidland (Spui), 's Gravendeel (Dordtsche Kil), Boven Hardinxveld (Beneden Merwede) en Kinderdijk (Noord). De gegevens van het eerstgenoemde station gaven de keuze aan voor het Spui, die van de drie overige voor verdere doortrek via de Oude Maas. In totaal konden de gegevens van 70 vissen worden gebruikt. Hiervan trokken 58 exemplaren (83%) verder de Oude Maas op, terwijl 12 exemplaren (17%) voor het Spui kozen (sommigen bij de 2^e intrekpoging). Bij een afvoer van de Rijn tot $3.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ was de verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden vrijwel omgekeerd aan die van de overheersende stroomsnelheid (tabel 23). Alleen in de afvoerklasse $3.000 - 6.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ kwam de keuze van de optrekkende zeeforel redelijk overeen met de overheersende stroomrichting. Waarom de optrekkende vis een duidelijke voorkeur had voor verdere doortrek via de Oude Maas is niet duidelijk.

Een mogelijke verklaring kan zijn dat het Spui in een buitenbocht van de Oude Maas uitmondt. In een buitenbocht is de stroomsnelheid altijd groter dan in een binnenbocht. Wanneer de vis bewust voor de binnenbocht kiest ter vermijding van hogere stroomsnelheden, dan kan de afslag richting Spui worden gemist.

Figuur 19

Migratie van gemerkte zeeforel (1^e intrekpoging) via de Oude Maas (in groen de kortste route, in de cirkels het aantal dieren).



Tabel 23

Keuze van de optrekkende zeeforellen in de Oude Maas vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met het Spui.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Spui	Oude Maas (oost)	Spui	Oude Maas (oost)
800 - 1.200	2	50	50	65	35
1.200 - 1.700	17	6	94	65	35
1.700 - 2.200	22	23	77	54	46
2.200 - 3.000	17	29	71	65	35
3.000 - 6.000	12	0	100	15	85
Gemiddeld				53	47

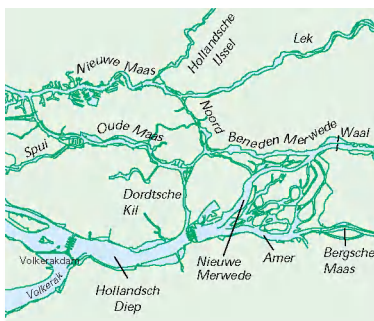
Voor het splitsingspunt met de Dordtsche Kil werden de detecties gebruikt van de detectiestations bij 's Gravendeel (Dordtsche Kil) voor de signalering van de optrek via de Dordtsche Kil, en die van Boven Hardinxveld (Beneden Merwede) en Kinderdijk (Noord) voor de signalering van de doortrek via de Oude Maas. Van 51 vissen konden de detectiegegevens worden gebruikt. Hiervan trokken 34 exemplaren (67%) de Dordtsche Kil in, terwijl 17 exemplaren (33%) verder de Oude Maas optrokken. De verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden kwam, bij een afvoer van de Rijn tot $3.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$, redelijk overeen met die van de overheersende stroomsnelheid in beide stroomopwaartse trajecten (tabel 24). Opvallend was echter wel dat bij een afvoerklasse van $3.000 - 6.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$, met een groot deel van de tijd overheersende stroomsnelheid in het bovenstroomse deel van de Oude Maas, op één na alle dieren kozen voor de Dordtsche Kil.

Tabel 24

Keuze van de optrekkende zeeforellen in de Oude Maas vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met de Dordtsche Kil.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Dordtsche Kil	Oude Maas (oost)	Dordtsche Kil	Oude Maas (oost)
800 - 1.200	1			69	31
1.200 - 1.700	15	73	27	69	31
1.700 - 2.200	12	33	67	62	38
2.200 - 3.000	11	64	36	62	38
3.000 - 6.000	12	92	8	4	96
Gemiddeld				53	47

9.6 Doortrek via de Nieuwe Maas



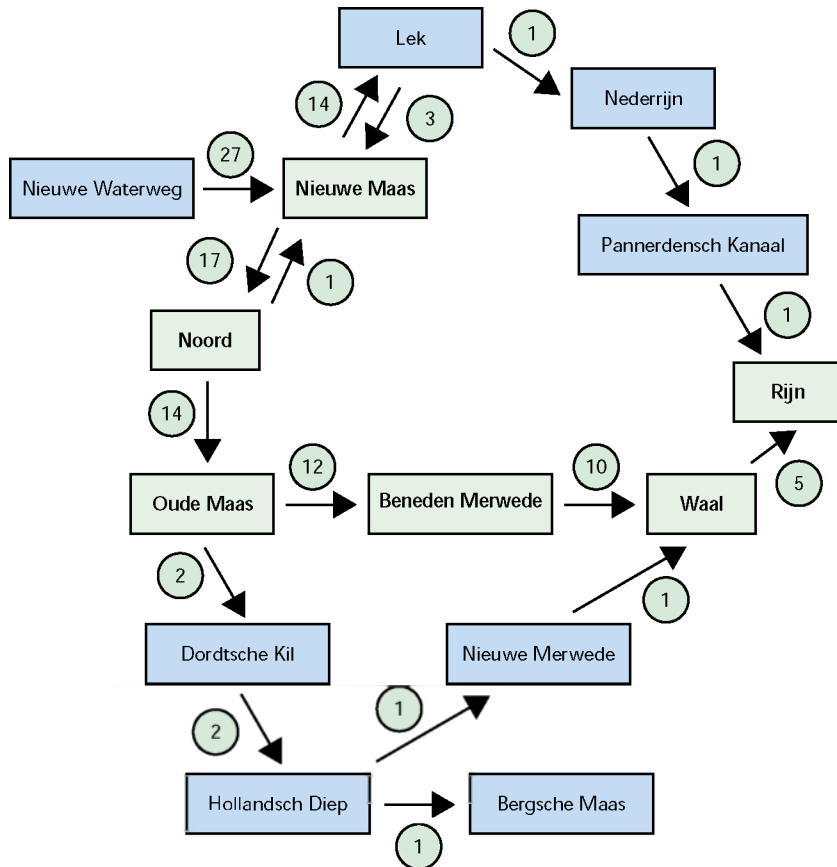
Van de 27 zeeforellen die vanuit de Nieuwe Waterweg de Nieuwe Maas opzwommen maakten 17 exemplaren (bij hun eerste optrekkpoging) op het splitsingspunt Nieuwe Maas-Lek-Noord in eerste instantie de keus voor de Noord en 14 exemplaren voor de Lek. Wat betreft de laatstgenoemde keuze kan worden opgemerkt dat de stuwen in de Nederrijn/Lek een nagenoeg

onneembare barrière vormen voor de zeeforel. Slechts één gemerkt exemplaar wist dit traject te benutten voor verder stroomopwaartse migratie. Drie exemplaren die aanvankelijk voor de Lek kozen lieten zich na verloop van tijd de rivier weer afzakken om vervolgens via de Noord verder te

zwemmen (figuur 20). De "wachtijd" benedenstrooms van de stuw van Hagestein berekend uit de detecties op het station Nieuwegein varieerde van 0,2 tot 342 dagen (mediaan 55 dagen; n=14). Een exemplaar koos eerst voor de Noord maar zwom vervolgens toch de Lek op. Tien zeeforellen wisten via de kortste route de Waal te bereiken, één exemplaar de Bergsche Maas en één exemplaar de Rijn. In totaal wist 89% van de zeeforellen, die vanuit de Nieuwe Waterweg via Nieuwe Maas verder trokken, de tocht door het benedenrivierengebied te volbrengen en één van de riviertrajecten (Lek, Waal of Bergsche Maas) te bereiken van waaruit potentiële doortrek richting paaigebieden mogelijk was.

.....
Figuur 20

Migratie van gemerkte zeeforel (1^o intrekpoging) via de Nieuwe Maas (in groen de kortste route, in de cirkels het aantal dieren).



Om te kunnen aangeven of op het splitsingspunt met de Noord en de Lek een verband kan worden verondersteld tussen de keuze van de zeeforel voor een bepaald riviertraject en de overheersende stroomsnelheid in een

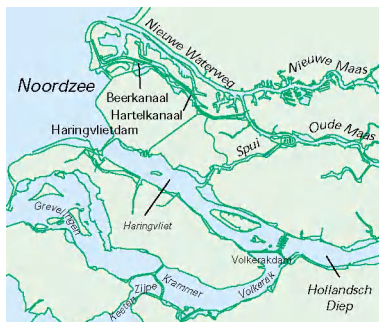
van beide stroomopwaartse trajecten is dezelfde exercitie uitgevoerd als beschreven in paragraaf 9.4. Gebruikt werden de detecties van detectiestations bij Nieuwegein (Lek) voor de signalering van de optrek via de Lek en die van Kinderdijk (Noord) voor de signalering van de doortrek via de Noord. Van slechts 29 vissen waren de detectiegegevens bruikbaar. Hiervan trokken 17 exemplaren (59%) de Noord op, terwijl 12 exemplaren (41%) kozen voor de Lek. Globaal kwam de verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden goed overeen met die van de overheersende stroomsnelheid in beide stroomopwaartse trajecten (tabel 25). Dit wijst er op dat de overheersende stroomsnelheid in een van beide riviertrajecten bovenstrooms van het splitsingspunt bepalend is voor de keuze van de migratierichting. Het aantal waarnemingen was echter te gering om een duidelijke conclusie te kunnen trekken.

Tabel 25

Keuze van de optrekkende zeeforellen in de Nieuwe Maas vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met de Lek en de Noord.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Lek	Noord	Lek	Noord
1.200 - 1.700	11	27	73	27	73
1.700 - 2.200	8	50	50	35	65
2.200 - 3.000	8	50	50	35	65
3.000 - 6.000	2	50	50	100	0
Gemiddeld				49	51

9.7 Intrek via de Haringvlietsluizen



Ondanks dat de Haringvlietsluizen een barrière vormen voor de trek van anadrome vissen richting het zoete water, zagen toch tenminste 70 (14%) van de 505 zeeforellen, die in de buitendelta van het Haringvliet waren gemerkt, kans deze barrière te nemen (figuur 21). Intrek via de spuisluisen is mogelijk wanneer de stroomsnelheid in het kunstwerk nog relatief laag is. Dat is het geval aan

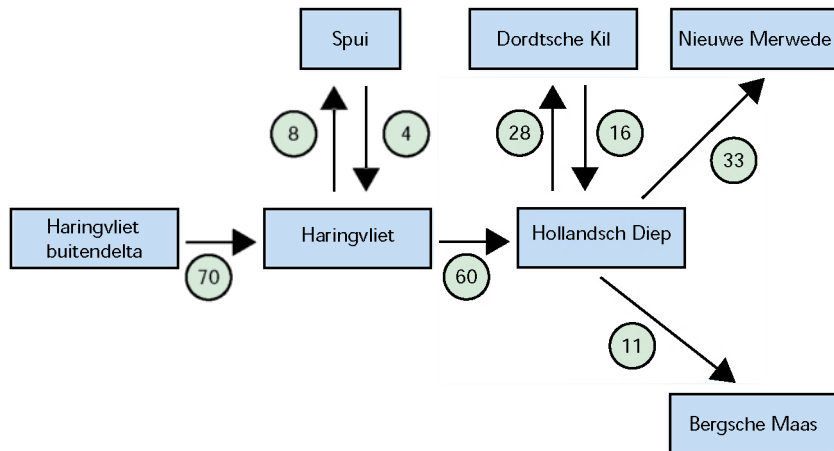
het begin en het einde van een spuiperiode gedurende een getijdencyclus. Berekend is dat in de eerste 20 en de laatste 15 minuten van een spuiperiode de stroomsnelheid in de spuisluisen kleiner is dan $2 \text{ m}\cdot\text{sec}^{-1}$ (Kemper 1997). Bij een dergelijke stroomsnelheid moeten zeeforellen vanaf een lengte van ongeveer 40 cm in staat worden geacht een traject van 60 m (de lengte van een spuisluis) te overwinnen (Colavecchia 1998). Is een schuif slechts gedeeltelijk geopend dan is de lengte van het traject met

hoge stroomsnelheid sterk afgenomen. Bedraagt deze slechts enkele meters dan kan de vis een stroomsnelheid overwinnen van ongeveer 9 maal de lichaamslengte (Videler 1993). Een zeeforel met bijvoorbeeld een lengte van 50 cm moet onder dergelijke omstandigheden dus kans zien het kunstwerk te passeren bij een stroomsnelheid van maximaal $4,5 \text{ m}\cdot\text{sec}^{-1}$. Geconcludeerd moet worden dat het spui-beheer van invloed is op de intrek-mogelijkheden voor de vis.

Naast de spuisluizen zijn in het sluisencomplex zes vissluizen en vijf zoutriolen aanwezig waardoor eveneens intrek zou kunnen plaats vinden. Echter onbekend is hoe deze vissluizen (die elk half uur automatisch "schutten") en eventueel ook de zoutriolen in de praktijk als zodanig functioneren. Met name in perioden met lage rivierafvoer, wanneer geen spui plaats vindt via de sluisen, zou intrek via de vissluizen en zoutriolen kunnen plaats vinden omdat dan hun lokkende werking optimaal wordt verondersteld.

.....
Figuur 21

Intrek van gemerkte zeeforellen (1^e intrekpoging) via de Haringvlietsluizen (in de cirkels het aantal dieren).



Spui via de Haringvlietsluizen vindt plaats bij een Rijnafvoer vanaf $1.100 \text{ m}^3\cdot\text{sec}^{-1}$ (Anon. 1985). Tussen 1.100 en $1.700 \text{ m}^3\cdot\text{sec}^{-1}$ bedraagt de spui-opening 25 m^2 , daarboven neemt de opening toe met een toename van de afvoer (figuur 7). Aangezien perioden waarin geen spui plaats vindt relatief klein zijn in vergelijking met de gemiddelde periode die ligt tussen het merken en de eerste registratie in het zoete water, was het niet mogelijk vast te stellen of binnen trekkende zeeforellen gebruik wisten te maken van de vissluizen of de zoutriolen.

de Bergsche Maas wisten te bereiken. Omdat de Maas gestuwd is en doortrek vrijwel uitsluitend plaats vond in perioden dat de stuwen in bedrijf waren, mag verwacht worden dat ter hoogte van het splitsingspunt Hollandsch Diep-Nieuwe Merwede-Amer nauwelijks een lokstroom vanuit de Maas merkbaar was.

Evenals bij de doortrek via de Nieuwe Waterweg (tabel 21) bleek de Dordtsche Kil een belangrijke schakel te vormen in de trekroute van de gemerkte zeeforellen richting Bergsche Maas, Waal of Lek. Ongeacht het riviertraject waarin ze uiteindelijk terecht kwamen bleek bijna de helft (45%) van de dieren de Dordtsche Kil te hebben bezocht; hetzij vanwege "overshooting" dan wel omdat ze na te zijn gelokt besloten door te zwemmen.

Eenmaal op het Haringvliet aangekomen en de noordoever volgend verder het binnenland in moet de vis al op 13 km afstand van de Haringvlietsluizen, afhankelijk van de Rijnafoer en het getijde op de Noordzee, een eventueel lokkende werking kunnen voelen van het Spui. Ongeveer 31 km verder, wanneer de vis is doorgezwommen naar het Hollandsch Diep, kan de lokkende werking van de Dordtsche Kil worden gevoeld. Als niet voor deze twee afslagen werd gekozen en de vis verder stroomopwaarts migreert ligt het volgende keuzepunt in het oostelijk deel van het Hollandsch Diep waar dan gekozen moet worden tussen de Nieuwe Merwede en de Bergsche Maas.

Voor een mogelijk verband tussen de keuze van de zeeforel voor een bepaald riviertraject en de overheersende stroomsnelheid in een van beide stroomopwaartse trajecten is opnieuw dezelfde exercitie uitgevoerd als beschreven in paragraaf 9.4. Bij het splitsingspunt met het Spui werden de detecties gebruikt van de detectiestations bij Zuidland (Spui) voor de signalering van de optrek via het Spui. Detecties op de detectiestations 's Gravendeel (Dordtsche Kil), Vuren (Waal) en Capelse Veer (Bergsche Maas) voor de signalering van de verdere doortrek via het Haringvliet. Van 88 vissen konden de detectiegegevens worden gebruikt. Hiervan trokken 62 exemplaren (79%) verder het Haringvliet en 16 exemplaren (21%) het Spui op, eventueel bij een tweede intrekpoging. De verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden kwam niet overeen met die van de overheersende stroomsnelheid in beide stroomopwaartse trajecten (tabel 27). Dit moet voornamelijk te wijten zijn aan het verschil in breedte tussen beide wateren. Aangezien het Haringvliet op het splitsingspunt ongeveer een factor zes breder is dan het Spui ligt het voor de hand dat de lokstroom vanuit het Spui door veel vissen wordt gemist wanneer deze via de zuidoever van het Haringvliet optrekken.

Tabel 27

Keuze van de optrekkende zeeforellen in het Haringvliet vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met het Spui.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Spui	Haringvliet (oost)	Spui	Haringvliet (oost)
800 - 1.200	1			62	38
1.200 - 1.700	9	11	89	73	27
1.700 - 2.200	29	17	83	65	35
2.200 - 3.000	26	23	77	62	38
3.000 - 6.000	13	31	69	23	77
Gemiddeld				57	43

Bij het splitsingspunt Hollandsch Diep/Dordtsche Kil werden de detecties gebruikt van het detectiestation 's Gravendeel (Dordtsche Kil) voor de signalering van de optrek via de Dordtsche Kil. Detecties op de detectiestations te Vuren (Waal), Boven Hardinxveld (Boven Merwede) en Capelse Veer (Bergsche Maas) voor de signalering van de verdere doortrek (via het Hollandsch Diep). Van 65 vissen konden de detectiegegevens worden gebruikt. Hiervan trokken 38 exemplaren (58%) de Dordtsche Kil op, terwijl 27 exemplaren (42%) doorzwommen via het Hollandsch Diep. De verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden kwam redelijk overeen met die van de overheersende stroomsnelheid in beide stroomopwaartse trajecten (tabel 28). Dit in tegenstelling met het splitsingspunt Haringvliet/Spui. Blijkbaar speelt het verschil in breedte tussen beide wateren nauwelijks een rol ook al is het Hollandsch Diep ter hoogte van het splitsingspunt ongeveer drie keer zo breed als de Dordtsche Kil. Een verklaring is dat de overheersende stroomsnelheid, die vanuit de Nieuwe Merwede komt, vooral langs de noordoever zal lopen en al voor het splitsingspunt Hollandsch Diep/Dordtsche Kil wordt opgemerkt.

Tabel 28

Keuze van de optrekkende zeeforellen in het Hollandsch Diep vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met de Dordtsche Kil.

Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Dordtsche Kil	Hollandsch Diep (oost)	Dordtsche Kil	Hollandsch Diep (oost)
800 - 1.200	4	25	75	62	38
1.200 - 1.700	8	63	38	69	31
1.700 - 2.200	24	54	46	69	31
2.200 - 3.000	20	65	35	62	38
3.000 - 6.000	9	67	33	65	35
Gemiddeld				65	35

Voor het splitsingspunt Hollandsch Diep/Amer/Nieuwe Merwede tenslotte werden detecties gebruikt van de detectiestations bij Zuidland (Spui) voor de signalering van de optrek via het Spui. Detecties op de detectiestations Vuren (Waal) en Boven Hardinxveld (Boven Merwede), voor de optrek via de Nieuwe Merwede, en Capelse Veer (Bergsche Maas) voor de optrek via de Amer. Van 33 vissen konden de detectiegegevens worden gebruikt. Hiervan trokken 17 exemplaren (52%) de Nieuwe Merwede en 16 exemplaren (48%) de Amer op. De verhouding van de keuze tussen de beide doortrekmogelijkheden kwam in het geheel niet overeen met die van de overheersende stroomsnelheid in beide stroomopwaartse trajecten (tabel 29). Als de vis zich had georiënteerd op de overheersende stroomsnelheid hadden er naar verhouding veel meer de Nieuwe Merwede op moeten trekken. Genetisch bepaalde voorkeuren lijken de meest verklaarbare reden (zie ook paragraaf 10.4).

Tabel 29

Keuze van de optrekkende zeeforellen in het Hollandsch Diep vergeleken met de overheersende stroomsnelheid op het splitsingspunt met de Nieuwe Merwede en de Amer.

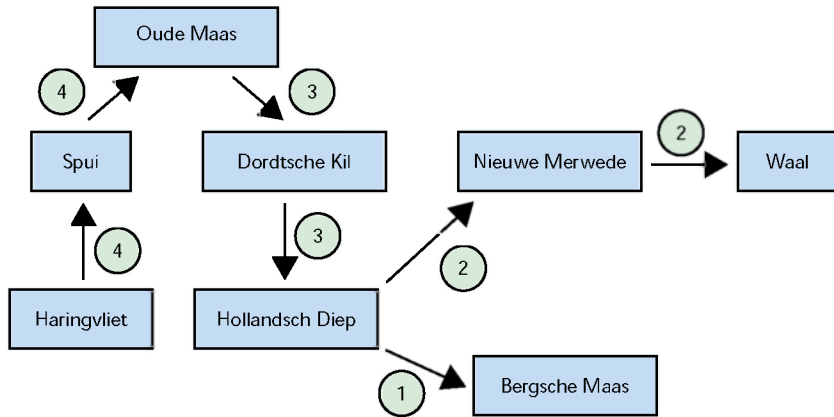
Afvoerklasse	Aantal vissen	Trek (%) naar		Overheersende stroomsnelheid in % van de tijd	
		Nieuwe Merwede	Amer	Nieuwe Merwede	Amer
1.200 - 1.700	3	33	67	88	12
1.700 - 2.200	18	50	50	92	8
2.200 - 3.000	9	44	44	100	0
3.000 - 6.000	3	100	0	100	0
Gemiddeld				95	5

9.8 Doortrek vanuit het Haringvliet via het Spui

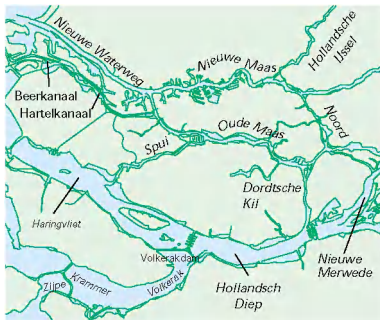


Slechts een viertal vissen trok vanuit het Haringvliet verder via het Spui (figuur 22) en een zelfde aantal vertoonde "overshoot" gedrag op dit water bij hun landinwaartse trek (figuur 21). Twee exemplaren wisten via de Oude Maas en Dordtsche Kil de Waal te bereiken, één exemplaar via dezelfde weg de Bergsche Maas.

Figuur 22
 Migratie van gemerkte zeeforel (1^e intrekpoging) vanuit het Haringvliet via het Spui (in de cirkels het aantal dieren).

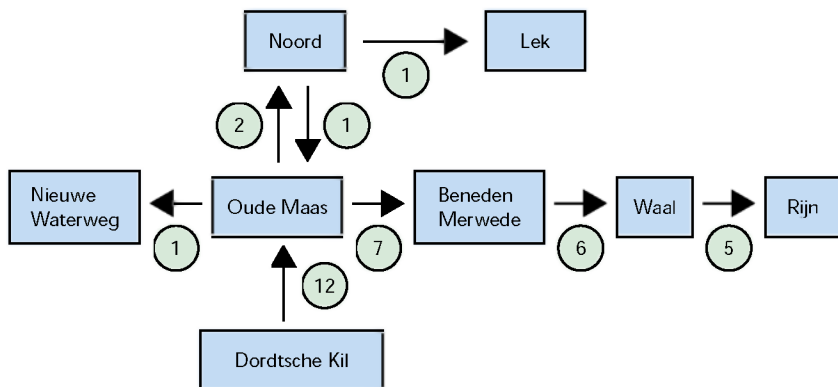


9.9 Doortrek vanuit het Haringvliet via de Dordtsche Kil

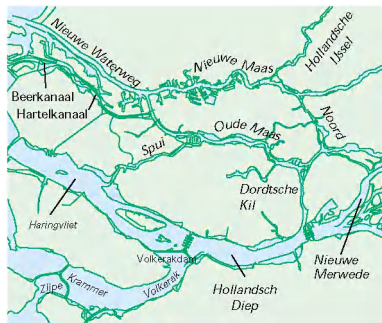


Een relatief grote groep (bijna de helft van de zeeforellen die voorbij de monding van het Spui getrokken waren) trok vanuit het Haringvliet de Dordtsche Kil op. Bij 16 dieren kon gesproken worden van "overshoot" gedrag, terwijl 12 dieren verder trokken. Hiervan bereikten uiteindelijk zes dieren de Waal en één de Lek (figuur 23).

Figuur 23
 Migratie van gemerkte zeeforel (1^e intrekpoging) vanuit het Haringvliet via de Dordtsche Kil (in de cirkels het aantal dieren).



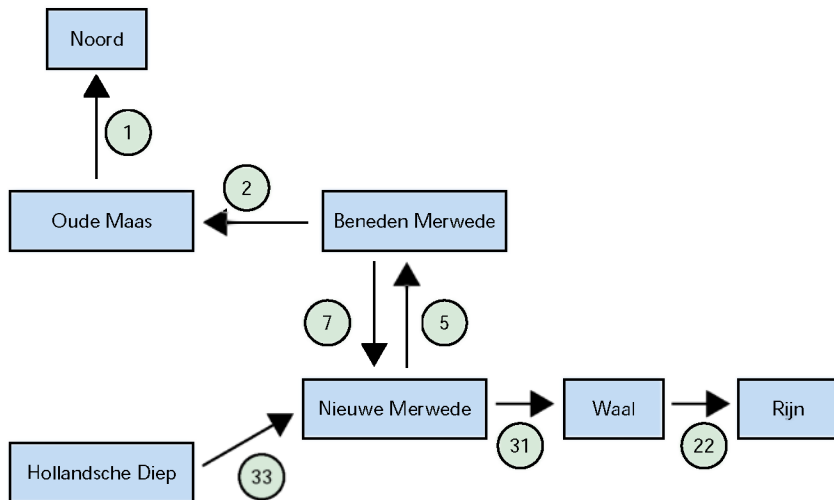
9.10 Doortrek vanuit het Haringvliet via het Hollandsch Diep en de Nieuwe Merwede



Van de 33 zeeforellen die vanuit het Hollandsch Diep de Nieuwe Merwede optrokken bereikten er 31 de Waal, zij het dat een vijftal exemplaren "overshoot" gedrag vertoonde bij de Beneden Merwede (figuur 24). Uiteindelijk werden 22 dieren (31% van het aantal ingetrokken dieren via de Haringvlietsluizen) gedetecteerd op het detectiestation bij Xanten (Rijn).

Figuur 24

Migratie van gemerkte zeeforel (1^e intrekpoging) vanuit het Haringvliet via het Hollandsch Diep en de Nieuwe Merwede (in de cirkels het aantal dieren).



9.11 Stroomafwaartse migratie

Nagegaan is in hoeverre bij de stroomafwaartse migratie dezelfde route werd gevolgd als bij de stroomopwaartse trek. Hierbij werd onderscheid gemaakt tussen dieren die:

- Niet verder waren binnen getrokken dan het benedenrivierengebied en dus niet stroomopwaarts van Kampen (IJssel), Nieuwegein (Lek), Vuren (Waal) of Capelse Veer (Maas) waren geregistreerd.
- Verder dan het benedenrivierengebied waren opgetrokken.

In totaal kon 71 maal stroomafwaartse migratie worden vastgesteld waarbij in 23 gevallen (32%) de route in beide richtingen gelijk was (tabel 30). Van een zevental dieren werd tweemaal stroomop- en afwaartse trek vastgesteld. Slechts één daarvan nam in beide gevallen dezelfde route (de Lek op).

Dieren die via de kortste weg de Lek optrokken tot voorbij het detectiestation bij Nieuwegein om vervolgens weer terug te keren naar zee, omdat ze de stuw bij Hagestein niet konden passeren, deden dat in het algemeen weer via dezelfde weg. Bij dieren die met een soortgelijke situatie werden geconfronteerd in de Maas was dat echter veel minder het geval. Er vanuit gaande dat de dieren zich bij hun stroomafwaartse trek bewust richtten op de stroomrichting behoeven de dieren afkomstig uit de Maas niet per se via het Hollandsch Diep en Haringvliet richting zee te zwemmen. Ze kunnen ook via de Dordtsche Kil en Oude Maas of via het Spui en Oude Maas omdat in deze Rijntakken (en verder stroomafwaarts) tijdens een getijden-cyclus op de Noordzee de stroomrichting gedurende een bepaalde periode omkeert. Stroomafwaartse migratie vanuit de Maas via deze routes werd dan ook bij een aantal dieren vastgesteld. Opvallend was dat van de vijf dieren die vanaf het detectiestation bij Xanten dezelfde weg terug namen er drie via de IJssel migreerden.

Tabel 30

Stroomafwaartse migratie vanaf het meest stroomopwaarts gelegen detectiestation in het benedenrivierengebied (A) en verder stroomopwaarts gelegen stations (B).

Vanaf	Aantal stroomafwaartse trekkende zeeforellen	
	route via dezelfde weg als stroomopwaarts	route via andere weg als stroomopwaarts
A		
Kampen (IJssel)	1	
Nieuwegein (Lek)	5	1
Vuren (Waal) en Boven Hardinxveld (Beneden Merwede)	1	16
Capelse Veer (Bergsche Maas)	5	10
's Gravendeel (Dordtsche Kil)	4	6
Kinderdijk (Noord)		3
B		
Xanten (Rijn)	5	11
Stevensweert (Grensmaas)	2	1

9.12 Terugmeldingen

Gedurende het onderzoek werden 121 vissen (21% van het aantal gemerkte dieren) terug gemeld of kon transponder op een andere wijze worden achterhaald; 24 exemplaren werden eerst gedetecteerd alvorens te worden terug gevangen. Van 3 exemplaren kon geen opgave worden verkregen van de vanglocatie; terwijl van één van deze exemplaren ook de vangdatum onbekend was. Daarnaast werd in vier gevallen de transponder niet terug gemeld maar met behulp van draagbare detectie-apparatuur gelokaliseerd

in respectievelijk de buitenhaven van Stellendam (2 exemplaren) en aan de zeezijde van de Haringvlietsluizen (2 exemplaren). Het grootste deel van de terugmeldingen vond plaats binnen 60 dagen na het merken (tabel 31).

Aangezien 87% van de zeeforellen gemerkt werd in de buitendelta van het Haringvliet kwam uit dat gebied bijna de helft (46%) van de terugmeldingen. Dit relatief grote aantal terugmeldingen uit dit gebied was het gevolg van het feit dat:

- a. De bevissingsdruk hoog was.
- b. De zeeforellen waarschijnlijk enige tijd in de buitendelta bleven rondzwemmen omdat ze de Haringvlietsluizen niet konden passeren. De meeste dieren (58% van het aantal terugmeldingen) werden binnen twee maanden na het merken terug gemeld, waarvan 88% binnen een straal van 25 km van de plaats waar ze na het merken weer waren losgelaten.

.....
Tabel 31
 Tijdsduur tussen het merken en het terug vangen.

Aantal dagen tussen merken en terug melding transponder	Aantal dieren
< 30	46
30 - 60	22
60 - 120	16
120 - 240	22
> 240	11

Gerekend over de totale onderzoeksduur werd van het aantal terug gemelde zeeforellen 80% binnen een straal van 25 km van de uitzetlocatie (tabel 32) terug gevangen. Van de zeeforellen die buiten die straal werden terug gemeld bleken 14 dieren (12% van het aantal terug gemelde zeeforellen) te zijn gevangen in de Nederlandse binnenwateren en eenzelfde aantal in het Duitse deel van het Rijnstroomgebied (tabel 33). Daarnaast werden ook dieren terug gemeld uit het Duitse deel van de Waddenzee, Frankrijk (omgeving van Dieppe en uit de Seine) en de zuidpunt van Noorwegen (tabel 33).

.....
Tabel 32
 Afstand tussen de uitzet- en terugvanglocatie van de terug gemelde zeeforellen.

Afstand (km)	Aantal
< 25	80
25 - 50	5
50 - 100	2
> 100	28

Tabel 33

Terugmeldingen buiten een straal van > 25 km rondom de uitzetlocatie (zie ook figuur 25).

Gebied	Aantal
Lek, traject Vianen - Hagestein (stuw)	2
Calandkanaal	1
Hollandsch Diep	1
Waal	2
Hoofdstroom Rijn (BRD), kmr. 850 - 600	5
Hoofdstroom Rijn (BRD), kmr. 600 - 330	3
Stroomgebied Wupper (BRD)	1
Stroomgebied Sieg (BRD)	2
Stroomgebied Lahn (BRD)	1
Stroomgebied Murg (BRD)	1
Bergsche Maas, benedenstrooms Lith (stuw)	3
Grensmaas	1
Stroomgebied Seine (F)	1
Omgeving Dieppe (F)	3
IJsselmeer	4
Waddenzee (BRD)	1
Noordzee	2
Noorse kust	1

Figuur 25

Buitenlandse locaties waarvan gemerkte zeeforellen zijn terug gemeld.



Een klein deel van de terug gevangen vissen (22 stuks) kon weer worden terug gezet omdat ze:

- In de buitendelta van het Haringvliet werden gevangen tijdens merkacties (15 stuks).
- In de Waddenzee werden gevangen, eveneens tijdens merkacties (2 stuks).
- In de Bergsche Maas (benedenstrooms van de stuw van Lith) eveneens tijdens een merkactie werden gevangen (3 stuks).

- d. In de Rijn (benedenstrooms van de stuw van Iffezheim) werden gevangen (electrovisserij) voor onderzoekdoeleinden (1 stuks).
- e. In het stroomgebied van de Sieg werden gevangen (electrovisserij) om ze te kunnen afstrijken (2 stuks).

Slechts vijf van deze vissen werden daarna gedetecteerd op één of meerdere detectiestations. Het betrof twee vissen afkomstig uit de buitendelta van het Haringvliet, één exemplaar uit de Waddenzee, één exemplaar uit het stroomgebied van de Sieg en één exemplaar uit de Bergsche Maas (de laatste twee tijdens de stroomafwaartse migratie). Het tweede exemplaar uit het stroomgebied van de Sieg werd overigens opnieuw gevangen in de Rijn, eveneens tijdens de stroomafwaartse migratie (in de tabellen 31 en 33 is uitsluitend de eerste terugvangst opgenomen).

Naast de groep van zeeforellen die werd terug gemeld was er ook een groep waarvan uit de detecties bleek dat ze over een bepaalde afstand waren binnen getrokken, echter zonder dat verdere doortrek of stroomafwaartse trek kon worden vastgesteld (tabel 34). Geconcludeerd moet worden dat deze dieren tijdens hun migratie in het zoete water zijn doodgegaan of dat ze werden gevangen zonder dat daarvan melding werd gemaakt. Het betrof 64% van de gedetecteerde dieren. Wordt een onderverdeling gemaakt tussen Rijn en Maas dan bleek dat van de dieren die het detectiestation:

- a. Xanten (Rijn) in stroomopwaartse richting passeerden (n=93) er 74% daarna niet meer werd gedetecteerd.
- b. Capelse Veer (Bergsche Maas) in stroomopwaartse richting passeerden (n=27) er 56% eveneens daarna niet meer werd gedetecteerd.

Slechts een relatief klein deel van deze vissen werd terug gemeld nadat ze waren gevangen (tabel 33).

.....
Tabel 34

Zeeforellen waarvan uitsluitend op grond van de detecties geconcludeerd werd dat de migratie abrupt werd afgebroken of waarvan geen (verdere) stroomafwaartse migratie kon worden vastgesteld.

Laatst gepasseerde detectiestation	Migratierichting	
	Stroomopwaarts	Stroomafwaarts
Kornwerderzand (IJsselmeer)	1	
Kampen (IJssel)	4	
Genemuïden (Zwartewater)		1
Nieuwegein (Lek)	5	
Kinderdijk (Noord)	2	
Boven Hardinxveld (Beneden Merwede)		3
Spijkenisse (Oude Maas)	1	
's Gravendeel (Dordtsche Kil)	5	
Hellevoetsluis (Haringvliet)	5	
Vuren (Waal)	23	
Xanten (Rijn)	59	8
Capelse Veer (Bergsche Maas)	8	
Stevensweert (Grensmaas)	3	
St. Odiliënberg (Roer)	1	

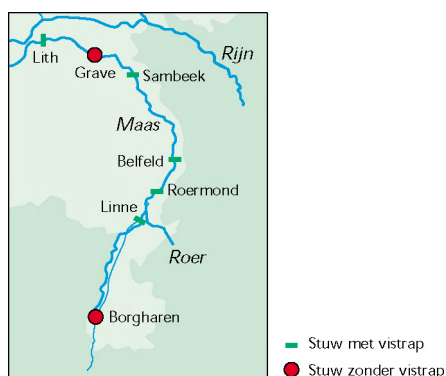
9.13 Bijzondere waarnemingen

Hoewel bekend is dat zeeforellen meerdere jaren achtereen aan de paai kunnen deelnemen werd van slechts zes vissen (1% van het aantal gemerkte dieren) in twee achtereenvolgende jaren intrek waargenomen (tabel 35).

Drie vissen kunnen worden gekarakteriseerd als "Rijnforellen", de drie overige als "Maasforellen". Eén "Rijnforel" was in de tussenliggende periode niet naar zee getrokken maar in de Oude Maas blijven hangen. Twee vissen namen in beide jaren dezelfde route, terwijl ook hun stroomafwaartse trekroute gelijk was aan de stroomopwaartse.

Zes zeeforellen (van de 27 die de Bergsche Maas waren opgetrokken) werden gedetecteerd in de Grensmaas (detectiestation Stevensweert). Dit is opmerkelijk omdat de stuw bij Grave (figuur 26) niet is voorzien van een deugdelijke doortrekvoorziening. Geconcludeerd moet worden dat de dieren via de scheepvaartsluizen moeten zijn opgetrokken omdat de stuw tijdens de optrek van alle dieren in bedrijf was. Eén van deze zes zeeforellen werd overigens ook waargenomen op de Roer (detectiestation St. Odiliënberg). Doortrek vanuit de Grensmaas richting België was voor al deze zes vissen onmogelijk vanwege de barrièrewerking van de stuw bij Borgharen (figuur 26). Ook deze stuw heeft geen goed functionerende doortrekvoorziening terwijl de scheepvaartsluis niet wordt gebruikt voor doorgaande scheepvaart. Daarnaast was de stuw in bedrijf in de periode dat de dieren stroomopwaarts zwommen.

.....
Figuur 26
De stuwen in de Maas.



Tabel 35

De trekroutes van zeeforellen die twee achtereenvolgende jaren binnen trokken (in cursief, na //, de stroomafwaartse trekroute). Alle dieren werden gemerkt in de buitendelta van het Haringvliet (HV).

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
80 RL5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee</i>	1 ^e poging juni 1997
	<i>Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas</i>	2 ^e poging juni 1998
133 RZ1	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // <i>Lek → Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee</i>	1 ^e poging juli 1998
	<i>Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Dordtsche Kil → Rijn → Sieg // Sieg → Rijn → Waal → Nieuwe Merwede → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee</i>	2 ^e poging 1999/2000
333 XT4	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas // <i>Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee</i>	1 ^e poging juli 1999
	<i>Noordzee → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas</i>	2 ^e poging nov. 1999
	<i>Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas</i>	3 ^e poging sept. 2000
377 XT0	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Noordzee</i>	1 ^e poging juli 1999
	<i>Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Noordzee</i>	2 ^e poging juni 2000
	<i>Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas</i>	3 ^e poging sept. 2000
575 XY2	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // <i>Lek → Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee</i>	1 ^e poging juli 1999
	<i>Noordzee → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee</i>	2 ^e poging feb. 2000
584 XT8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // <i>Waal → Nieuwe Merwede → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Spui</i>	1 ^e poging juni 1999
	<i>Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Noord</i>	2 ^e poging mei 2000, terug gevangen op 21 mei 2000 bij Rees (kmr. 837)

10 Discussie

10.1 Keuze voor de zeeforel

Hoewel het onderzoek gericht was op het in kaart brengen van problemen die de Atlantische zalm in Nederland zou kunnen ondervinden bij de paaitrek, werd reeds in het stadium van het vooronderzoek onderkend dat het onmogelijk zou zijn om voldoende proefdieren in het onderzoek te betrekken (Sips, 1993). Vanaf 1932 bestond er geen visserij meer op deze soort omdat door verschillende oorzaken (o.a. slechte waterkwaliteit, onbereikbaar worden van paaigebieden) de typische Rijnzalm inmiddels uitgestorven was (figuur 4). Weliswaar werden daarna (tot 1990) zeer incidenteel Atlantische zalmen in de binnenwateren waargenomen (Cazemier 1994), maar dat moeten hoofdzakelijk dummy runners of strayers zijn geweest (De Nie, 1996).

De zeeforel is echter nooit uit Nederland verdwenen geweest (figuur 5). De aantallen die vanaf 1990 in de Rijntakken en de Maas werden gevangen (o.a. Heesen 1991, Cazemier 1993 1994, Van Beek *et al.* 1995, Klinge *et al.* 1998) duiden er op dat er voldoende proefdieren van deze soort (met een lengte van minimaal 40 cm) beschikbaar zouden zijn om het onderzoek te kunnen uitvoeren.

In de COVISI (COmmissie VISIntrek, de opdrachtgever voor het onderzoek) was afgesproken dat maximaal 600 zeeforellen zouden worden gemerkt (Breukelaar & Bij de Vaate 1994), hetgeen was gebaseerd op:

- a. De voorwaarde dat jaarlijks van tenminste 60 dieren de migratieroute moest kunnen worden beschreven.
- b. Schattingen van terugmeldingen bij eerder uitgevoerde merk/terugvangacties (Sips 1994^B).

De resultaten van de vismonitoring zoals die wordt uitgevoerd in het kader van de MWTL (monitoring waterstaatkundige toestand des lands) in combinatie met de vanggegevens van de gemerkte zeeforellen laten het overigens niet toe een schatting te maken van de hoeveelheid zeeforel die jaarlijks door Nederland trekt. De belangrijkste redenen zijn:

- a. Het vangen van proefdieren heeft niet systematisch plaats gevonden.
- b. Het aantal locaties waar proefdieren werden gevangen was te zeer beperkt, vooral de onmogelijkheid om (tegen reële kosten) proefdieren te kunnen vangen in de monding van de Nieuwe Waterweg moet in dit verband als een belangrijk gemis worden beschouwd.
- c. Er zijn in het vismonitoringsprogramma in de periode 1997 t/m 2000 geen gemerkte dieren terug gevangen.

-
- d. Het vismonitoringsprogramma gericht op salmoniden beslaat niet de totale belangrijkste intrekperiodes.
 - e. Het aantal locaties waar monitoring van salmoniden plaats vindt is onvoldoende (met name op de Waal en de IJssel).

10.2 Betrouwbaarheid detectiesysteem

Er kunnen verschillende oorzaken zijn dat een gemerkte vis niet werd gedetecteerd:

- a. De vis is niet binnengetrokken tot één van de meest stroomafwaarts gelegen detectiestations.
- b. De detectiestations functioneerden niet naar behoren.
- c. De batterij in de transponder had onvoldoende vermogen om nog een signaal te kunnen uitzenden.
- d. De vis is direct na het opnieuw uitzetten overleden of vertoonde een ander migratiegedrag.
- e. De vis is de transponder verloren.

Ad. a.

Het niet binnentrekken van een vis die in de kustzone (bij potentiële intrekpunten) wordt gemerkt kan verschillende oorzaken hebben die allen zijn terug te voeren op slechte abiotische omstandigheden en/of de (genetische) herkomst van de dieren. In hoofdstuk 6 is het gedrag van zalmachtigen uitgebreid beschreven. Omdat zeeforellen zich tijdens hun zeefase in het algemeen in kustwateren blijven ophouden (Elliott 1994), moeten in het onderzoek ook dieren zijn gemerkt die niet de intentie hadden de Nederlandse binnenwateren in te trekken maar slechts op doorreis waren naar andere gebieden. Hierbij kunnen overigens behoorlijke afstanden worden afgelegd, gezien het feit dat zowel dieren werden terug gemeld uit kustwateren in het zuiden van Noorwegen als in het noorden van Frankrijk en uit de Seine.

Op basis van de DNA-fingerprint van elke gemerkte vis was het overigens niet mogelijk via clustering onderscheid te maken tussen (groepen van) dieren die niet het zoete water binnen trokken en dieren die kozen voor de Rijn of Maas (Dillane *et al.* 2001). Hierdoor kan niet worden aangegeven in hoeverre de genetische afkomst van de gemerkte dieren een bepalende factor was voor de intrek.

Ad. b.

Gedurende de totale onderzoeksperiode zijn er momenten geweest dat een detectiestation niet naar behoren functioneerde. De belangrijkste oorzaken waren:

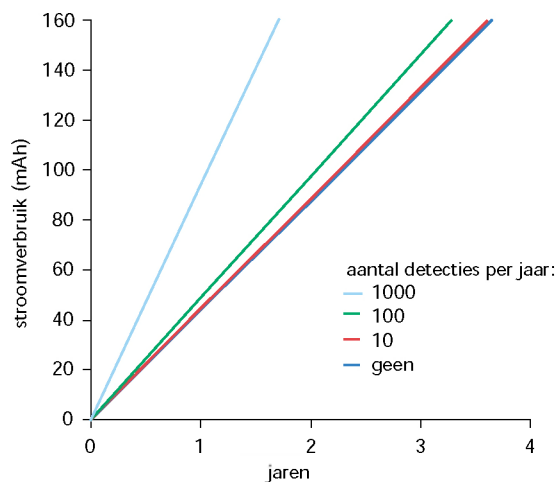
- a. Schade aan de antenne veroorzaakt door de scheepvaart.
- b. Stroomstoringen.

Met uitzondering van het detectiestation te Xanten (Rijn) kon geen invloed worden vastgesteld van het tijdelijk disfunctioneren van de overige detectiestations op de waarnemingsresultaten. In de relatief lange perioden dat het detectiestation bij Xanten buiten bedrijf was, wegens defecten aan de antenne, moet op grond van waarnemingen op andere stations worden geconstateerd dat toen vissen het detectiestation zijn gepasseerd zonder te zijn gedetecteerd. Het gemis van deze waarnemingen deed zich uitsluitend gelden bij de groep van dieren die de IJssel of de Waal optrokken. De storingen op de detectiestations Schellingwoude (Binnen IJ) en Maarssen (Amsterdam-Rijnkanaal) zijn niet of nauwelijks van invloed geweest op de waarnemingsresultaten. In de totale onderzoeksperiode werd op deze stations geen enkele vis werd gedetecteerd.

Ad. c.

De levensduur van de transponder wordt bepaald door de capaciteit van de batterijen enerzijds en het stroomverbruik anderzijds. Er is continu stroomverbruik door de elektronica in de transponder als deze zich in de slaaptoestand bevindt (figuur 27) en daarnaast is er incidenteel een korte toename van het verbruik tijdens de transmissie van de code als een detectiestation wordt gepasseerd. Hoewel de ontwerpeis was dat een levensduur van de transponders tenminste twee jaar zou moeten bedragen, bleek uit testen dat na drie jaar tenminste nog 1.200 transmissies van de code konden plaats vinden (Breukelaar *et al.* 2000). Om een optimale levensduur van de transponders te kunnen garanderen werden ze door de leverancier ongeveer een tot drie maanden vooraf gaande aan het gebruik samengesteld uit de losse onderdelen. Dit werd gedaan ter voorkoming van het langzaam leeglopen van de batterijen gedurende de tijd dat de transponders niet zouden worden gebruikt.

.....
Figuur 27
Het stroomverbruik in een transponder bij een batterijcapaciteit van 160 mAh.



Ad. d.

Om te kunnen nagaan in hoeverre (acute) mortaliteit van gemerkte dieren optrad na het merken en uitzetten is in 1999 gedurende een aantal dagen intensief gezocht naar transponders in de buitendelta van het Haringvliet. Deze zoekacties werden uitgevoerd met een handset die verbonden was met een antenne van ongeveer 25 m breed. Deze antenne was tussen twee vaartuigen gespannen. Gedurende de zoekacties werden drie transponders gelokaliseerd: twee in de buitenhaven van Stellendam en een in de buitendelta. Op de 505 zeeforellen die in het gebied werden gemerkt een verwaarloosbaar aantal.

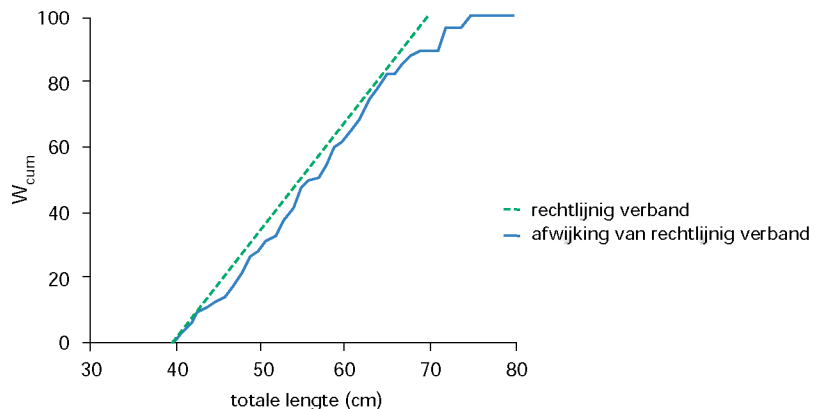
Met behulp van een selectiviteitscurve (figuur 28) is nagegaan in hoeverre de transponder het intrekgedrag van kleinere gemerkte zeeforellen heeft beïnvloed. Gebruik is gemaakt van de vergelijking:

$$W_{cum} = \sum_{x=x_1}^x \frac{A}{B} \times \frac{C}{D}$$

waarin A het aantal gedetecteerde vissen per lengteklasse is, B het aantal gemerkte vissen per lengteklasse, C het totaal aantal gemerkte vissen en D het percentage gedetecteerde vissen. De gekozen klassenbreedte (van de totale vislengte) was 1 cm. Wanneer de W_{cum} wordt uitgezet tegen de lengteklasse van de gemerkte vissen ontstaat een rechtlijnig verband indien de gemerkte dieren in dezelfde lengte/frequentieverhouding binnentrekken als waarin ze zijn gemerkt. Dit was het geval bij de groep vissen met een totale lengte van 40 tot 68 cm. Afwijkingen bij vissen >68 cm zijn te verklaren uit het feit dat het aantal te gering was voor de gehanteerde klassenindeling. Echter geconcludeerd kan worden dat het merken geen aanleiding was tot verhoogde mortaliteit onder de proefdieren en dat ook het migratiegedrag niet werd beïnvloed.

.....
Figuur 28

Het verband tussen W_{cum} en de totale lengte van de gemerkte zeeforel.



Ad. e.

Om iets te kunnen zeggen over het mogelijk verliezen van de transponder is het noodzakelijk dieper in te gaan op het verschijnsel expulsie.

Transponderexpulsie kan op drie manieren plaatsvinden (Moore *et al.* 1990^B):

- a. Via de darm en de anus.
- b. Via de lichaamswand.
- c. Via de incisie die gemaakt werd om de transponder inwendig te kunnen aanbrengen.

Verlies via de darm en de anus is mogelijk wanneer de transponder in de buikholte beschadigingen aanricht aan het omliggende weefsel (Summerfelt & Mosier 1984). Ook kan verlies van de transponder optreden tijdens de paai. Dit laatste zou er de oorzaak van kunnen zijn dat van de zeeforellen die optrokken voorbij Xanten naar verhouding weinig stroomafwaartse trek werd waargenomen.

Aan het verlies via de lichaamswand ligt de inkapseling van de transponder ten grondslag. Inkapseling is een normale reactie op de aanwezigheid van een lichaamsvreemd object in het inwendige van het dier (Coleman *et al.*, 1974). Het object veroorzaakt een chronische ontsteking als gevolg waarvan een weefsel van een specifieke samenstelling (een georganiseerde matrix van bindweefsel met daarin fibroblasten, mestcellen, eosinofiele granulaire cellen en minder mononucleaire en polymorfonucleaire leucocyten (Lucas 1989) het object gaat inkapselen. Over het proces waardoor de transponder uiteindelijk het lichaam verlaat lopen de meningen nog uiteen. Marty & Summerfelt (1986) gaan er vanuit dat het kapsel om de transponder hierbij de belangrijkste factor is. Zij vergelijken het proces met het dichtgroeien van een open wond. Aan de randen van de wond ontstaat hetzelfde weefsel als waaruit het kapsel bestaat. Myofibroblasten (fibroblasten met contractiele eigenschappen) in het weefsel trekken de wondranden naar elkaar toe als gevolg waarvan het uiteindelijke dichtgroeien kan plaatsvinden. Op dezelfde wijze zou het kapsel ook de transponder door de darm- of lichaamswand heenwerken. Lucas (1989) stelt dat het kapsel slechts medeverantwoordelijk is en dat de primaire oorzaak van transponderexpulsie moet worden gezocht in de constante druk die de transponder uitoefent op de lichaamsweefsels. Deze hypothese wordt ondersteund door bevindingen van Marty & Summerfelt (1986) die constateerden dat zware transponders ($\pm 2\%$ van lichaamsgewicht) significant vaker worden uitgestoten dan lichtere. Mogelijk spelen ook de krachten die kunnen worden uitgeoefend door de myofibroblasten een rol. Door de druk ontstaat weefselnecrose waardoor de lichaamswand of de darmwand ter plaatse wordt verzwakt als gevolg waarvan de transponder kan worden uitgestoten door de contractiele eigenschappen van het kapsel. De vorming van een kapsel is in beide gevallen noodzakelijk om expulsie te bewerkstelligen.

Op grond van bovenstaande kan worden geconcludeerd dat hoe minder vaak inkapseling optreedt, hoe kleiner de kans is dat de transponder wordt

uitgestoten. Opvallend is dat in veel studies waarin het verschijnsel transponderexpulsie wordt waargenomen (o.a. Chisholm & Hubert 1985, Marty & Summerfelt 1986, Lucas 1989, Moore *et al.* 1990^B), de frequentie van inkapseling veel hoger (tot zelfs 100% van de geïmplanteerde dieren) is dan in de voorstudie werd waargenomen (Vriese 1995, hoofdstuk 8). Gesteld mag worden dat de ervaringen opgedaan tijdens de voorstudie ook hebben geleid tot optimalisatie van de operatieprocedure (bijlage 3), gericht op het vermijden van inkapseling van de transponder. Door het gebruik van een gladde, afgeronde glazen transponder is beschadiging van organen zo goed als uitgesloten, zoals ook bleek uit de voorstudie. De zeer rijpe gonaden van de regenboogforellen, die heel gemakkelijk bij een wat ruwe aanraking al kunnen beschadigen, waren volledig intact ondanks dat er sprake was van een vrij beweeglijke transponder in de buikholte. Door sommige onderzoekers wordt de inkapseling van zendermerken als positief gewaardeerd omdat daardoor het zwerven van het zendermerk door het lichaam wordt voorkomen, als gevolg waarvan mogelijk beschadiging van de inwendige organen zou kunnen optreden (Pedersen & Andersen 1985, Summerfelt & Mosier 1984). Hoewel inkapseling een voorwaarde is voor transponderexpulsie, houdt inkapseling niet automatisch in dat dit ook plaats vindt. Moore *et al.* (1990^B) stellen dat transponderexpulsie van enige omvang nagenoeg altijd optreedt binnen 4 maanden na implantatie. Dit blijkt ook min of meer uit andere onderzoeken (Summerfelt & Mosier 1984, Chisholm & Hubert 1985, Marty & Summerfelt 1986, Lucas 1989, Helm & Tyus 1992). Wanneer de ingekapselde transponder langer dan vier maanden aanwezig is, is de kans groot dat deze ook permanent aanwezig blijft. Echter ook dan kan expulsie nooit geheel worden uitgesloten.

Wat betreft het verlies van de transponder via de incisie stellen Moore *et al.* (1990^B) dat dit alleen voorkomt wanneer sprake is van inkapseling van de transponder bovenop de incisie. De wijze waarop vervolgens expulsie van de transponder plaats vindt verloopt in wezen niet anders dan bij de hierboven beschreven expulsie via de lichaamswand.

10.3 Genetische afkomst

Door het genetisch onderzoek kon de soortnaam van de gemerkte dieren eenduidig worden vastgesteld (Dillane *et al.* 2001). Aangezien de uitwendige kenmerken tussen Atlantische zalm en zeeforel niet altijd duidelijk zichtbaar waren en ook hybriden konden voorkomen was de DNA-fingerprintanalyse een welkome aanvulling op de determinatie. Het bleek dat van 35 vissen de soortnaam onjuist in het veld was vastgesteld. Het betrof: a. 22 vissen die in het veld als Atlantische zalmen waren geïdentificeerd maar op grond van de DNA-analyse zeeforellen bleken te zijn.

-
- b. 6 vissen die als Atlantische zalmen waren geïdentificeerd maar achteraf hybriden van Atlantische zalm en zeeforel bleken te zijn.
 - c. 4 vissen die als zeeforellen waren geïdentificeerd maar achteraf Atlantische zalmen waren.
 - d. 3 vissen die als zeeforellen waren geïdentificeerd maar waarschijnlijk regenboogforellen waren.

Het voorkomen van hybriden tussen Atlantische zalm enerzijds, zeeforel en beekforel anderzijds, wordt beschreven door onder andere Payne *et al.* (1972), Mills (1989) en Elliott (1994). Piggins (1964) toonde aan dat ook de kruisingsproducten (F1-generatie) in staat zijn zich voort te planten. Van de gemerkte vissen waren zes exemplaren (1%) kruisingen tussen Atlantische zalm en zeeforel.

Nyman (1970) concludeerde dat het percentage hybriden onder natuurlijke omstandigheden laag is. Bij onderzoek van 4.431 zalmen in Groot-Brittannië bleek 0,3-0,4% hybride te zijn (Payne *et al.* 1971, 1972). In sommige rivieren zoals de Tweed en Tay lag het percentage hybriden overigens beduidend hoger (Elliott 1994). Op Newfoundland, waar eind 19^e eeuw de zeeforel werd geïntroduceerd, bleek het percentage hybriden 0,9% te zijn (Verspoor 1988).

Hardy-Weinberg toetsen (Raymond & Rousset, 1995) op de analyse-resultaten hadden slechts als resultaat een significante ($p < 0,001$) verwerping van de aanname dat de gemerkte zeeforellen tot één populatie behoorden (Dillane *et al.* 2001). Een uitbreiding van deze toetsing met een heterogeniteitstoets (Fishers exact test) en clustering van de analyseresultaten met behulp van het computerprogramma PHYLIP (Felsenstein, 1994) leverde niet als resultaat op dat een significant onderscheid kon worden gemaakt tussen dieren die niet binnen trokken en dieren die de Rijn of de Maas opzwommen. Dit kwam enerzijds door gebrek aan referentiemateriaal en anderzijds vanwege het feit dat er al jaren lang beekforel wordt uitgezet in het stroomgebied van Rijn en Maas die afkomstig is uit allerlei gebieden, waardoor zo langzamerhand een genetische smeltkroes is ontstaan. Wel bleek uit de Hardy-Weinberg toets dat de dieren die de Maas waren opgetrokken tot dezelfde voortplantingspopulatie behoorden ($p < 0,001$). Echter deze groep bestond slechts uit 25 zeeforellen. Bij de keuze van de migratieroute van dieren die via de Haringvlietsluizen waren binnen getrokken koos op het splitsingspunt Hollandsch Diep/Nieuwe Merwede/Amer een opvallend groot deel van de zeeforellen voor de Amer, ondanks dat vanuit dit riviertraject nauwelijks een lokkende werking uitging vanwege de stuwen in de Maas (paragraaf 9.6). Dit fenomeen kan op grond van de DNA-fingerprint van deze dieren worden verklaard.

10.4 Intrek

Het bleek niet mogelijk om onderscheid te maken tussen dieren die gemotiveerd waren om stroomopwaarts te trekken, maar daarin faalden omdat ze in het benedenrivierengebied verdwaald raakten, en dieren die uitsluitend een "dummy run" maakten. Alleen wanneer dieren meerdere keren achtereen en in verschillende perioden vanuit zee of het Haringvliet de rivier optrokken kunnen de eerste pogingen als "dummy run" worden beschouwd. Dit zou het geval kunnen zijn bij 15 vissen. Echter vier daarvan keerden bij de eerste intrekpoging hoogstwaarschijnlijk naar zee terug omdat ze niet verder konden vanwege de stuwen in de Lek of de Maas die een barrière vormden voor verdere trek. Dat slechts ongeveer 2% van de gemerkte vissen een "dummy run" heeft gemaakt lijkt zeer onwaarschijnlijk gezien het feit dat 63% van de gemerkte zeeforellen één jaar of minder op zee had doorgebracht (De Laak & Vriese 2001) en het juist de grilse is die de dummy runs maakt (Shearer 1955).

Bij de zeeforellen die in de buitendelta van het Haringvliet werden gemerkt konden, op basis van hun gedrag bij het binnen zwemmen van het zoete water, twee groepen worden onderscheiden:

- a. Dieren die introkken via de Haringvlietssluisen (n=70).
- b. Dieren die introkken via de Nieuwe Waterweg (n=99).

Opvallend was dat de periode tussen het merken en de eerste detectie op één van de detectiestations niet significant verschilde bij dieren die via de Haringvlietssluisen (n=66) of via de Nieuwe Waterweg (n=99) binnen trokken (tabel 36). Er was ook geen significant verschil waarneembaar wanneer de dieren buiten beschouwing werden gelaten die niet in het zelfde jaar van merken waren binnen getrokken.

.....
Tabel 36

Tijdsverloop tussen het merken en de eerste detectie bij zeeforellen die gemerkt waren in de buitendelta van het Haringvliet.

	Tijdsverloop (in dagen) bij intrek via de	
	Haringvlietssluisen	Nieuwe Waterweg
.....		
Gemiddeld	37 (stand.dev.: 64)	38 (stand.dev.: 76)
Minimaal	2	1
Maximaal	366	417
Mediaan	16	12

Om te kunnen nagaan of de conditie, de lengte en het gewicht van de zeeforel op het moment van het merken bepalend was voor het al of niet in- en eventueel verder doortrekken werden de gemerkte dieren in drie groepen ingedeeld:

groep 1: Dieren die niet in de binnenwateren werden gedetecteerd of terug gevangen (de zeegroep).

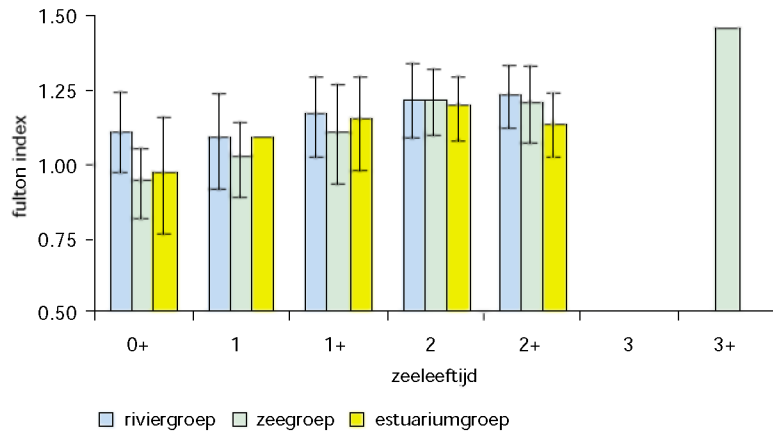
groep 2: Dieren die niet verder waren binnen getrokken dan het beneden-rivierengebied en dus niet voorbij de detectiestations Kampen (IJssel), Nieuwegein (Lek), Boven Hardinxveld (Beneden Merwede), Vuren (Waal) of Capelse veer (Bergsche Maas) waren gekomen (de estuariumgroep).

groep3: Dieren die voorbij de bovengenoemde detectiestations stroomopwaarts waren getrokken (de rivierengroep).

Wordt de conditie uitgezet tegen de leeftijd van de vis uitgedrukt in zeejaren (bepaald met behulp van de groeiingen op de schubben) dan valt op dat de gemiddelde conditie van de onderscheiden groepen toeneemt met het aantal zeejaren (figuur 29). Ook was de conditie van de dieren die in het zoete water waren gedetecteerd in het algemeen beter dan die van de dieren die niet binnen trokken. Echter al deze verschillen waren niet significant.

.....
Figuur 29

De conditie (Fulton index) van de gemerkte zeeforellen uitgezet tegen de zeeleeftijd van de onderscheiden groepen (blauw: rivierengroep, groen: zeegroep en geel: estuariumgroep) De verticale lijnen geven de standaard afwijking van het gemiddelde weer (indien niet aangegeven was het aantal vissen in de groep <2).



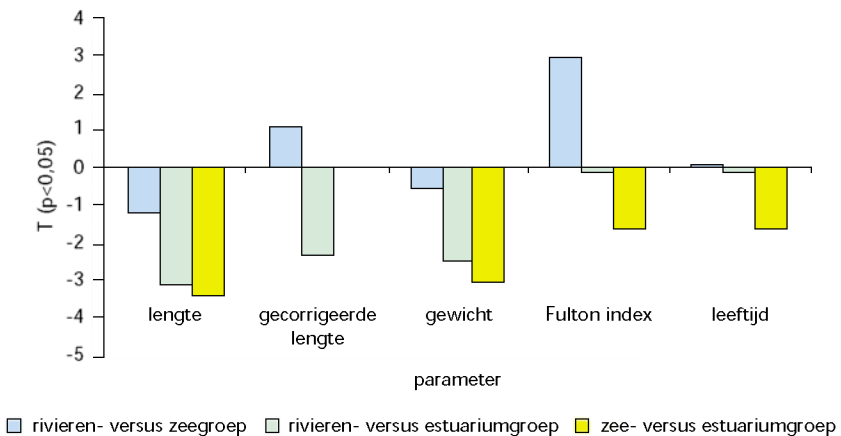
Wanneer de hierboven gedefinieerde groepen worden vergeleken op basis van de parameters (totale) lengte, gewicht en conditie dan bestaat er een significant verschil tussen de zeegroep en de rivierengroep voor wat betreft de conditie, de gecorrigeerde lengte bij intrek vanuit zee (zie paragraaf 8.8.1) en de leeftijd (figuur 30). De significantie was het sterkst bij de factor conditie (Fulton index) en het zwakst bij de factor leeftijd.

Voor de parameter totale lengte was geen significant verschil tussen beide groepen aanwezig. Dat kwam omdat de tijd tussen het merken en de eerste detectie aanmerkelijk kon verschillen. Sommige dieren trokken meer dan een jaar na het merken binnen. Om hieraan tegemoet te komen werd daarom gecorrigeerd voor de lengte op basis van correctiefactoren berekend uit de gemiddelde lengte van cohorten van zeeforellen gevangen in het

IJsselmeer (Winter *et al.* 2001^B). Deze correctie werd toegepast bij dieren die pas na meer dan een maand waren binnen getrokken. Geconcludeerd kan worden dat de zeeforel een goede conditie nodig heeft voor de stroomopwaartse migratie. Deze conditie wordt ondermeer bepaald door de leeftijd en de rijping van de gonaden.

.....
Figuur 30

Mate van significantie bij vergelijking tussen drie groepen van zeeforellen (blauw: rivierengroep, groen: zeegroep en geel: estuariumgroep) voor wat betreft de totale lengte, de gecorrigeerde totale lengte, het gewicht, de conditie (Fulton index) en de leeftijd.

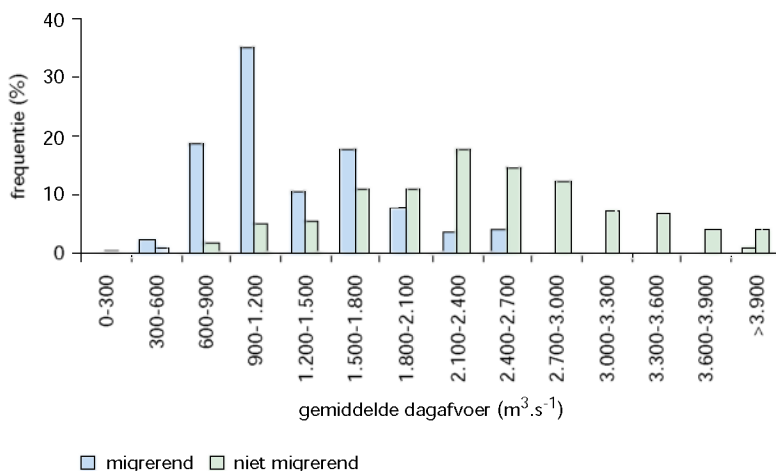


In het algemeen lijkt de rivierafvoer een overheersende rol te spelen in het binnen trekken van Atlantische zalm of zeeforel (Huntsman 1945, Hayes 1953, Jensen *et al.*, 1998, Potter 1988, Clarke *et al.* 1990, Smith *et al.* 1994, Jensen *et al.* 1998). Uit verschillende onderzoeken bleek dat relatief hoge afvoeren in het algemeen een positieve invloed hebben op de intrek van de Atlantische zalm (Hayes 1953, Brayshaw 1967, Alabaster 1970), terwijl perioden met lage afvoeren konden worden geassocieerd met uitstel van de intrek (Huntsman, 1945, Hayes 1953, Alabaster 1970, Potter 1988, Clarke *et al.* 1990). Dergelijke algemene conclusies konden niet worden getrokken voor de zeeforellen die via de Nieuwe Waterweg en de Oude Maas binnen trokken. Wanneer de frequentie van dagelijkse afvoergemiddelden via de Oude Maas (gemeten te Puttershoek) wordt uitgezet tegen de frequentie van afvoergemiddelden op de dagen dat een vis tijdens stroomopwaartse migratie werd geregistreerd op het detectiestation te Spijkenisse dan blijkt zelfs het omgekeerde: intrek blijkt vooral plaats te vinden bij relatief lage afvoer (figuur 31). Gebruikt werden de datasets van de jaren 1998 en 1999 omdat enerzijds het detectiestation pas in november 1997 in bedrijf werd genomen en anderzijds over 2000 nog geen DONAR-gegevens beschikbaar waren van de afvoer. Bovendien werden uit de dataset met afvoergegevens alleen de gemiddelde dagafvoeren gebruikt van een periode van 31 dagen met als middelste dag de eerste registratie-

datum van de optrekkende vissen, terwijl alleen die vissen in de beschouwing werden meegenomen die binnen 15 dagen het volgende detectiestation bereikten. Dit omdat zowel de intrek van zeeforellen als de afvoer niet homogeen over het jaar was verdeeld.

Figuur 31

De frequentie van dagelijkse afvoergemiddelden via de Oude Maas uitgezet tegen de frequentie van afvoergemiddelden op de dagen dat stroomopwaartse migratie werd geregistreerd op het detectiestation te Spijkenisse.

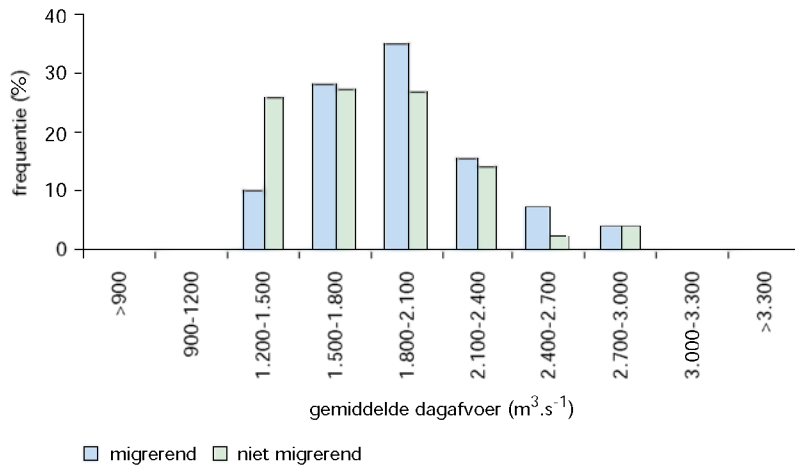


Aangezien de meeste dieren werden gemerkt en daarna weer losgelaten in de buitendelta van het Haringvliet is het bovenstaande beeld vertoebeld door de spui van Rijnwater via de Haringvlietssluisen die begint bij een afvoer van de Rijn (gemeten bij Lobith) van $1.100 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ (hoofdstuk 7). Bij afvoeren tussen 1.100 en $1.700 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ bedraagt de spuiopening in de sluisen 25 m^2 , om vervolgens verder toe te nemen met een groter wordende Rijnafvoer (Anon. 1985, figuur 7).

Door ook de frequentie van dagelijkse afvoergemiddelden van de Waal (gemeten te Vuren) op dagen dat geen registraties van vissen op het detectiestation Vuren werden waargenomen uit te zetten tegen de frequentie van afvoergemiddelden op de dagen dat wel stroomopwaartse migratie van vissen werd geregistreerd, blijkt voor de periode 1998-1999 een totaal ander beeld te ontstaan (figuur 32) dat goed overeenkomt met literatuurgegevens. Het blijkt dat de doortrek van zeeforel toeneemt met de afvoer. Een deel van deze vissen trok binnen via de Nieuwe Waterweg, een ander deel via de Haringvlietssluisen.

.....
Figuur 32

De frequentie van dagelijkse afvoergemiddelden via de Waal uitgezet tegen de frequentie van afvoergemiddelden op de dagen dat stroomopwaartse migratie werd geregistreerd op het detectiestation te Vuren.



Smith *et al.* (1994) namen waar dat in perioden met afvoeren lager dan het seizoensgemiddelde de intrek van Atlantische zalm sterk gerelateerd was aan plotselinge afvoerhogingen. Een dergelijk gedrag kon niet worden bevestigd voor de zeeforellen die via de Nieuwe Waterweg en de Oude Maas binnen trokken.

Ondanks dat door beroepsvissers soms een enkele Atlantische zalm of zeeforel wordt gemeld uit het Noordzeekanaal, moet uit het ontbreken van detecties op de detectiestations Schellingwoude (Het IJ) en Maarssen (Amsterdam-Rijnkanaal) worden geconcludeerd dat intrekroute Noordzee → Noordzeekanaal → Atlantische zalm → Nederrijn blijkbaar geen optie is voor vissen die in de Waddenzee of in de buitendelta van het Haringvliet zijn gemerkt. Of vissen, die om welke reden dan ook tussen de pieren bij IJmuiden zijn terecht gekomen, ook daadwerkelijk proberen binnen te trekken via de sluizen of het gemaal, dan wel via andere intrekroutes, is onbekend. Er zijn daarvoor veel te weinig dieren tussen de pieren gevangen en gemerkt. Dit kwam onder andere omdat het gebied zich niet of nauwelijks leent voor fuiken- of zegenvisserij, twee vangmethoden voor proefdieren waarbij hun conditie niet te veel achteruit behoef te gaan. Daarnaast was de dichtheid van Atlantische zalm en zeeforel binnen de pieren dermate laag dat ook kuilvisserij geen (financieel haalbare) optie was. Er blijven verschillende mogelijkheden denkbaar voor het niet detecteren van vissen op de beide bovengenoemde detectiestations. Als belangrijkste kunnen worden genoemd:

- De toegepaste "onderzoekmethodiek" (nauwelijks vissen gevangen en uitgezet voor de ingang van het Noordzeekanaal).

-
- b. De betrekkelijk geringe spui van zoet water vanuit het Noordzeekanaal in de Noordzee waardoor er uitsluitend lokaal wat lokkende werking bestaat.
 - c. De zoutgradiënt voor de monding van het Noordzeekanaal wordt gecamoufleerd door die voor de monding van de Nieuwe Waterweg welke een uitloper heeft in noordelijke richting.
 - d. De scheepvaartsluizen bij IJmuiden en het daarnaast gelegen gemaal vormen een te grote barrière.
 - e. De waterkwaliteit in het Noordzeekanaal vormt een barrière voor de intrek.

10.5 Watertemperatuur

Andere milieuvariabelen zoals het lichtklimaat onder water, de watertemperatuur en de wind kunnen belangrijke factoren zijn bij de intrek vanuit zee (Banks 1969). Een relatief hoge watertemperatuur heeft een negatieve invloed op de migratie van Atlantische zalm en zeeforel (Gerlier & Roche 1998, Jensen *et al.* 1998). Gerlier & Roche (1998) namen waar dat de migratie van zeeforel stopte toen de watertemperatuur een waarde bereikte van 21,5 °C.

Wanneer de detecties in de periode juli t/m september (wanneer de jaarlijkse maximale watertemperaturen optreden) op alle detectiestations langs de Rijn en de Rijntakken worden gelegd naast de gemiddelde dagelijkse watertemperatuur gemeten in de Rijn bij Lobith dan ontstaat het volgende beeld (figuur 33):

- a. In 1997 varieerde de watertemperatuur in juli en augustus tussen 18,0 en 24,5 °C, met het maximum op 26 augustus. De detectie van gemerkte vissen stopte op 13 augustus bij een watertemperatuur van 24,2 °C (het rivierwater was negen dagen eerder al opgewarmd tot 21,5 °C) en begon weer 41 dagen daarna toen de watertemperatuur was gedaald tot 19,1 °C (17 dagen nadat de watertemperatuur onder de 21,5 °C was gedaald).
- b. De periode dat in 1998 geen detecties plaats vonden rond de tijd dat de jaarlijkse maximale watertemperatuur werd gemeten was aanmerkelijk korter dan het jaar daarvoor, namelijk 10 dagen (van 9 t/m 18 augustus). In die periode varieerde de watertemperatuur tussen 23,3 en 25,5 °C (de grens van 21,5 °C was reeds 18 dagen daarvoor bereikt). De maximale watertemperatuur werd bereikt op 12 augustus. Zeven dagen daarna, bij een watertemperatuur van 23,3 °C, vond de eerste detectie weer plaats (10 dagen daarna daalde de watertemperatuur weer onder de grens van 21,5 °C).
- c. In 1999 bereikte de daggemiddelde watertemperatuur tweemaal een piek in de periode augustus en september. Op 4 augustus werd het eerste maximum bereikt (24,0 °C) nadat de watertemperatuur 30 dagen daarvoor al boven de 21,5 °C was gekomen. Tussen 2 en 7 augustus werd geen migratie van zeeforellen waargenomen, de watertemperatuur was

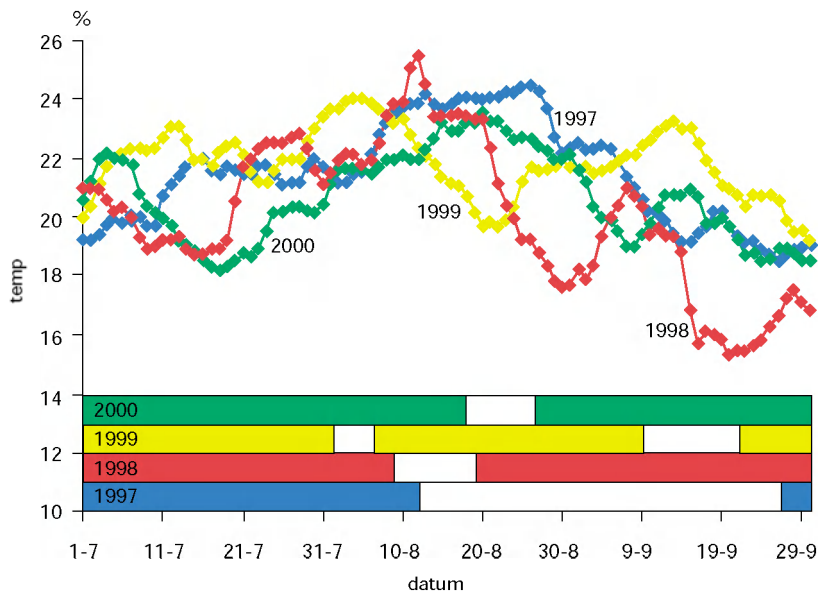
toen respectievelijk 23,6 en 23,7 °C. Het tweede temperatuurmaximum (23,2 °C) werd waargenomen op 13 september. Tussen 9 en 22 september werden geen zeeforellen gedetecteerd. Op beide data bedroeg de daggemiddelde watertemperatuur respectievelijk 22,4 en 20,4 °C (met uitzondering van de periode 15 t/m 24 augustus was de daggemiddelde watertemperatuur van 4 juli tot 19 september boven de 21,5 °C).

- d. In 2000 vonden tussen 19 en 27 augustus geen detecties plaats. Op beide dagen bedroeg de daggemiddelde watertemperatuur respectievelijk 23,2 en 22,4 °C. De maximale daggemiddelde watertemperatuur werd op 20 augustus bereikt en bedroeg 23,5 °C (op 2 augustus werd een waarde van 21,5 °C bereikt om vervolgens op 2 september daar weer onder te zakken).

Samengevat kan geconcludeerd worden dat bij een oplopende watertemperatuur de migratie stopt wanneer deze een grenswaarde van 23,4 °C (stand.dev. 0,7 °C) heeft bereikt en dat deze bij een dalende watertemperatuur weer op gang komt wanneer een grens van 21,8 °C (stand.dev. 2,0 °C) wordt gepasseerd. Tussen beide grenswaarden bestaat echter geen significant verschil.

.....
Figuur 33

Daggemiddelde watertemperatuur van de Rijn bij Lobith in de periode juli t/m september. Perioden waarin geen detecties plaatsvonden zijn als open gedeelten aangegeven in de tijdbalken.

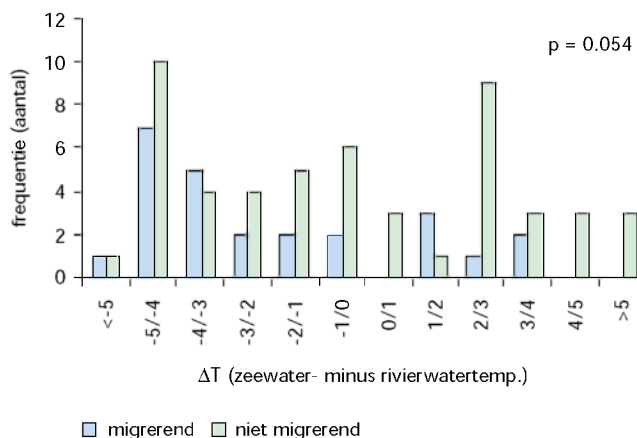


Power (1981) en Stewart (1973) concluderen dat het binnentrekken van de migrerende zalmen wordt bepaald door zowel een geschikte zee- als rivierwatertemperatuur. Ook door andere onderzoekers is gesuggereerd

dat een te groot verschil tussen de zeewatertemperatuur en de temperatuur van het rivierwater (ΔT) de intrek zou kunnen hinderen (De Groot 1989). Voor de periode juni-juli in de jaren 1998 en 1999, in welke periode de meeste dieren binnen trokken (tabel 18), is in figuur 34 de ΔT op dagen dat op het detectiestation Spijkenisse (Oude Maas) intrek werd waargenomen uitgezet tegen de ΔT op dagen dat geen intrek plaats vond. De ΔT werd bepaald uit de Noordzeetemperatuur gemeten bij het olieplatform K13A ($03^{\circ}.13'.13''$ o.l. en $53^{\circ}.13'.04''$ n.b.) en de Rijnwatertemperatuur gemeten bij Lobith. Opvallend was dat bij een hogere zeewatertemperatuur veel minder intrek werd waargenomen dan wanneer deze lager was dan de Rijnwatertemperatuur. Bovendien werd geen intrek meer waargenomen toen de zeewatertemperatuur $>4^{\circ}\text{C}$ hoger was dan de Rijnwatertemperatuur. Omgekeerd was het verschil tenminste 1°C groter. Bij $p < 0,05$ werd echter geen significant verschil vastgesteld tussen de ΔT op dagen dat intrek plaats vond en op de dagen dat geen intrek werd waargenomen.

.....
Figuur 34

De frequentie van de dagelijkse ΔT (bepaald uit het verschil tussen de Noordzeetemperatuur en de Rijnwater-temperatuur) in de perioden juni-juli 1998 en 1999 op dagen dat geen intrek werd waargenomen op het detectie-station Spijkenisse (Oude Maas) uitgezet tegen de ΔT op dagen dat wel optrek werd geconstateerd. Bij negatieve waarden was de watertemperatuur in de Noordzee lager dan op de Rijn.



10.6 Andere factoren

De eisen die zeeforel stelt aan de condities om van het zoute water naar het zoete water te trekken, zijn ongeveer gelijk aan die voor zalm (Baxter 1961, Banks 1969). De indruk bestaat overigens wel dat zeeforel iets minder hoge eisen stelt.

Uit een aantal telemetrische onderzoeken is komen vast te staan dat salmiden in het estuarium zich in eerste instantie passief met de eb- en vloedstromingen laten meevoeren. Op het moment dat een vis wil binnentrekken, zwemt de vis tegen de stroom in of laat zich tegen de bodem zakken, waar

de stroomsnelheid lager is. In het laatstgenoemde geval zwemt de vis de rivier op wanneer de stroomrichting omkeert door het opkomende zeewater. De vis zwemt vervolgens tot boven de grens waar nog getijdeninvloed merkbaar is. Meestal geschiedt dit binnen 24 uur waardoor het lijkt alsof de vis nauwelijks tijd nodig heeft om zich fysiologisch aan te passen aan het zoete water. Met het gebruikte telemetriesysteem (met vaste detectiestations) was het echter niet mogelijk na te gaan in hoeverre de zeeforellen in het benedenrivierengebied nog gebruik maken van selectief getijden-transport.

Ondanks de vele onderzoeken is het niet duidelijk wat op een gegeven moment de belangrijkste uitwendige trigger is voor de vis om te besluiten het zoete water binnen te trekken (Laughton 1991, Webb & Hawkins 1989). Verhoogde afvoer is volgens veel auteurs (zie Banks 1969) een vereiste, maar de verhoogde afvoer kan niet in alle onderzoeken als een belangrijke factor worden onderscheiden. Een licht verhoogde afvoer kan er bijvoorbeeld toe leiden dat alleen multizeewinter Atlantische zalmen vroeg in het seizoen optrekken, terwijl grilse dat pas veel later in het seizoen doet (Laughton 1991). Naast dergelijke populatie-dynamische aspecten en afvoerfluctuaties spelen ook zaken als de grootte van het estuarium, lengte van de rivier (bepalend voor de timing voor het op tijd bereiken van de paaiplaatsen) en seizoensinvloeden een rol.

Resultaten van onderzoek in korte rivieren kunnen niet zonder meer geëxtrapoleerd worden naar lange rivieren zoals de Rijn. In korte rivieren is de afvoer minder stabiel en waterstanden fluctueren meer dan bij grote rivieren. Ook zal bij lage afvoer een deel van de bedding van korte rivieren vaak gedeeltelijk droog komen te liggen. De relatie tussen stroomopwaartse migratie en de afvoer is dan ook het duidelijkst bij kortere rivieren (Banks 1969).

Stewart (1973) geeft aan dat voor korte rivieren in Schotland een minimaal debiet van $0,09 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ per meter rivierbreedte nodig is om optrek te bewerkstelligen en dat de stroomopwaartse migratie maximaal is bij een afvoer van $0,2 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ per meter rivierbreedte. Dit zijn onrealistische waarden als die geëxtrapoleerd zouden worden naar de Rijn.

Door verschillende onderzoekers is onderzoek verricht naar effecten van regen, wind, getijde en bewolingsgraad (Day 1887, Huntsman 1939, 1948, Hayes 1953). De conclusies van deze onderzoeken zijn niet gelijklopend. Volgens Banks (1969) kan in het algemeen worden geconcludeerd dat het positieve effect van een toename in de afvoer ("freshets") op de intrek wordt versterkt door een landinwaartse wind (met daaraan gekoppeld hoge waterstanden in het estuarium). Waarschijnlijk wordt dit veroorzaakt door het feit dat het zoete water met daarin de specifieke geurstoffen geconcentreerder en dichter onder de kust blijft. De conclusie van Banks (1969) komt overeen met de historische gegevens over de zalmvangsten in het Nederlandse rivierengebied tussen 1850 en circa 1930. Een westen- tot

noordwestenwind werd de zalmwind genoemd en in deze perioden was de vangst aan zalm meestal het grootst (Blom 1989).

Uit telemetrisch onderzoek bleek dat bij afgaand water salmoniden uitrusten in poelen (Webb & Hawkins 1989, Laughton 1991, Webb 1992).

10.7 Routekeuze

Bij de routebeschrijving van de zeeforellen en bij de berekening van de overheersende stroomrichting op de splitsingspunten in het benedenrivieren-gebied is geen rekening gehouden met een open Beerdam in het Botlek-gebied. Deze dam is begin november 1997 geopend waardoor een verbinding ontstond tussen de Mississippihaven en het Hartelkanaal. Dit kanaal kwam daarmee via het Beerkanaal en het Calandkanaal in verbinding met de Noordzee en vormt nu dus een extra verbinding (naast de Nieuwe Waterweg) tussen de Maasmonding en de Oude Maas. Aangenomen is echter dat de lokkende werking van deze potentiële migratieroute voor intrekende zalmachtigen minimaal zou zijn ten opzichte van die in de Nieuwe Waterweg. Enerzijds omdat de Nieuwe Waterweg ongeveer vier keer breder is dan het smalste deel van het Hartelkanaal; anderzijds omdat de stroming in het Hartelkanaal wegvalt in Beerkanaal en Calandkanaal die beiden eveneens tenminste een factor vier breder zijn.

Voor de absolute stroomsnelheden in het gebied had de openstelling van de Beerdam wel consequenties. De maximale stroomsnelheden tijdens eb op de Noordzee namen af:

- a. Op het traject begrensd door het splitsingspunt Oude Maas/Hartelkanaal en het Scheur (splitsingspunt Nieuwe Waterweg/Nieuwe Maas/Oude Maas) met $0,2$ tot $0,4 \text{ m.sec}^{-1}$.
- b. In de Nieuwe Waterweg met $0,1 \text{ m.sec}^{-1}$.
- c. In de overige Rijntakken met $<0,1 \text{ m.sec}^{-1}$.



De monding van de Nieuwe Waterweg.

In het algemeen kan worden gesteld dat op een splitsingspunt in het beneden-rivierengebied de tijdsduur van overheersende stroomsnelheden bepalend is voor de trajectkeuze van de stroomopwaarts migrerende zeeforel. Hierbij is er vanuit gegaan dat:

- a. Het moment waarop een vis een station passeert gelijk is aan het moment waarop de vis zijn voorkeur maakt voor een riviertak. De detectiestations en de splitsingspunten vallen echter niet samen, waardoor een verschuiving in de tijd optreedt. Gezien de betrekkelijk afstand tussen detectiestations en splitsingspunten is aangenomen dat deze verschuiving niet van invloed was op de berekeningen.
- b. De vis op een splitsingspunt een vrije keuze heeft tussen riviertakken.
- c. De vis alleen stroomopwaarts migreert bij een ebstroom. De perioden waarin de stroming is omgekeerd, als gevolg van de vloedstroom, zijn niet in de berekeningen meegenomen.

Wat betreft de resultaten van de preferentieberekeningen op basis van de overheersende stroomrichting kunnen de volgende kanttekeningen worden gemaakt:

- a. Op het splitsingspunt Nieuwe Waterweg/Oude Maas/Nieuwe Maas is de Oude Maas duidelijk preferent voor de optrekkende vis.
- b. Op het splitsingspunt Oude Maas/Spui/Oude Maas (oost) zijn de resultaten met elkaar in tegenspraak. Voor dit punt gaat dus niet op dat de overheersende stroomsnelheden een goede verklaring zijn voor de trajectkeuze van de optredende vismigratie. Dit kan worden verklaard uit het feit dat het Spui in een buitenbocht van de Oude Maas uitmond. In een buitenbocht is de stroomsnelheid altijd groter dan in een binnenbocht. Wanneer de vis de bewust voor de binnenbocht kiest ter vermijding van hogere stroomsnelheden, dan kan de afslag richting Spui worden gemist.
- c. Op het splitsingspunt Oude Maas/Dordtsche Kil/ Oude Maas (oost) komt de trajectkeuze goed overeen met de berekende perioden van overheersende stroomsnelheid bij een afvoer tot $3.000 \text{ m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$. Daarboven is de relatie tegengesteld. Niet duidelijk is wat daarvan de oorzaak is.
- d. Ook op het splitsingspunt Nieuwe Maas/Noord/Lek komt de trajectkeuze goed overeen met de berekende perioden van overheersende stroomsnelheid.
- e. De breedte van het Haringvliet is er waarschijnlijk de oorzaak van dat op het splitsingspunt Haringvliet/Spui/Haringvliet (oost) de trajectkeuze van de zeeforel niet overeen komt met de berekende perioden van overheersende stroomsnelheid. Wanneer de vis via de zuidoever trekt, hetgeen in de hand wordt gewekt door het spuibeheer (er is bij het spuien een voorkeur voor de zuidelijke spuisluizen), wordt de lokkende werking van het Spui hoogstwaarschijnlijk niet opgemerkt.
- f. Op het splitsingspunt Hollandsch Diep/Dordtsche Kil/Hollandsch Diep (oost) komt de trajectkeuze redelijk overeen met de berekende perioden van overheersende stroomsnelheid, ondanks het verschil in breedte

tussen het Hollandsch Diep en de Dordtsche Kil, waarbij mag worden verwacht dat een deel van de optrekkende vissen de lokkende werking van de Dordtsche Kil niet opmerkt. Dat er toch een redelijke overeenkomst is met de overheersende stroomsnelheid komt waarschijnlijk omdat deze, wat betreft het Hollandsch Diep, vanuit de Nieuwe Merwede komt en dus langs de noordoever loopt.

- g. Op het splitsingspunt Hollandsch Diep/Amer/Nieuwe Merwede bestaat geen overeenkomst tussen de trajectkeuze van de zeeforel en de overheersende stroomsnelheid. Een naar verhouding hogere voorkeur voor de Amer lijkt genetisch te zijn bepaald.

10.8 Terugmeldingen

Het percentage terug gemelde dieren (21% van het aantal gemerkte dieren) bleek relatief hoog te zijn in vergelijking met het "traditionele" merk/terugvang onderzoek. Een dergelijk onderzoek, eveneens met zeeforellen, werd uitgevoerd in het begin van de 1990^{er} jaren in de buitendelta van het Haringvliet waardoor de terugmeldresultaten dus goed vergelijkbaar zijn. In totaal werden 964 exemplaren gemerkt met een lengte tussen de 16 en 74 cm (Cazemier *et al.* 1990). Hiervan zijn slechts 4,7% (44 exemplaren) terug gemeld. Het merendeel van de terugmeldingen was overigens afkomstig uit de buitendelta (70% van het aantal terugmeldingen), binnen een straal van 25 km van de plek waar de gemerkte dieren waren uitgezet.

Uit de terugmeldingen en registraties van gemerkte zeeforellen blijkt dat op bepaalde riviertrajecten relatief veel vissen verdwijnen, slechts een enkeling werd terug gemeld. Voor een aantal riviertrajecten ligt het percentage "verdwenen" zeeforellen zelfs boven de 25 (tabel 37). Het gaat hierbij om het traject:

- Afsluitdijk-Kampen (IJsselmeer en Ketelmeer), na intrek via de Afsluitdijk is 26% van de ingetrokken vissen dan wel gevangen of verdwenen.
- Bergsche Maas-Grensmaas waar 32%, van de dieren die in stroomopwaartse richting het detectiestation Capelse Veer zijn gepasseerd, verdween.
- Nederrijn (bovenstrooms Nieuwegein) waar 30% van de vissen, die na stroomopwaartse passage van het detectiestation Nieuwegein, verdween.

Ook op de Waal (stroomopwaarts van het detectiestation Vuren) verdween nog relatief veel vis (12%).

Een verklaring voor het verdwijnen van de vis in deze trajecten lijkt de beroepsvisserij te zijn, met name in de eerste drie genoemde trajecten. Opgemerkt moet worden dat bij het berekenen van het percentage verdwenen zeeforellen (inclusief de teruggemelde exemplaren) in een bepaald riviertraject er vanuit is gegaan dat ze zijn verdwenen wanneer ze niet op een bovenstrooms gelegen detectiestation werden geregistreerd.

Dit gold uiteraard niet voor vissen die, na passage van een detectiestation in stroomopwaartse richting, op een later tijdstip nogmaals op hetzelfde station werden gedetecteerd.

Van de vissen die de Rijn opzwoomen is 8% van de zeeforellen niet meer gedetecteerd nadat ze in stroomopwaartse richting detectiestation Xanten waren gepasseerd. Het verdwijnen van vissen op dit traject is waarschijnlijk het gevolg van een combinatie van (sport-)visserij en mortaliteit als gevolg van het paaien.

Het percentage vissen dat op de overige trajecten is verdwenen bleek relatief gering.

Opgemerkt moet worden dat het werkelijke aantal vissen dat via de Afsluitdijk het IJsselmeer optrok hoger moet zijn geweest dan in tabel 37 is aangegeven omdat de detectiestations bij Den Oever en Kornwerderzand pas in november 1999 werden aangelegd. Dit geldt ook voor het Haringvliet waar na de aanleg van het detectiestation bij Hellevoetsluis slechts zes zeeforellen werden gedetecteerd.

Over het aantal vissen dat verdween, nadat ze de Nieuwe Waterweg waren opgetrokken maar nog niet een detectiestation (Spijkenisse, Kinderdijk of Nieuwegein) waren gepasseerd, is niets bekend.

Tabel 37

Percentage "verdwenen" (inclusief teruggemelde) zeeforellen in een aantal trajecten.

Traject	Aantal passages	Verdwenen zeeforellen (%)
Rijn (bovenstrooms detectiestation Xanten)	97	8
IJsselmeer en Ketelmeer	34	26
Waal (bovenstrooms detectiestation Vuren)	106	12
Bergsche Maas (bovenstrooms detectiestation Capelse Veer)	34	32
Nederrijn (bovenstrooms detectiestation Nieuwegein)	20	30
Oude Maas (bovenstrooms detectiestation Spijkenisse)	87	1
Dordtsche Kil	89	4
Sieg	11	9
Noord	25	4
IJssel (bovenstrooms detectiestation Kampen)	25	4
Grensmaas (bovenstrooms detectiestation Stevensweert)	7	14

10.9 Migratiesnelheid

De snelheid waarmee zeeforellen optrekken (reissnelheid) kon worden berekend uit de passages van opeenvolgende detectiestations. In tabel 38 wordt een overzicht gegeven van de waargenomen reissnelheden op trajecten waarbij het aantal waarnemingen >10 bedroeg. Ongeacht de lengte van het afgelegde traject was de gemiddelde reissnelheid 21,8 km.d⁻¹ (stand. dev. 15,7; mediaan 19,1 km.d⁻¹). Het relatief grote verschil tussen de minimale en maximale reistijd werd veroorzaakt door slechts twee vissen die het traject Spijkenisse (Oude Maas) - 's Gravendeel (Dordtsche Kil)

aflegden met een reissnelheid van 81,8 en 117,8 km.d⁻¹. Als deze dieren buiten beschouwing worden gelaten dan lag de maximale reissnelheid voor de trajecten korter dan 40 km tussen de 60,6 en 67,3 km.d⁻¹. Bij de trajecten Kampen (IJssel) - Xanten (Rijn) en Vuren (Waal) - Xanten (Rijn), waarvan de lengte >125 km was, bedroeg de maximale reissnelheid respectievelijk 41,1 en 43,9 km.d⁻¹. Op dergelijke lange trajecten verdwijnt een mogelijk effect van tijdelijke snelheidsverhogingen als gevolg van verstoringen (door bijvoorbeeld de scheepvaart).

Tabel 38

Overzicht van migratiesnelheden van optrekkende zeeforel voor trajecten waarbij het aantal waarnemingen (N) >10 was.

Traject	Lengte (km)	N	Reissnelheid (km.d ⁻¹)			
			Gem. (stand. dev.)	Mediaan	Min.	Max.
Kampen (IJssel) - Xanten (Rijn)	163,0	18	22,1 (10,5)	19,4	2,5	41,1
Vuren (Waal) - Xanten (Rijn)	127,9	70	20,2 (9,9)	21,0	1,3	43,9
Spijkensisse (Oude Maas) - 's Gravendeel (Dordtsche Kil)	18,0	44	24,8 (20,6)	20,2	4,7	117,8
Spijkensisse (Oude Maas) - Boven Hardinxveld (Beneden Merwede)	34,8	15	17,5 (6,3)	18,0	1,7	29,7
Kinderdijk (Noord) - Boven Hardinxveld (Beneden Merwede)	20,4	19	23,7 (15,3)	19,0	1,2	60,6
Boven Hardinxveld (Beneden Merwede) - Vuren (Waal)	10,1	59	23,7 (14,9)	20,2	2,5	57,7
's Gravendeel (Dordtsche Kil) - Vuren (Waal), via Hollandsch Diep en Nieuwe Merwede	39,7	25	21,3 (11,8)	19,2	1,5	42,5
's Gravendeel (Dordtsche Kil) - Boven Hardinxveld (Beneden Merwede), via Oude Maas	20,3	23	20,3 (12,2)	21,8	4,4	62,3
's Gravendeel (Dordtsche Kil) - Capelse Veer (Bergsche Maas)	32,9	17	21,1 (18,1)	11,2	1,9	67,3
Alle waarnemingen		314	21,8 (15,7)	19,1	0,7	117,8

De waargenomen reissnelheden liggen in dezelfde orde van grootte als in de literatuur aangetroffen (tabel 39). Echter de meeste waarnemingen werden verricht in relatief korte rivieren en daardoor ook met geringe afmetingen van het zomerbed.

Gerlier & Roche (1998), die onderzoek verrichtten in de middenloop van de Rijn benedenstrooms van de stuw bij Iffezheim, namen reissnelheden waar voor zeeforellen variërend van 0,8 tot 1,3 km.u⁻¹ (19,2 tot 31,2 km.d⁻¹).

In de Ill, een Franse zijrivier van de Rijn, werden reissnelheden gemeten van 0,8 tot 1,0 km.u⁻¹. Bij één zeeforel bovenstrooms van de stuw bij Iffezheim namen zij een maximale stroomopwaartse reissnelheid waar van 2,7 km.u⁻¹ (64,8 km.d⁻¹). Reissnelheden voor de Atlantische zalm lagen in dezelfde orde van grootte. Onderzoek naar de migratiesnelheid van Atlantische zalm in een andere grote rivier, de Loire, werd uitgevoerd door Baril & Gueneau (1986). Ook zij vonden een gemiddelde reissnelheid (19 km.d⁻¹) die vergelijkbaar was met de reissnelheid van Atlantische zalm en zeeforel in de Rijn.

Tabel 39

Overzicht van migratiesnelheden van Atlantische zalm en zeeforel bepaald met behulp van telemetrie.

Soort	Reissnelheid	Rivier	Referenties
Zeeforel	0,7 to 1,1 km.h ⁻¹	estuaria	Le Cren (1985)
	up to 2 km.h ⁻¹	Fowey	Le Cren (1985)
	0,8 to 1,3 km.h ⁻¹	Rijn	Gerlier & Roche (1998)
	0,8 to 1,0 km.h ⁻¹	Ill	Gerlier & Roche (1998)
	0,42 to 3,57 km.d ⁻¹	Gudenå	Aarestrup & Jepsen (1998)
Atlantische zalm	30 km.d ⁻¹	Glomma	Langdal & Berge, (2000)
	8,0 - 22,0 km.d ⁻¹	Rijn en Ill	Gerlier & Roche (1998)
	2,7 - 4,0 km.d ⁻¹	Bruche	Gerlier & Roche (1998)
	0,31 - 2,46 km.h ⁻¹ ,	Aberdeenshire Dee	Smith & Smith (1997)
	14 - 37 km.d ⁻¹	Aberdeenshire Dee	Hawkins & Smith (1986)
	19 km.d ⁻¹	Loire	Baril & Gueneau (1986)
	10,5 to 37,6 km.d ⁻¹	Spey	Laughton (1989)
0,4 to 35,2 km.d ⁻¹	Girnock Burn	Webb & Hawkins (1989)	

11 Aanbevelingen

1. De buitendelta van het Haringvliet is het enige gebied in de Nederlandse kustwateren waar Atlantische zalm en zeeforel zich verzamelt, aangehouden door het zoete spuiwater vanuit het Haringvliet. Ter verbetering van de stand van beide soorten is strikte naleving van het vangverbod, dat is ingegaan op 1 juli 2000, een belangrijk hulpmiddel. Ook dient het vangen van beide soorten door de beroepsvisserij, in de vorm van bijvangsten, zoveel mogelijk te worden beperkt. Een goede controle op de naleving van het vangverbod door de sportvisserij is eveneens noodzakelijk, met name in de buitendelta van het Haringvliet.
2. De perioden juni/juli en half oktober tot half december zijn jaarlijks de belangrijkste perioden waarin zeeforellen het zoete water binnen trekken. Ter verbetering van de intrek vanuit de buitendelta van het Haringvliet via de Haringvlietsluizen is het gewenst de spuicapaciteit van de Haringvlietsluizen gedurende een getijdencyclus tijdelijk te vergroten. Door dit te doen ongeveer 20 tot 25 minuten voordat de spuisluisen, bij opkomend water in de Noordzee, dicht gaan en omgekeerd ongeveer dezelfde tijdsduur nadat ze zijn geopend bij afgaand water, heeft dit de minste consequenties voor de afvoer via de noordrand.
3. Om het belang van de migratieroute van Atlantische zalm en zeeforel via de Waddenzee en het IJsselmeer te kunnen vaststellen is het noodzakelijk de komende jaren het bestaande vismonitoringprogramma uit te breiden met locaties in de spuikommen van spuisluisen bij Den Oever en Kornwerderzand.
4. Naast de keuze van de migratieroute is het noodzakelijk om meer inzicht te krijgen in de dichtheid van Atlantische zalm en zeeforel in de grote rivieren. Dit vraagt om een andere opzet of uitbreiding van het vismonitoringprogramma, zoals dat wordt uitgevoerd in het kader van de MWTL.
5. Relatief weinig zeeforellen zijn gedurende het onderzoek de Maas opgetrokken. Verschillende factoren kunnen hierbij een rol spelen zoals de waterkwaliteit en de geringe afvoer van de rivier. In samenhang met het passeerbaar maken van het Maastraject in Nederland, door de aanleg van vistrappen bij de stuwen, zou naar deze oorzaken nader onderzoek moeten worden verricht.
6. Omdat in de komende jaren grote veranderingen worden verwacht in het beheer van de Haringvlietsluizen ("open Haringvliet") en de vergroete spuicapaciteit via de Afsluitdijk is het noodzakelijk de in- en doortrek van Atlantische zalm en zeeforel te blijven volgen als onderdeel van de vismonitoring binnen deze projecten. Dit is eveneens belangrijk in het kader van veranderingsprocessen in de grote rivieren zelf (o.a. in het

kader van "ruimte voor rivieren" en het passeerbaar maken van alle stuwen).

7. Uit het onderzoek is de conclusie getrokken dat de Atlantische zalmen, die in de buitendelta van het Haringvliet zijn gemerkt, de monding van de Nieuwe Waterweg voorbij getrokken zijn omdat ze niet gemotiveerd waren de Rijn op te zwemmen. Dit dient nader te worden onderzocht.
8. In dit rapport ligt de nadruk op een beschrijving van de intrek van zeeforel vanuit de kustwateren in de binnenwateren en op de doortrek in stroomopwaartse richting. Hierbij zijn relaties gelegd met de afvoer en de watertemperatuur. De verzamelde gegevens kunnen echter, afhankelijk van de vraagstelling, ook op andere manieren worden bewerkt.
9. De bestaande infrastructuur van detectiestations biedt mogelijkheden om ook aan andere vissoorten migratieonderzoek uit te voeren.

12 Literatuur

- Aarestrup, K. & N. Jepsen, 1998. Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L)) in a Danish river. *Hydrobiologia* 371/372: 275-281.
- Alabaster, J.S., 1970. River flow and upstream movement and catch of migratory salmonids. *J. Fish Biol.* 2: 1-13.
- Allan, I.R.H. & J.A. Ritter, 1975. Salmonid terminology. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 37: 293-299.
- Anderson, R.O., & S.J. Gutreuter, 1983. Length, weight and associated structural indices. In L.A. Nielsen, L.A. & D.L. Johnson (eds). *Fisheries Techniques*: 283-299. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Anonymus, 1984. Atlantic salmon scale reading. Rapport van de ICES Atlantic Salmon Scale Reading Workshop, Aberdeen, Scotland, 23-28 April 1984, 19 p.
- Anonymus, 1985. Bedieningsprogramma Haringvlietsluizen, LHP '84. Rapport Rijkswaterstaat, directie Benedenrivieren.
- Anonymus, 1988. Ecological rehabilitation of the River Rhine: a proposal for a Netherlands research programme. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 1 van het project "Ecologisch herstel Rijn en Maas", 14 p.
- Balon, E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32: 821-864.
- Banks, J.W., 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *J. Fish Biol.* 1: 85-136.
- Bardonnnet, A. & J-L Baglinière, 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 497-506.
- Baril, D. & P. Gueneau, 1986. Radio-pistage de saumons adultes (*Salmo salar*) en Loire. *Bull. française Piscicole* 302: 86-105.
- Baxter, G., 1961. River utilisation and the preservation of migratory fish life. *Proc. Inst. Civ. Eng.* 18: 225-244.
- Berg, L.S., 1934. Vernal and hiemal races among anadromous fishes. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 16: 515-537 (English translation, 1959).
- Berg, O.K., & M. Berg, 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in northern Norway. *J. Fish. Biol.* 31: 113-121.
- Berg, O.K., & M. Berg, 1989. The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in northern Norway. *Env. Biol. Fish.* 24: 23-32.
- Blom, J., 1989. De zalmvisserij van Ammerstol. Europese Bibliotheek, Zaltbommel.
- Brayshaw, J.D., 1967. The effects of river discharge on inland fisheries. In: Isaac, P.C.G. (ed.), *River management*, Proc. symp. Dept. Civil Eng., London: 102-118.

-
- Breukel, R. & A. bij de Vaate, 1996. Ecologische effecten van waterkwaliteitsveranderingen in de Rijn, Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 96.015.
- Breukelaar, A.W. & A. bij de Vaate, 1994. Projectplan voor onderzoek naar migratieroutes van zeeforel in de Nederlandse kustwateren en in het Nederlandse deel van de Rijn en de Maas, Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 94.172X.
- Breukelaar, A.W., A. bij de Vaate & K.T.W. Fockens, 1998. Inland migration study of sea trout (*Salmo trutta*) into the rivers Rhine and Meuse (The Netherlands), based on inductive coupling radio telemetry. *Hydrobiologia* 371/372: 29-33.
- Breukelaar, A.W., F.T.W. Fockens & A. bij de Vaate, 2000. Technical aspects of the NEDAP TRAIL System" used in a sea trout (*Salmo trutta* L.) migration study. In: Moore, A. & I. Russell, Proc. Third Conference on Fish Telemetry in Europe, Norwich (UK), 20-25 June, 1999: 7-11.
- Buckland, F., 1880. Natural history of British fishes. Unwin Bross, London.
- Cazemier, W.G., 1991. Migration of sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) from the coastal area near Haringvliet and Nieuwe waterweg, The Netherlands. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, voortgangsrapport nr. 2 van het SANDOZ-project.
- Cazemier, W.G., F.T. Vriese & J.A.M. Wiegerinck, 1990. Migration of sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) from the coastal area near Haringvliet and Nieuwe waterweg, The Netherlands. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, rapport nr. BIN 90-04.
- Cazemier, W.G., 1993. Biologische monitoring zoete Rijkswateren. Samenstelling van de visstand in 1992 op basis van commerciële vangsten. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, rapport nr. C015/93.
- Cazemier, W.G., 1994. Present status of the salmonids Atlantic salmon and sea trout in the dutch part of the River Rhine. *Wat. Sci. Techn.* 29: 37-41.
- Chisholm, I.M. & W.A. Hubert, 1985. Expulsion of dummy transmitters by rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 766-767.
- Clarke, D., W.K. Purvis & D. Mee, 1990. Use of telemetric tracking to examine environmental influences on catch/effort indices. A case study of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Tywi, S. Wales. Nat. Rivers Authority, Reg. Environm. Appraisal Unit, Llanelli, Dyfed, report R/GB/NRA.
- Coleman, D.L., R.N. King & J.D. Andrade, 1974. The foreign body reaction: a chronic inflammatory response. *J. Biomedical Material Res.* 8: 199-211.
- Covalecchia, M., C. Katopodis, R. Goosney, D.A. Scruton & R.S. McKinley, 1998. Measurement of burst swimming performance in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) using digital telemetry. *Regul. Rivers Res. Mgmt.* 14: 41-51.

-
- Craigie, E.H., 1926. A preliminary experiment upon the relation of the olfactory sense to migration of the sockeye salmon (*O. nerka*). Trans. Royal Soc. Can. 5: 215-224.
- Crisp, D.T. & P.A. Carling, 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. J. Fish Biol. 34: 119-134.
- Dahl, K., 1910. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales. Salmon & Trout Association, London.
- Day, F., 1887. British and Irish Salmonidae. William & Norgate, London.
- De Groot, S.J., 1989. Literatuurstudie naar rekolonisatie mogelijkheden van het stroomgebied van de Rijn door riviertrekvisen en echte riviervissen. Deelrapport Zalm. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, rapport nr. MO88-205/89.2, 57 p.
- De Groot, S.J., 1990A. Herstel van riviertrekvisen in de Rijn een realiteit? 1. De Atlantische zalm (*Salmo salar*). De Levende Natuur 91: 82-89.
- De Groot, S.J., 1990B. Herstel van riviertrekvisen in de Rijn een realiteit? 1. De forel (*Salmo trutta trutta*). De Levende Natuur 91: 89-92.
- De Haas, A.W., 1991. Inventarisatie van en verbeteringsplanning voor de fysieke belemmeringen voor de migratie van vis op de grote Nederlandse rivieren. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 31 van het project "Ecologisch Herstel Rijn".
- De Laak, G.A.J. & F.T. Vriese, 1998. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Deelproject vangen, merken van geslachtsrijpe zeeforel 1997-1998. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein, rapport nr. OND 00068, 12 p.
- De Laak, G.A.J. & F.T. Vriese, 1999. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Deelproject vangen, merken van geslachtsrijpe zeeforel 1996-1999. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein, rapport nr. OND 00068, 29 p.
- De Laak, G.A.J. & F.T. Vriese, 2001. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Eindrapportage vangen, merken en schublezes van salmoniden, 1996-2000. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein, rapport nr. OND 00124, 66 p.
- De Nie, H.W., 1996. Atlas van de Nederlandse zoetwatervissen. Media Publishing, Doetinchem, 151 p.
- Dempson, J.B., R.A. Meyers & D.G. Reddin, 1986. Age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) influences of the marine environment. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., nr. 89.
- Denzer, H.W., 1966. Beitrag über die Schädigung der Berufsfischerei am Rhein im Lande Nordrhein-Westfalen (1949-1962) hinsichtlich ihres Umfanges, ihrer Ursachen und ihrer Nachweisbarkeit. Der Fischwirt 16: 253-264.
- Dillane, E., P. Galvin, M.C. Cross, R. Fitzgerald & T.F. Cross, 2001. Genetic profiling of sea trout *Salmo trutta* and Atlantic salmon *Salmo salar* acoustically tagged in the North Sea off the south western Netherlands using microsatellite DNA loci. Aquaculture Development Centre, Nat. Univ. Ireland, Cork, ongenummerd rapport, 57 p.

-
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford (USA), 286 p.
- Elliott, J.M., D. T. Crisp, R.H.K. Mann, I. Pettman, A.D. Pickering, T.G. Pottinger & I.J. Winfield, 1992. Sea trout literature review and bibliography. National Rivers Authority, Bristol (UK), Fisheries Technical Report nr. 3, 141 p.
- Estoup, A, P. Presa, F. Krieg, D. Vaiman & R. Guyomard, 1993. (CT)n and (GT)n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity* 71: 488-496.
- Felsenstein, J., 1994. PHYLIP Manual Version 3.5. Department of Genetics, University of Washington, Box 357360, Seattle, WA 98185.
- Ferreira, J.T., H.J. Schoonbee & G.L. Smit, 1984. The anaesthetic potency of benzocaine-hydrochloride in three freshwater fish species. *S. Afr. J. Zool.* 19: 46-50.
- Fey, D., 1971. De visstand in de Biesbosch de laatste 6 jaar voor de afsluiting. Staats Bosbeheer, rapport NB-44A-B, 7 p.
- Galvin, P., D. McGregor D. & T. Cross, 1995. A single locus PCR amplified minisatellite region as a hypervariable genetic marker in gadoid species. *Aquaculture* 137: 31-40.
- Gerlier, M. & P. Roche, 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiologia* 371/372: 283-293.
- Gibson, R.J., 1983. Mechanisms regulating species composition, population structure and production of stream salmonids; a review. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35: 469-495.
- Gibson, R.J., 1993. The Atlantic salmon in fresh water. Spawning, rearing and production. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 3: 39-73.
- Goetz, F.W., R.A. Hoffman & W.L. Pancoe, 1977. A surgical operating apparatus for fish and its use in the pinealectomy of salmonids. *J. Fish Biol.* 10: 287-290.
- Groot, C. & L. Margolis, 1991. Pacific salmon life histories. Dept. Fish. & Oceans, British Columbia, Canada. UBC press, Vancouver.
- Gross, M.R., 1998. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo trutta*) in the wild and in aquaculture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55 (Suppl. 1): 131-144.
- Hansen, L.P., K.B. Døving & B. Jonsson, 1987. Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. *J. Fish Biol.* 30: 713-721.
- Hansen, L.P., 1993. Movement and migration of salmon at sea. In: Mills, D.H. (ed.), *Salmon in the sea and new enhancement strategies*, chapter 2. The Atlantic Salmon Federation. Fishing News Books. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Hansen, L.P., & T.P. Quinn, 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 55: 104-118.

-
- Hansmeijer, K-H., 1976. Drei Sondergutachten des Rates von Sachverständigen für Umweltfragen. Umweltprobleme des Rheins. Rapport Bundesministerium des Innern, Bonn-Bad Godesberg, 258 p.
- Harden Jones, F.R., 1968. Fish migration. Edward Arnold, London.
- Hartgers, E.M. & A.D. Buijse, 2001. The role of Lake IJsselmeer, a closed-off estuary of the River Rhine, in rehabilitation of salmonid populations. Fisheries Mngmt & Ecology (in druk).
- Hasler, A.D., 1954. Odor perception and orientation in fishes. J. Res. Bd. Can. 11: 107-129.
- Hasler, A.D., 1966. Underwater guideposts: homing of salmon. Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- Hasler, A.D., 1971. Orientation and fish migration. In: Hoar, W.S. & D.J. Randall (eds.), Fish physiology, vol. 6: 429-510, Academic Press, New York & London.
- Hasler, A.D., & W.J. Wisby, 1951. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. Amer. Nat. 85: 223-238.
- Hasler, A.D., R.M. Horall, W.J. Wisby & W.J. Breame, 1958. Sun orientation and homing in fishes. Limnol. Oceanogr. 3: 353-361.
- Hasler, A.D., & H.O. Schwassmann, 1960. Sun orientation of fish at different latitudes. Quant. Biol. 25: 429-441.
- Havinga, B., 1954. Hydrografie van het IJsselmeer. In: De Beaufort, L.F. (ed.), Veranderingen in de flora en fauna der Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932: 1-24, De Boer, Den Helder.
- Hawkins, A.D., G.G. Urquhart & W.M. Shearer, 1979. The coastal movements of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Scottish Fisheries Research Report nr. 15.
- Hawkins, A.D. & G.W. Smith, 1986. Radio tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee. Scottish Fisheries Research Report nr. 36, 24 p.
- Hayes, F.R., 1953. Artificial freshets and other factors controlling the ascent and population of Atlantic salmon in the Le Havre river N.S. Bull. Fish. Res. Bd Can. 99, 47p.
- Heesen, M.J., 1991. Monitoring van de visstand in het Nederlandse deel van de stroomgebieden van Rijn en Maas in 1990. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, rapport nr. BINVIS 91-501.
- Helm, W.T. & H.M. Tyus, 1992. Influence of coating type on retention of dummy transmitters implanted in rainbow trout. North. Am. J. Fish. Mngmt. 12: 257-259.
- Hindar, K., B. Jonsson, N. Ryman & G. Stahl, 1991. Genetic-relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. Heredity 66: 83-91.
- Hoar W.S. & D.J. Randall, 1971. Fish physiology. Volume VI: Environmental relations and behavior. Acad. Press, New York & London, 559 p.
- Holeton, G.F. & D.J. Randall, 1967. Changes in blood pressure in the rainbow trout during hypoxia. J. Exp. Biol. 46: 297-305.
- Huntsman, A.G., 1939. Salmon for angling in the Margaree river. Bull. Fish. Res. Bd Can. No 57.

-
- Huntsman, A.G., 1945. Freshets and fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 75: 257-266.
- ICBM, 1998. Actieprogramma Maas 1998-2002. Internationale Commissie voor de Bescherming van de Maas, Luik, 28 p.
- IKSR, 1987. Aktionsprogramm Rhein. Rapport Internationale Kommission zum Schutz des Rheins, Koblenz, 28 p.
- Ingendahl, D., 1999. Der Reproduktionserfolg von Meerforelle (*Salmo trutta* L.) und Lachs (*Salmo salar* L.) in Korrelation zu den Milieubedingungen des hyporheischen Interstitials. Thesis Universteit Keulen, 172 p.
- Jensen, A.J., T.G. Heggberget & B.O. Johnsen, 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon in the river Vefsna, northern Norway. *J. Fish. Biol.* 29: 459-465.
- Jobling, M., 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman & Hall, London, 309 p.
- Jonsson, B., 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fisheries Soc.* 114: 182-194.
- Jones, J.W., 1959. *The Salmon*. The New Naturalist Series. Collins, London, 192 p.
- Kalweit, H. (ed.), 1993. *Der Rhein unter der Einwirkung des Menschen*. Usbau, Schifffahrt, Wasserwirtschaft. Internationale Kommission für die Hydrologie des Rheingebietes, Lelystad, rapport nr. I-11, 260 p.
- Kemper, J.H., 1997. Sonar-onderzoek naar visbewegingen onder invloed van het openstellen van de Haringvlietsluizen in 1997. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB-Onderzoeksrapport 1997-07, 23 p.
- Klinge, M., A.D. Buijse, W.G. Cazemier, E.H.R.R. Lammens & K.H. Prins, 1998. *Vis in de zoete Rijkswateren, 1992-1996*. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 98.017, 51 p.
- Koolen, J.L., 1973. De kwaliteit van het Maaswater in Nederland. *H₂O* 6 (1): 3-14.
- L' Abée-Lund, J.H., B. Jonsson, A.J. Jensen, L.M. Sættem, T.G. Heggberget, B.O. Johnsen & T.F. Naesje, 1989. Latitudinal variation in life history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta*). *J. Anim. Ecol.* 58: 525-542.
- Lammens, E., C. Dijkers & R. van der Hut, 2001. Voedselweb van het zomerbed van de Rijntakken. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling, Lelystad, rapport nr. 2001.130X, 74 p.
- Langdal, K. & O. Berge, 2000. Movement patterns of adult brown trout (*Salmo trutta* L.) in a regulated inland river system, south-eastern Norway. In Moore, A. & I. Russell (eds.), *Advances in Fish telemetry*. Proc. 3rd conference on fish telemetry in Europe, Norwich (UK), 20-25 June 1999: 165.
- Laughton, R., 1989. The movements of adult salmon within the River Spey. *Scottish Fisheries Research Report* nr. 41, 19 p.

-
- Laughton, R., 1991. The movements of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. Scottish Agricult. & Fisheries Dept., report nr. 50, 35 p.
- Lauterborn, R., 1918. Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms, vol. 3. Sber. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. K1. B., Heidelberg, 87 p.
- Le Cren, E.D., 1985. The biology of the sea trout. Summary of the Atlantic salmon trust symposium, Plas Menias, 24-26 Oct. 1984.
- Lelek, A. & G. Bushe, 1992. Fische des Rheins, früher und heute. Springer Verlag Berlin, 214 p.
- Leonko, A.A. & A.G. Chernitsky, 1986. Comparative analysis of smolt migration of Atlantic salmon, *Salmo salar* and sea trout, *Salmo trutta*. J. Ichthyol. 26: 113-120.
- Lucas, M., 1989. Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction in Rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. J. Fish. Biol. 35: 577-587.
- Lucas, M.C. & E. Baras, 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. Fish & Fisheries 1: 283-316.
- MAFF, 1996. The effects of predation on salmon fisheries. Ministry of Agriculture, Fisheries & Food, report of the Salmon Advisory Committee, 66 p.
- Martens, P.J.M., 1992. De zalmvissers van de Biesbosch. Een onderzoek naar de visserij op het Bergse Veld 1421-1869. Thesis Univ. Brabant, Tilburg, 513 p.
- Marty, G.D. & R.C. Summerfelt, 1986. Pathways and mechanisms for expulsion of surgically implanted dummy transmitters from channel catfish. Trans. Am. Fish. Soc 115: 577-589.
- Mathisen, O.A., & T. Gudjonsson, 1978. Salmon management and ocean ranching in Iceland. Isl. Landbun. J. Agr. Res. Iceland 10: 156-174.
- McCormick, S.D., L.P. Hansen, T.P. Quinn & R.L. Saunders, 1998. Movement, migrating and smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 77-92.
- Menzies, W.J.M., 1931. The Salmon. 2nd edition. Blackwood, Edinburgh.
- Middelkoop, H., 1997. Embanked floodplains in the Netherlands. Proefschrift Universiteit Utrecht.
- Middelkoop, H. (ed.), 1998. Twee rivieren. Rijn en Maas in Nederland. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Arnhem, rapport nr. 98.041, 127 p.
- Mills, D.H., 1962. The goosander and red-breasted merganser as predators of salmon in Scottish waters. Freshwat. Salm. Fish. Res. Scotland, rapport nr. 29.
- Mills, D.H., 1971. Salmon and trout: a resource. Its ecology, conservation and management. Oliver and Boyd, Edinburgh, 351 p.
- Mills, D.H., 1989. Ecology and management of Atlantic salmon. Chapman & Hall, London and New York, 351 p.

-
- Mills, D.H. (ed.), 1993. Salmon in the sea and new enhancement strategies. The Atlantic Salmon Federation. Fishing News Books. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 424 p.
- Moore, A., S.M. Freake & I.M. Thomas, 1990^A. Magnetic particles in the lateral line of the Atlantic salmon (*Salmo salar*). Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 329: 11-15.
- Moore, A., C. Russel & E.C.E. Porter, 1990B. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behaviour and physiology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. J. Fish Biol. 37: 713-721.
- Nielsen, J.L., 1998. Population genetics and the conservation and management of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 145-152.
- Nordeng, H., 1971. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? Nature 233: 411-413.
- Nordeng, H., 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. Oikos 28: 155-159.
- Nymann, O.L., 1970. Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.). Trans. Am. Fish. Soc. 99: 229-236.
- O'Reilly, P., L. Hamilton, S.K. McConnell & J.M. Wright, 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of tetranucleotide and dinucleotide microsatellites. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 2292-2298.
- Pakes, U. & A.W. Breukelaar, 2001. Trajectkeuze zeeforel. Onderzoek naar de preferente trekrichting van zeeforel in het benedenrivierengebied. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer & Afvalwaterbehandeling, Arnhem, rapport nr. 2001.149X.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forrest, 1972. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic Salmon. J. Fish Biol. 4: 233-236.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forest, 1971. Geographic variation in the Atlantic salmon. Nature 231: 250-252.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forest, 1972. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic salmon. J. Fish. Biol. 4: 233-236.
- Pedersen, B.H. & N.G. Andersen, 1985. A surgical method for implanting transmitters with sensors into the body cavity of cod (*Gadus morhua* L.). Dana 5: 55-62.
- Philppart, J.C., A. Gillet & J.C. Micha, 1988. Fish and their environment in large European rivers: the river Meuse. Sciences de l'Eau 7: 115-154.
- Philppart, J.C., J.C. Micha, E. Baras, C. Prignon, A. Gillet & S. Joris, 1994. The Belgian project « Meuse Salmon 2000 ». First results, problems and future prospects. Wat. Sci. Tech. 29: 315-317.
- Piggins, D.J., 1964. The results of tagging sea trout kelts during 1962 and 1963. Rep. Salm. Res. Trust Ireland 5: 25-31.

-
- Ploeger, B., 1992. Bouwen aan de Rijn. Menselijke ingrepen op de Rijn en zijn takken. Rapport Rijkswaterstaat Den Haag.
- Potter, E.C.E., 1988. Movements of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in an estuary in South-West England. J. Fish Biol. 33 (Suppl. A): 153-159.
- Power, G., 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1601-1611.
- Priede, I.G. & S.M. Swift, 1992. Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals. Ellis Horwood Ltd., West Sussex (UK), 708 p.
- Quinn, T.P. & C. Groot, 1984. Pacific salmon (*Oncorhynchus*) migration: orientation versus random movement. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1319-1324.
- Raat, A.J.P., 2001. Ecological rehabilitation of the Dutch part of the river Rhine with special attention to the fish. Regul. Rivers Res. Mgmt. 17: 131-144.
- Raat, A.J.P. & F.T. Vriese, 1997. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Deelproject vangen en merken geslachtsrijpe zeeforel. 1996-1997. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein, rapport nr. 1997-22.
- Raymond, M. & F. Rousset, 1995. GENEPOP (Version 1.2). Population genetics software for exact tests and ecumenicism. Heredity 86: 248-249.
- Ricker, W.E. & A. Robertson, 1935. Observations on the behaviour of adult sockeye salmon during the spawning migration. Can. Field Nat. 49: 132-134.
- Rijkswaterstaat, 1987. Waterbeheersing Noordelijk Deltabekken met behulp van het lozingsprogramma Haringvlietsluizen (LPH-84): verticale en horizontale waterbeweging. Rijkswaterstaat, directie Benedenrivieren, rapport nr. AXK/87-45.
- RIWA, 1988. De Maaswaterkwaliteit getoetst aan het Maas-memorandum 1988. Samenwerkende Rijn- en Maaswaterleidingbedrijven, Amsterdam, 23 p.
- Roche, P. (1992). Mise en évidence de l'écotype truite de mer dans les captures de grandes truites (*Salmo trutta* L.) du Rhin supérieur. *Bulletin FranVais de Pisciculture* 324: 36-44.
- Saiki, R.K., S.J. Scharf, F. Faloona, K.B. Mullis, G.T. Horn, H.A. Erlich & N. Arnheim, 1985. Enzymatic amplification of b-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. Science 230: 1350-1354.
- Saiki, R.K., D.H. Gelfand, S. Stoffel, S.J. Scharf, R. Higuchi, G.T. Horn, K. Mullis & H.A. Erlich, 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. Science, 239, 487-491.
- Schmidt, G.W., 1994. Leitfaden zum Fischartenschutz in Nordrhein-Westfalen, Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, Recklinghausen; 58 p.

-
- Schmidt, G.W., 1996. Wiedereinbürgerung des Lachses *Salmo salar* L. in Nordrhein-Westfalen. Allgemeine Biologie des Lachses sowie Konzeption und Stand des Wiedereinbürgerungsprogramms unter besonderer Berücksichtigung der Sieg. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung & Forsten / Landesamt für Agrarordnung, LÖBF-Schriftenreihe nr. 11, 193 p.
- Schoettger, R.A. & A.M. Julin, 1967. Efficiency of MS-222 as an anesthetic for four salmonids. U.S. Fish & Wildlife Service Investigations in Fish Control 13, 15 p.
- Shearer, W.M., 1955. Homing instinct in sea trout. Nature 176: 171-172.
- Shearer, W.M., 1989. Report of the second Atlantic Salmon Scale Reading Workshop, Aberdeen, Scotland, 12-14 October 1989. ICES rapport nr. CM, M:7, 18 p.
- Sips, H.J.J., 1993. Meetplannen voor onderzoek naar de intrek van zeeforel door Nederland. Rapport bureau Waardenburg, Culemborg, 18 p.
- Sips, H.J.J., 1994A. Telemetrisch onderzoek naar de migratieroutes van Zeeforel. Voorstudie fase A: Implementatiemogelijkheden van het Nedap-telemetriesysteem. Bureau Waardenburg bv in opdracht van RWS, directie Gelderland. Rapportnr. 94.23.
- Sips, H.J.J., 1994B. Telemetrisch onderzoek naar de migratieroutes van Zeeforel. Voorstudie fase B: Voorbereiding onderzoeksprogramma. Bureau Waardenburg bv in opdracht van RWS, directie Gelderland. Rapportnr. 94.31.
- Smith, G.W., I.P. Smith, & S.M. Armstrong, 1994. The relationship between river flow and entry to the Aberdeenshire Dee by returning adult Atlantic salmon. J.Fish Biol. 45: 953-960.
- Smith, I.P. & G.W. Smith, 1997. Tidal and diel timing of river entry by adult Atlantic salmon to the Aberdeenshire Dee, Scotland. J. Fish Biol. 50: 463-474.
- Sømme, S., 1941. On the high age of smolts at migration in Northern Norway. A preliminary report. Nordske Vidensk. Akademie, Oslo. I. Mat.-Naturvklasse No. 15, 5 p.
- Stabell, O.B., 1984. Homing and olfaction in Salmonids.: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. Biol. Rev. 59: 333-388.
- Stasko, A.B., 1971. Review of field studies on fish orientation. An. New York Ac. Sci. 188: 12-29.
- Stasko, A.B. & D.G. Pincock, 1977. Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques. J. Fish. Res. Bd. Can. 34: 1261-1285.
- Steenvoorden, J.H.A.M., 1971. Onderzoek naar de achteruitgang van de visstand in Zuid-Limburgse beken en de gestuwde Maas ten gevolge van waterverontreiniging. Landbouwniversiteit Wageningen, doctoraal scriptie.
- Stein, M.A.M., 1986. Rivierliggingen van Maas en Waal in de omgeving van de Bommelerwaard, sinds de bedijking in de Middeleeuwen. In: H.J.A. Berendsen (ed.), Het landschap van de Bommelerwaard. Netherlands Geographical Studies 10: 91-110.

-
- Steinberg, L. & B. Lubieniecki, 1991. Die Renaissance der Meerforelle (*Salmo trutta trutta* L.) und erste Versuche zur Wiedereinbürgerung des Lachses (*Salmo salar* L.) In Nordrhein-Westfalen. Fischökologie 5: 19-33.
- Steinberg, L., G. Marmulla, G.W. Schmidt & J. Lehmann, 1991. Erster gesicherter Nachweis des Lachses (*Salmo salar* L.) im Gewässersystem der Sieg seit über drei Jahrzehnten. Fischökologie aktuell 5: 2-3.
- Stewart, L., 1973. Environmental engineering and monitoring in relation to salmon management. Internat. Atlantic salmon Found. Spec. Publ. Ser. 4: 297-316.
- Summerfelt, R.C. & D. Mosier, 1984. Transintestinal expulsion of surgically implanted dummy transmitters by Channel Catfish. Trans. Am. Fish. Soc. 113: 760-766.
- Thorpe, J.E., 1990. Variation in life-history strategy in salmonids. Pol. Arch. Hydrobiol. 37: 3-12.
- Thorpe, J.E. & K.A. Mitchell, 1981. Stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Britain and Ireland: discreteness and current management. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1567-1590.
- Van Beek, G., 1998. Die Fischfauna des Rhein-Maasdeltas: Bestandsaufnahme 1991-1994 zur Zukunftsperspektive. LÖBF-Mitteilungen 4/98: 45-49.
- Van Beek, G. J. van der Horst & H.W. Waardenburg, 1995. Vismonitoring benedenrivieren: september 1991 t/m september 1994. Bureau Waardenburg, rapport nr. 95.01, 88 p.
- Van de Kant, T., 1963. Ecologisch onderzoek over de vissen in de omgeving te Nijmegen. Katholieke Universiteit Nijmegen, Laboratorium voor Aquatische Oecologie, doctoraal verslag.
- Van de Ven, G.P. (red.), 1993. Leefbaar laagland: geschiedenis van de waterbeheersing en landaanwinning in Nederland. Uitgave Stichting Matrijs, Utrecht, 303 p.
- Van Drimmelen, D.E., 1965. Fischtreppen in den Niederlanden. Arch. Fischereiwiss. 16: 38-54.
- Van Esch, A., 1981. Onderzoek naar de visstand in de Maas. Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, rapport nr. ZS 81-05, 47 p.
- Vanhemelrijk, J.A.M., 1990. Visintrekmogelijkheden in de Rijn in Nederland. Rapport van de coördinatiegroep visintrekmogelijkheden zee/rivier. RWS, Dienst Binnenwateren/RIZA, rapport 90.073.
- Van Ruremonde, R., 1988. Veranderingen van de visfauna in het Nederlandse rivierengebied: een historisch overzicht. Katholieke Universiteit Nijmegen, Laboratorium voor Aquatische Oecologie, rapport nr. 87.
- Van Urk, G. & H. Smit, 1989. The Lower Rhine, geomorphological changes. In: Petts, G.E. (ed.), Historical change of large alluvial rivers: Western Europe: 167-182.
- Van Til, K., 1979. De Rijntakken van de bovenrivieren sedert 1600. Rapport Rijkswaterstaat Directie Bovenrivieren, Arnhem.
- Vauclin, V. & J.F. Luquet, 2000. Avancement du programme de restauration des poissons migrateurs du bassin du Rhin en Alsace, France (1991-1999). Bull. Fr. Pêche Piscic. 357-358: 293-309.

-
- Verspoor, E., 1988. Widespread hybridization between native Atlantic salmon and introduced brown trout. *J. Fish. Biol.* 32: 327-334.
- Videler, J.J., 1993. *Fish swimming*. Chapman & Hall, London, 260 p.
- Vriese, F.T., 1995. Implantering van transponders in salmoniden. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB-Onderzoeksrapport 1995-26, 59 p.
- Wardle, C.S., 1981. Physiological stress in captive fish. In: Hawkins, A.D. (ed.), *Aquarium systems*: 403-414.
- Webb, J.H., 1992. The behaviour of adult salmon (*Salmo salar* L.) in the River Tay as determined by radio telemetry. Scottish Agric. & Fisheries Dept., Aberdeen (UK), report nr. 52, 18 p.
- Webb, J. & A.D. Hawkins, 1989. The movements and spawning behaviour of adult salmon (*Salmo salar*) in the Girnock Burn, a tributary of the Aberdeenshire Dee, 1986. Scottish Fisheries Research Report nr. 40, 41 pp.
- Wickett, W.P., 1958. Adult returns of Pink salmon from the 1954 Fraser River planting. *Fish. Res. Bd. Can. Progr.*, report 111: 18-19.
- Winter, J.D., 1983. Underwater biotelemetry. In Nielsen, L.A. & D.L. Johnson (eds.), *Fisheries techniques*: 371-395. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Winter, H.V., J.A.M. Wiegierinck & H.J. Westerink, 2001A. Jaarrapportage passieve vismonitoring zoete Rijkswateren. Trends en samenstelling van de visstand in 2000 op basis van vangsten met fuiken en zalmsteken. Rapport RIVO Nederlands Instituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, nr. C035/01, 46 p.
- Winter, H.V., R. ter Hofstede & J.J. de Leeuw, 2001B. Schatting van de groei van zeeforel tijdens de zoutwaterfase in Nederland. Rapport RIVO Nederlands Instituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden, nr. C015/01, 26 p.
- Youngson, E.F., & E. Verspoor, 1998. Interactions between wild and introduced Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 153-160.

13 Verklarende woordenlijst

Afstrijken	Paairijpe dieren op kunstmatige wijze ontdoen van kom of kuit.
Alevin	Zie "dooierzaklarve".
Amorfe schubben	Schubben waarop geen duidelijke groeilijnen te zien zijn.
Anadroom	Vissen die op zee volwassen worden, maar in het zoete water paaïen. Het omgekeerde wordt katadroom genoemd.
Benzocaïne	Een stof die wordt toegevoegd aan het water om de vis te verdoven.
Bicoördinaat oriënterings-systeem	Een oriënteringssysteem gebaseerd op zowel lengte- als breedtegraden.
Chemoreceptie	Het ontvangen van chemische prikkels via daarvoor gespecialiseerde cellen.
Cohort	Een groep van vissen die een bepaald kenmerk gemeen heeft (bijvoorbeeld in dezelfde periode geboren).
Crude navigatie	Minder nauwkeurige manier van navigeren.
Distincte stammen	Een populatie van vissen die duidelijk te onderscheiden is van soortgenoten.
Dooierzaklarve	De vislarve die, direct na het uitkomen uit het ei, nog leeft van het materiaal uit de dooierzak (Allan & Ritter 1975).
Dummy run	Migratie vanuit zee in de benedenloop van de rivier met als belangrijkste doel het vergaren van voedsel in plaats van te gaan paaïen.
Ecological smolt window	De periode waarin de parr naar zee trekt.

Eenzeewinter vis	Vissen die na een verblijf van één winter op zee terugkeren om te gaan paaien (zie ook: "Jacobszalm").
Feromoon	Soortspecifieke stoffen die door planten en dieren worden uitgescheiden voor communicatie met soortgenoten.
Fingerling	Het stadium na het dooierzakstadium tot aan het verlaten van het paaibed (Allan & Ritter 1975).
Fototaxis	Oriëntatie op en aantrekking naar het licht. Positieve fototaxis: in de richting van het licht; negatieve fototaxis: van het licht af.
Geleidbaarheid	De mate waarin het water een elektrische stroom geleidt. De geleidbaarheid neemt toe met de hoeveelheid opgeloste zouten.
Gonade	De geslachtsklier.
Gonadenontwikkeling	Het tot ontwikkeling komen van de geslachtscellen in de geslachtsklier. Uit deze cellen ontstaan de eieren of het sperma.
Grilse	Een eenzeewinter zalm of zeeforel die als geslachtsrijp dier terugkeert naar de paaiplaats (Allan & Ritter 1975).
Groeiring	Op natuurlijke wijze ontstane markering (bijvoorbeeld op de schubben) die een groei-interruptie weergeeft.
Hengst	Een uitgepaaide zalm of zeeforel die weer op weg is naar zee.
Homing	Paaitrek naar de plaats waar de vis geboren is.
Inductiestroom	Een elektrische stroom die wordt opgewekt in een geleider onder invloed van een elektrische stroom in een andere geleider.
Isolated stock	Een vispopulatie die geen genetische uitwisseling heeft met soortgenoten.
Jacobszalmen	Kleine zalmen (1,5-4 kilo zwaar) die rond de dag van St. Jacob (25 juli) hun intrekpiek bereiken.

Katadroom	Vissen die in het zoete water volwassen worden, maar in zee paaien. Het omgekeerde wordt anadroom genoemd.
Kelt	Zie "hengst".
Land-locked	In het binnenwater opgesloten.
Lateraal	In de breedterichting.
Linea alba	De zijlijn van een vis. Het zintuig waarmee de vis o.a. drukverschillen en trillingen waarneemt.
Lithofiel	Steenminnend. Vissen die hun eieren tussen of op grind of ander stenig materiaal afzetten (lithofiele paaiers).
Longitudinaal	In de lengterichting.
Multi-variate analyse	Analyse van de afzonderlijke bijdragen van meerdere variabelen in een onderzoeksresultaat.
Multizeewinter vis	Vis die twee of meer winters op zee heeft doorgebracht alvorens het zoete water op te trekken om te paaien.
Oogpuntstadium	Het ontwikkelingsstadium van het vissenei waarin het oog van het ongeboren dier zichtbaar is.
Overheersende stroomsnelheid	Het water met de grootste stroomsnelheid op het punt waar meerdere stromen bij elkaar komen.
Osmotische druk	De druk die ontstaat in een met een waterige oplossing gevulde ruimte, omgeven door een halfdoorlatende wand, wanneer aan de buitenzijde van deze wand een waterige oplossing met een andere samenstelling wordt aangebracht.
Osmoregulatie	Het regelen van de osmotische druk in het celweefsel.
Paaimerck	Een ring op de schubben die aangelegd wordt door een groeistop tijdens de paai.
Parr	Het juveniele stadium van zalm en zeeforel vanaf het moment dat ze uit het paai bed tevoorschijn komen tot aan de trek naar zee (Allan & Ritter 1975).

Physiological smolt window	De periode waarin het smoltificeringsproces plaats vindt.
Pelagische kuil	Een net dat achter een vissersvaartuig door het water getrokken wordt en waarmee hoog in de waterkolom wordt gevestigd.
Porositeit	De mate waarin poriën aanwezig zijn.
Post smolt	Het stadium vanaf de aankomst van de smolt in zee tot het einde van de eerste winter daarop volgend (Allan & Ritter 1975).
Precocious female	Geslachtsrijpe vrouwelijke zalm of zeeforel die niet naar zee was getrokken.
Precocious male	Geslachtsrijpe manlijke zalm of zeeforel die niet naar zee was getrokken.
Predator	Een dier dat een ander dier opeet.
Pre-smolt	Het stadium tussen het parr- en smoltstadium.
Rheocline	Een gradiënt in de stroomsnelheid.
Rheotaxis	Oriëntatie op de stroming in het water. Positieve rheotaxis: gebruik makend van de stroming; negatieve rheotaxis: het vermijden van stroming.
Sandoz-ongeval	De brand bij het Zwitserse chemieconcern Sandoz, in november 1986. Het zwaar verontreinigde bluswater liep de Rijn in en veroorzaakte een enorme vissterfte. Deze ramp was aanleiding voor de Rijnoverstaten om het beleid voor de verbetering van de waterkwaliteit verder aan te scherpen en ook te streven naar een ecologisch herstel.
Schijnring	Ring op een schub die ontstaat door een groei-interruptie buiten de normale groeistop in de winter.
Schuberosie	Het afslijten van de schubben waardoor groeiringen niet meer zichtbaar zijn.
Sequentiële inprenting	Inprenting van opeenvolgende indrukken.

Smolt	Het juveniele stadium van zalm en zeeforel gedurende de trek naar zee (Allan & Ritter 1975).
Smoltificatie	De in- en uitwendige veranderingen die jonge zalmen en zeeforellen ondergaan tijdens hun trek naar zee.
Smoltificering	Zie "smoltificatie".
Strayer	Zie 'straying".
Straying	Stroomopwaartse migratie met uitsluitend het doel de omgeving te verkennen. Dit kan echter wel leiden tot paaien, ook al was dat niet het doel (Allan & Ritter 1975).
Telemetrie	Het verrichten van waarnemingen op afstand.
Thermocline	Een gradiënt in de watertemperatuur.
Tweezeewinter vis	Vis die na een verblijf van twee winters op zee terugkeert om te gaan paaien.
Trawlnet	Een zakvormig net dat achter een vissersvaartuig door het water getrokken wordt.
Variantie-analyse	Het vergelijken van de varianties van steekproeven om verschillen tussen meetwaarden te kunnen vaststellen.
Visbroed	Vislarven.
Zijlijn	Zie "linea alba".

Bijlagen

Bijlage 1 Niet functioneren van de detectiestations

Stationnummer 3: Binnen IJ, Schellingwoude

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
14-07-98	11.30	14-07-98	13.30	herleggen antennekabels
12-10-98	12.02	19-10-98	12.02	buiten werking i.v.m. werkzaamheden
08-05-00				station opgeheven

Stationnummer 4: Amsterdam-Rijnkanaal, Maarsssen

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
25-05-98	08.00	25-05-98	17.30	antenneschade
01-08-98	12.02	15-09-98	14.30	schade aan apparatuur door vandalisme
15-12-98		04-01-99		antenneschade
30-08-99		04-11-99		antenneschade

Stationsnummer 5: Spui, Zuidland

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
14-10-97	08.00	16-10-97	12.15	stroom uitgezet
11-07-98	12.00	13-07-98	15.13	stroom uitgezet
26-09-98	12.00	29-09-98	00.00	geen spanning, kapotte zekering

Stationnummer 6: Dordtsche Kil, 's-Gravendeel

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
21-04-99	12.00	27-04-99	12.07	aardlekschakelaar eruit
03-06-00	15.49	05-06-00	10.36	aardlekschakelaar eruit

Stationnummer 8: Beneden Merwede, Boven Hardinxveld

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
20-10-97	10.30	23-10-97	16.00	geen spanning
11-08-98	00.00	02-09-98	14.00	antennekabels eruit gevaren
04-06-99	13.30	07-06-99	12.00	kapotte elektriciteitskabel

Stationnummer 10: Waal, Vuren

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
29-05-00	00.02	31-05-00	15.05	blikseminslag

Stationnummer 12: Grensmaas, Stevensweert

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
21-02-99	12.00	23-02-99	13.53	aardlekschakelaar eruit

Stationnummer 13: Rijn, Xanten (BRD)

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
27-01-98		12-02-98		antenneschade
23-09-99		04-11-99		antenneschade
27-07-00		07-09-00		antenneschade

Stationnummer 14: Oude Maas, Spijkenisse

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
18-03-98	08.00	20-03-98	12.00	geen spanning
05-06-98	10.00	05-06-98	16.00	geen spanning
20-12-99		21-01-00		antenneschade

Stationnummer 15: Roer, St. Odiliënberg

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
16-09-00	00.02	21-09-00	15.49	geen spanning

Stationnummer 16: Sieg, Menden (BRD)

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
28-10-99		21-11-99		antenne buiten werking

Stationnummer 18: IJsselmeer, Kornwerderzand

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
24-02-00		25-07-00		geen betrouwbare registratie

Stationnummer 19: Haringvliet, Hellevoetsluis

Van Datum	Tijd	Tot Datum	Tijd	Reden
26-09-00		31-12-00		geen betrouwbare registratie

Bijlage 2 Overzicht van vissen waarvan de soortnaam is vastgesteld op basis van de veldkenmerken

Tag	VI-tag	Soort	Gedetecteerd	Tag	VI-tag	Soort	Gedetecteerd
62	RF0	Atlantische zalm	nee	43	RL0	zeeforel	ja
93	RN8	Atlantische zalm	nee	104	RA6	zeeforel	nee
118	RM1	Atlantische zalm	nee	147	RB8	zeeforel	nee
123	RE6	Atlantische zalm	nee	155	JA4	zeeforel	ja
148	RT3	Atlantische zalm	nee	168	RS4	zeeforel	ja
171	RT2	Atlantische zalm	ja	169	RR6	zeeforel	nee
178	RS3	Atlantische zalm	nee	193	JA5	zeeforel	nee
227	XA4	Atlantische zalm	nee	197	RR3	zeeforel	nee
270	JH1	Atlantische zalm	nee	200	RM7	zeeforel	nee
274	JB8	Atlantische zalm	ja	250	RU8	zeeforel	nee
278	XB0	Atlantische zalm	nee	407	RY1	zeeforel	nee
306	JC3	Atlantische zalm	nee	498	JM2	zeeforel	ja
309	XY4	Atlantische zalm	nee	530	JR6	zeeforel	ja
365	XC3	Atlantische zalm	nee				
376	RX6	Atlantische zalm	nee				
378	JU7	Atlantische zalm	nee				
406	XB7	Atlantische zalm	nee				
414	XF8	Atlantische zalm	nee				
429	XV4	Atlantische zalm	nee				
461	XF9	Atlantische zalm	nee				
503	JS8	Atlantische zalm	ja				
509	JT6	Atlantische zalm	nee				
546	XK9	Atlantische zalm	nee				
556	XW6	Atlantische zalm	nee				
570	XW8	Atlantische zalm	nee				
573	XM5	Atlantische zalm	ja				
578	XN7	Atlantische zalm	nee				
602	XY9	Atlantische zalm	nee				
603	XZ4	Atlantische zalm	nee				
619	XD2	Atlantische zalm	nee				
661	A13	Atlantische zalm	nee				

Bijlage 3 Operatieprotocol voor het merken van de proefdieren (Vriese 1995)

Middels een transportbak met daarin een verdovingsoplossing wordt de vis naar de operatie-opstelling gebracht. Hierbij wordt het tijdstip waarop de vis de verdoving in gaat geregistreerd. Nadat de verdoving voldoende op de vis is ingewerkt, zodat deze handelbaar is (ongeveer 5 minuten), wordt de vis op de voorbehandelingstafel in de weegbak (waarin zich een beetje verdovingsoplossing bevindt) gelegd en gewogen (tot op 1 g nauwkeurig). Belangrijk is dat de vis alleen met natte handen wordt aangepakt. Vervolgens wordt de vis op een bevochtigde meetplank gemeten. Teneinde de vis om proeftechnische redenen individueel herkenbaar te maken, wordt een VI-tag (Visible Implant tag) bij het rechter oog van de vis aangebracht.

De vis wordt overgebracht naar de operatietafel en met de buikzijde omhoog in de operatiegoot gelegd. Voorzichtig wordt de rubber manchet van het life-support systeem over de kop van de vis geschoven, waarbij er op wordt gelet dat de slang in de geopende bek van de vis steekt. De vis wordt in deze positie gefixeerd door de zijkanten van het staartdeel van de vis in de operatiegoot te ondersteunen met taps toegesneden sponzen (omhuld met een polyetheenzakje). Hierna wordt een laatste steriele doek aangebracht. Deze doek is in het midden over bijna de gehele breedte doorgeknipt en wordt rondom de operatiegoot gedrapeerd, waardoor de hechtdraad niet in aanraking kan komen met het water van de operatiebak. Na een laatste controle van het zuurstofgehalte, de temperatuur en de doorstroming van de kieuwen van de vis kan de eigenlijke operatie beginnen.

Met het scalpel wordt een incisie van 3-4 cm lengte gemaakt in het midden van de buik in de lengterichting van de vis, beginnende (gerekend van de voorzijde van de aanhechting van de buikvinnen) op 1/3 van de afstand tussen de voorzijde van de aanhechting van de buikvinnen en de voorzijde van de aanhechting van de borstvinnen. Het scalpel wordt op het beginpunt (snijrichting van staart naar kop) loodrecht op de buik geplaatst en enige mm in de buikwand gestoken, waarbij de huid en een klein deel van het spierweefsel wordt doorsneden. Ondersteund door de wijsvinger van de linkerhand (voor rechtshandigen) wordt het scalpel met de rechterhand richting kop bewogen zodat een ondiepe incisie door de huid en een deel van het spierweefsel ontstaat. Vervolgens wordt met de chirurgische pincet ('muizetand') in de linkerhand de linker incisie rand vastgepakt (zoveel mogelijk aan de kopzijde van de vis), waarna de buikwand omhoog wordt getrokken. Met het scalpel wordt (wederom loodrecht op de buik) in de incisie, vlak naast de chirurgische pincet, het resterende spierweefsel en het buikvlies voorzichtig doorstoken, waarmee een kleine opening naar de

buikholte is gemaakt. Hierna wordt de myrtenbladsonde (met de brede kant naar voren en de bolle kant omhoog) met de linkerhand via de opening een klein stukje (5-10 mm) onder de buikwand geschoven in de richting van de staart. Het scalpel wordt met de rechterhand met de punt op het zichtbare deel van de myrtenbladsonde geplaatst. Door geringe druk omhoog uit te oefenen met de myrtenbladsonde, wijkt de ondiepe incisie enigszins uiteen en kunnen sonde en scalpel in een vloeiende beweging in staartrichting worden bewogen, waarmee de complete incisie is gemaakt zonder de onderliggende organen te beschadigen.



Het maken van de incisie in de buik van de vis.

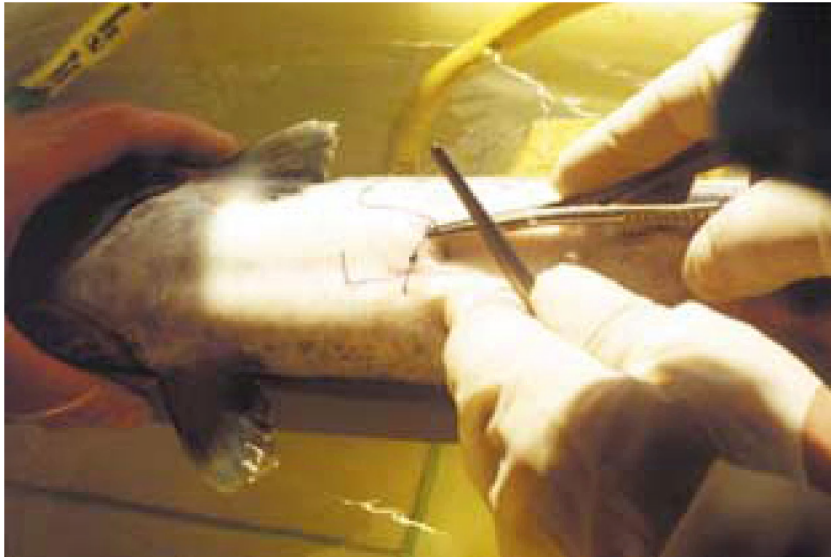
Nadat de incisie is gemaakt wordt met de wijsvinger van de linkerhand via de incisie voorzichtig gevoeld of er geen vergroeiingen of obstructies in de buikholte zijn richting bekkengordel en aanhechting van de darm aan de anus. Vervolgens wordt met een anatomische pincet een transponder uit de steriele fysiologische zoutoplossing gehaald en na afschudden van de overtollige vloeistof via de incisie ingebracht (de transponders zijn hieraan voorafgaand zeer goed gereinigd en gesteriliseerd met benzalkonium-chloride oplossing). Door gebruik te maken van de wijsvinger van de linkerhand wordt de transponder in de buikholte in staartrichting geschoven, zodanig dat wanneer de vis weer zijn normale zwempositie heeft de transponder rust op de bekkengordel van de vis.



Het inbrengen van de transponder.

Vervolgens worden losse schubben en slijmresten van de buitenzijde van de incisie verwijderd en kan het hechten plaats vinden. Met de chirurgische pincet wordt de linker incisierand vastgepakt en de hechtnaald met de naaldvoerder enkele mm's vanaf de rand ingestoken. Door de incisierand iets omhoog en naar buiten te draaien kan de precieze diepte van doorsnijding van het spierweefsel worden bepaald. Het buikvlies wordt dus niet meegehecht en de hechtingen doorsnijden dan ook niet de gehele buikwand. Naald en draad worden grotendeels door de linker incisierand getrokken voordat de naald in het spierweefsel van de rechter incisierand wordt gestoken. Met de chirurgische pincet wordt vervolgens de rechter incisierand vastgepakt en iets omhoog en naar buiten gedraaid, zodat de naald op exact dezelfde diepte in het spierweefsel wordt gestoken, waarna deze op enige mm's afstand van de rechter incisierand weer naar buiten komt. Met een dubbele platte knoop wordt de hechting vastgezet. Belangrijk is dat de hechting strak genoeg zit om een goede samengroeiing van de incisieranden mogelijk te maken. Door de naald op dezelfde diepte door het spierweefsel te voeren, wordt voorkomen dat bij het aantrekken van de hechting de ene incisierand over de andere wordt getrokken. Verder dient zoveel mogelijk spierweefsel te worden meegehecht (zonder dat de buikwand geheel wordt doorsneden) om de hechting voldoende stevigheid te geven. In de regel zijn 4 afzonderlijke hechtingen voldoende om de incisie goed te sluiten. Overtollig hecht draad wordt afgeknipt (5 mm vanaf de knoop).

Na het beëindigen van de implanteringsprocedure wordt de vis in een transportbak met vers water overgebracht naar het opslagbekken. Om het bijkomen uit de verdoving te versnellen dient de vis enkele minuten onder water in de vers watertoevoer te worden gehouden, zodat voldoende zuurstofrijk water langs de kieuwen stroomt. Wanneer de vis weer regelmatige en goed waarneembare kieuwventilatiebewegingen maakt, kan deze worden losgelaten in het bekken.



De operatiewond wordt dichtgenaaid.

Gedurende de implantering wordt zo schoon mogelijk gewerkt om het infectierisico te minimaliseren. Alle materialen die met de vis in aanraking komen (transport- en operatiebak, schepnet, operatiegoot, rubber manchet van het life-support systeem enz.), worden vooraf goed gereinigd met de benzalkoniumchloride-oplossing en nagespoeld met kraanwater. De operatiebenodigdheden (scalpel, pincetten, sonde enz.) en de transponders worden schoongemaakt en voorafgaand aan de operatie enkele uren bewaard in de benzalkoniumchloride-oplossing. Vlak voor gebruik worden deze afgespoeld met gedestilleerd water om resten van de benzalkoniumchloride-oplossing te verwijderen en nagespoeld met steriele fysiologische zoutoplossing. Gewerkt wordt met steriele handschoenen die bij elke nieuwe vis worden gewisseld. Dit laatste geldt ook voor het steriele lemmet van het scalpel, het hechtmateriaal en de steriele doek die om de operatiegoot wordt gedrapeerd. De overige steriele afdekdoeken worden gelijktijdig met de verdovingsoplossing gewisseld. Na elke vis worden de operatiebenodigdheden gereinigd met benzalkoniumchlorideoplossing en afgespoeld met gedestilleerd water en steriele fysiologische zoutoplossing. Tijdens de operatie van

een vis worden eventuele losse schubben, slijm- en bloedresten, voor zover deze aan de sonde of het scalpel zitten, afgeveegd aan een steriele doek, waarna de instrumenten worden gespoeld in het bekglas met de steriele fysiologische zoutoplossing, om te voorkomen dat deze resten in de buikholte van de vis terechtkomen. Bij de implanteringsprocedure vinden geen preventieve medische behandelingen plaats (zoals injectie van antibiotica of het aanbrengen van antibiotische zalf enz.).



De vis wordt uit de verdoving bijgebracht.

Bijlage 4 Migratieroutes zeeforel

Vis	Migratieroute ¹	Opmerkingen
41 RR5	HV ² → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek → Nederrijn → Pannerdensch Kanaal → Rijn // <i>Rijn</i>	Terug gevangen bij Wesel (kmr. 815) op 30 januari 1998
43 RL0	NW → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil	
44 JU9	KW → IJsselmeer	Terug gevangen op 25 mei 1999 in het IJsselmeer
44 XE8	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn	
54 RH7	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Lek	
60 RH8	HV → Noordzee → Waddenzee → IJsselmeer	Terug gevangen 22 aug.1997 in het IJsselmeer bij Andijk
64 XS0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal	Terug gevangen bij Woudrichem (kmr. 954) op 7 juli 1999
65 RL3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	
80 RL5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → Noordzee	1 ^e poging juni 1997
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	2 ^e poging juni 1998
81 RJ5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal	
83 RJ4	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek	

1 In Romeins schrift: stroomopwaartse migratie; cursief: stroomafwaartse migratie; onderstreept: meest waarschijnlijke route

2 Een tweeletterige aanduiding voor de locatie waar de vissen zijn gevangen, gemerkt en weer uitgezet.

KW = Waddenzee, Kornwerderzand

DO = Waddenzee, Den Oever

NW = monding Nieuwe Waterweg

HV = buitendelta Haringvliet

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
84 RN0	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Dordtsche Kil	
90 RM2	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord → Lek // Lek → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
100 RK8	NW → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <u>Bergsche Maas</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
101 RK7	NW → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	
102 RK5	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	
107 RL6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas	
109 RA9	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord	
111 RM3	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
115 RE2	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede // <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
117 RD0	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas // <u>Maas</u> → <u>Bergsche Maas</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
124 JD7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // <u>Rijn</u> → <u>Waal</u> → <u>Beneden Merwede</u> → ↓↑ Beneden Merwede <u>Dordtsche Kil</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
132 RE3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal // <u>Waal</u> → ↓↑ Dordtsche Kil <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
133 RZ1	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	1 ^e poging juli 1998
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → ↓↑ Dordtsche Kil Rijn → Sieg // <u>Sieg</u> → <u>Rijn</u> → <u>Waal</u> → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → ↓↑ Beneden Merwede <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	2 ^e poging 1999/2000
134 JE7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil → Sieg // <u>Sieg</u>	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
137 RD4	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Dordtsche Kil Beneden Merwede	
139 JF3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Beneden Merwede	
142 RB3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas // Maas → Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee	Terug gevangen in de Noordzee op 29 april 1998
142 JB7	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn // Rijn → Pannerdensch Kanaal → IJssel → <u>Ketelmeer</u> → <u>IJsselmeer</u> → <u>Waddenzee</u>	
144 RD3	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → ↓↑ Noord Beneden Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Waal → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
145 RB9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas // Oude Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee	1 ^e poging nov. 1997
	Noordzee → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → // <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Dordtsche Kil</u> → <u>Oude Maas</u> → <u>Spui</u> → <u>Haringvliet</u>	2 ^e poging nov./dec. 1997
	Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil // <u>Oude Maas</u> → <u>Spui</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	3 ^e poging dec. 1997, terug gevangen 17 dec. 1997 in buitendelta Haringvliet
150 RB6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Beneden Merwede	
153 RC3	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal // → <u>Waal</u> → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	1 ^e poging augustus 1997
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn	2 ^e poging mei 1998
155 JA4	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // <u>Waal</u> → ↓↑ Dordtsche Kil <u>Beneden Merwede</u>	
156 RM8	KW → IJsselmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
157 JA9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil // <u>Dordtsche Kil</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
166 RP0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	Terug gevangen op 7 nov. 1997 benedenstrooms van de stuw bij Iffezheim, opnieuw bovenstrooms uitgezet

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
168		
RS4	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	
174 RP5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i> // <i>Rijn</i>	Terug gevangen 8 feb. 1998 bij Monheim (kmr. 713)
174 JB2	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn // <i>Rijn</i> → <i>Pannerdensch Kanaal</i> → <i>IJssel</i> → <i>Ketelmeer</i> → <u>IJsselmeer</u> → <u>Waddenzee</u>	
179 RS6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → ↓↑ Bergsche Maas Nieuwe Merwede → Waal // <i>Waal</i> → <i>Beneden Merwede</i> → <i>Oude Maas</i> → <i>Spui</i> → <i>Haringvliet</i>	1 ^e poging juli 1997
	Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	2 ^e poging juli 1997
180 RP4	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede // <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
181 RS5	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → Nieuwe Maas → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
182 RP3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Dordtsche Kil</i> → <i>Noord</i> → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
186 RM5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
196 RN7	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn	Terug gevangen bij de Kùhkopf (kmr. 474) op 6 december 1997
198 RP6	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i> → <i>Waal</i> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
202 RX4	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i> → <i>Pannerdensch Kanaal</i> → <i>Nederrijn</i> → <i>Lek</i> → <i>Nieuwe Merwede</i> → <i>Nieuwe Maas</i> → <u>Noordzee</u>	Terug gevangen in Zuid-Noorwegen, 16 juni 1999
203 RZ4	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	
204 RZ3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // <i>Waal</i> → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
208 RW1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → // <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → ↓↑ Dordtsche Kil ↓↑ Spui <u>Noordzee</u>	
216 RW9	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
217 RX0	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
219 RZ5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i>	
220 RZ6	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Lek → Rijn	
227 RV4	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil // <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → Noordzee	Terug gevangen in de buitendelta Haringvliet op 15 nov. 1998
240 RU7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas // <i>Oude Maas</i> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u> Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn	1 ^e poging feb. 1998 2 ^e poging juni 1998
241 XP8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas ↓↑ Dordtsche Kil	
243 XN8	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal // <i>Waal</i> → <i>Beneden Merwede</i> → Noord → <i>Nieuwe Maas</i> → <i>Nieuwe Waterweg</i> → <i>Oude Maas</i> → <i>Spui</i> → <i>Haringvliet</i> <i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Bergsche Maas</i> // <i>Bergsche Maas</i> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	1 ^e poging juni/juli 1999 2 ^e poging juli 1999
246 RU4	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede // <i>Beneden Merwede</i> → <i>Oude Maas</i> → <i>Dordtsche Kil</i> Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	1 ^e poging jan. 1998 2 ^e poging jan. 1998
249 RU6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord // <i>Noord</i> → <i>Oude Maas</i> → <i>Spui</i> → <i>Haringvliet</i> → <u>Noordzee</u> ↓↑ Dordtsche Kil	
252 JE3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord // <i>Noord</i> → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
254 JA0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn	
269 XC0	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel	
280 XA5	KW → IJsselmeer	Terug gevangen 12 juli 2000 in het IJsselmeer
302 XS6	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek	Terug gevangen 2 aug. 1999 bij Hagestein

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
309 JU8	KW → IJsselmeer	Terug gevangen 15 maart 1999 in het IJsselmeer
320 XP7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Waal → Beneden Merwede → Noord → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
324 JW1	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
330 XT1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → Noordzee ↓↑ Dordtsche Kil	Terug gevangen 5 mei 2000 in de Waddenzee bij Norderney
331 XP9	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
333 XT4	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas // Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee ↓↑ ↓↑ Lek Noord	1 ^e poging juli 1999
	Noordzee → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas</i> → ↓↑ Spui <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Dordtsche Kil</i> → <i>Oude Maas</i>	2 ^e poging nov. 1999
	Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	3 ^e poging sept. 2000
341 JV9	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel // <i>IJssel</i> → <i>Ketelmeer</i> → <i>IJsselmeer</i>	Terug gevangen 8 juni 1999 in het IJsselmeer
342 XR1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Beneden Merwede	
343 XT5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Noord	
344 JW8	KW → IJsselmeer	Terug gevangen 6 mei 1999 in het IJsselmeer
352 RY2	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
354 JX2	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → // <i>Oude Maas</i> → <i>Nieuwe Waterweg</i> Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek → Nederrijn → Pannerdensch Kanaal → Rijn	1 ^e poging mei 1999 2 ^e poging juni 1999 Terug gevangen op 5 juni 1999 bij Boppard (kmr. 570)

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
356 XT3	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Waal → Nieuwe Merwede → Hollandsch Diep ↓↑ Beneden Merwede → Haringvliet → Noordzee	
357 XS3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil	
359 XB9	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn // Rijn → Pannerdensch Kanaal → IJssel → Ketelmeer → IJsselmeer	
360 JU2	HV → Haringvliet → // Haringvliet → Noordzee ↓↑ Spui	Terug gevangen in de Noordzee op 12 maart 1999
363 JX1	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → Zwartemeer → Zwartewater → Overijsselse Vecht // Overijsselse Vecht → Zwartewater	
372 XR8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Noord → Lek	
373 JV3	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdens Kanaal // Waal → Beneden Merwede ↓↑ Noord	1 ^e poging juni 1999
	Beneden Merwede → Waal → Rijn	2 ^e poging juni 1999
377 XT0	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Noordzee	1 ^e poging juli 1999
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Noordzee	2 ^e poging juni 2000
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas	3 ^e poging sept. 2000
378 RX5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn → Dordtsche Kil ↓↑ Dordtsche Kil Sieg → Bröl	Terug gevangen in de Bröl op 3 okt. 1998
378 XT9	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil	
382 XR5	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → // Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee	
389 XB8	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn // Rijn → Waal → Beneden Merwede	
396 JA6	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord	
404 RX9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn ↓↑ Beneden Merwede	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
409	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn → Sieg // Sieg → Rijn → Waal → Beneden Merwede → Noord → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
410	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn → Sieg // Sieg → Rijn → Waal → Beneden Merwede → Noord → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
411	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
415	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel	
416	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil // Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Haringvliet	1 ^e poging aug. 1998
	Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Spui ↑↓ Pannerdensch Kanaal → Nederrijn → Lek → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	2 ^e poging sept. 1998
417	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
420	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek ↓↑ Noord	
432	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal // JR0 ↓↑ Lek Waal → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
434	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee Noordzee → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek	1 ^e poging juni 1999 2 ^e poging juli 1999 11 aug. 1999 dood aangetroffen in de Lek bij Vianen
435	HV → Haringvliet	
436	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal	
437	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn	
440	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn → Sieg // Sieg	
444	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
450	KW → IJsselmeer	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
451 JN8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil	
452 JR2	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn → Dhünn // <i>Dhünn</i> → <i>Rijn</i>	Terug gevangen en opnieuw uitgezet op 14 nov. 1999 in de Dhünn; 9 dec. 1999 terug gevangen bij Düsseldorf (kmr. 730)
455 A93	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord // <i>Noord</i> → <u>Nieuwe Maas</u> → ↓↑ Dordtsche Kil <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
457 XL4	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Noord → Lek // <i>Lek</i> → <i>Noord</i> // Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn	
464 XH7	DO → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn → Sieg	
465 JR4	HV → Haringvliet → Spui → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
466 A91	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil	
467 A94	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
477 JZ7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn → Sieg // <i>Sieg</i> ↓↑ Beneden Merwede	
479 JZ8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
480 JY3	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
492 JS6	HV → Haringvliet → Spui // → <i>Oude Maas</i> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
494 XM4	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // <i>Waal</i> → <i>Nieuwe Merwede</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → <i>Noordzee</i> Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i>	1 ^e poging juni 1999 2 ^e poging okt./nov. 1999
496 JS3	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
497 A43	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i> → <i>Waal</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → <i>Noordzee</i>	1 ^e poging juni 2000
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn	2 ^e poging okt. 2000
498 JM2	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	Terug gevangen bij Porz (kml. 679) op 7 okt. 1999
499 JS9	HV → <i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal	
501 JM4	KW → Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil // → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → <i>Noordzee</i>	1 ^e poging juni 1999
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede // <i>Beneden Merwede</i>	2 ^e poging juni 1999
505 XF5	HV → <i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Bergsche Maas</i> // <i>Bergsche Maas</i> → ↓↑ Spui <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> ↓↑ <i>Dordtsche Kil</i>	1 ^e poging mei 2000
	<i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Bergsche Maas</i> // <i>Bergsche Maas</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → <i>Spui</i>	2 ^e poging okt. 2000
507 JZ2	HV → <i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede // <i>Nieuwe Merwede</i> → <i>Hollandsch Diep</i> ↓↑ <i>Dordtsche Kil</i>	1 ^e poging sept. 1999
	<i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal	2 ^e poging sept./okt. 1999
511 JM7	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas // <i>Oude Maas</i> → <u><i>Nieuwe Waterweg</i></u> → <u><i>Noordzee</i></u>	
514 JZ0	HV → <i>Haringvliet</i> → Spui → Oude Maas → Dordtsche Kil → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i>	
515 JM5	HV → <i>Haringvliet</i>	
517 JS7	HV → <i>Haringvliet</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Beneden Merwede	
518 JM3	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
520 A27	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
523 XL2	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → <i>Hollandsch Diep</i> → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
525 XJ8	DO → IJsselmeer (via Kornwerderzand) → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn → Sieg	
526 JZ4	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn → Sieg → Agger // Agger → Sieg → <u>Rijn</u>	Terug gevangen en opnieuw uitgezet in de Agger, 28 juni 1999
527 JZ9	KW → IJsselmeer	Terug gevangen 26 juni 1999 in het IJsselmeer
527 XJ7	DO → IJsselmeer	Terug gevangen 8 juni 2000 in het IJsselmeer
527 B08	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil	
530 JR6	KW → IJsselmeer → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
532 JN1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Dordtsche Kil	
533 JS1	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn ↓↑ Beneden Merwede	
535 JP5	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → // <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
538 JS0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
539 XL1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
548 XL6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede // <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u>	
549 XM8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Waal → Beneden Merwede → Noord → <u>Nieuwe Maas</u> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
551 XP0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn ↓↑ Beneden Merwede	
554 XK1	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → <u>Rijn</u>	Xanten niet in bedrijf op moment van mogelijke passage
559 A92	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
561 XY0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // Waal → Nieuwe Merwede → Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee	Terug gevangen op 24 nov. 1999 in de buitendelta Haringvliet
566 XN9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
568 XX9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal ↓↑ Dordtsche Kil	
574 XP1	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn	
575 XY2	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → Nieuwe Maas → Nieuwe Waterweg → Noordzee	1 ^e poging juli-okt. 1999
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → Nieuwe Maas → ↓↑ Oude Maas Nieuwe Waterweg → Noordzee	2 ^e poging feb.-juli 2000
577 XN6	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // Waal → <u>Nieuwe</u> <u>Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
583 XC7	KW → IJsselmeer (via Den Oever) → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn → Lahn	Terug gevangen op 14 okt. 2000 in de monding van de Lahn
584 XT8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal // Waal → ↓↑ Beneden Merwede Nieuwe Merwede → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas ↓↑ Spui	1 ^e poging juni 1999
	Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn // Rijn ↓↑ Noord	2 ^e poging mei 2000, terug gevangen op 21 mei 2000 bij Rees (kmr. 837)
585 XU6	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas // Maas → Bergsche Maas → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
591 A62	HV → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Lek // Lek → Noord // Noord → Beneden Merwede	
592 A49	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // Bergsche Maas → ↓↑ Dordtsche Kil Hollandsch Diep → Haringvliet → Noordzee	
594 XF3	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
597 XU7	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn // Rijn → Waal → <u>Nieuwe Merwede</u> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	

Vis	Migratieroute	Opmerkingen
600 XV0	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn	
601 XM3	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil	
604 XY6	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas</i> // Bergsche Maas	Terug gevangen 20 nov. 2000 in de Bergsche Maas, opnieuw uitgezet bovenstrooms stuw Grave
613 XC2	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn → Sieg	
614 XC4	KW → IJsselmeer (via Den Oever) → Ketelmeer → IJssel → Pannerdensch Kanaal → Rijn	
624 A85	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal ↓↑ Beneden Merwede	Terug gevangen 19 aug. 2000 in de Waal bij IJzendoorn
629 XL9	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil	
630 A84	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn → Sieg	
632 A90	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep // <i>Hollandsch Diep</i> → <i>Haringvliet</i> → <u>Noordzee</u> ↓↑ Dordtsche Kil	1 ^e poging juni 2000
	Noordzee → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	2 ^e poging nov. 2000; terug gevangen 20 nov. 2000 in de Bergsche Maas, opnieuw uitgezet bovenstrooms stuw Grave
633 A82	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	
636 A88	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas → Maas	
637 A60	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal → Rijn	
641 A81	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui // <i>Spui</i> → <i>Haringvliet</i> → <u>Noordzee</u>	
645 A55	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep	Terug gevangen 27 juni 2000 in Hollandsch Diep bij brug Moerdijk
648 A59	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Spui → Haringvliet → Hollandsch Diep → Bergsche Maas	

Bijlage 5 De intrek van de Atlantische zalm

Tijdens het onderzoek werden 80 Atlantische zalmen gemerkt. De meeste dieren (75 stuks) werden gevangen en vervolgens weer uitgezet in de buitendelta van het Haringvliet, met name in de maanden juni en juli (tabel 1). De overige vijf dieren werden gevangen in de Waddenzee bij Kornwerderzand (2 stuks in oktober 1998 en maart 1999), in de monding van de Nieuwe Waterweg (2 stuks in oktober 1997) en in het Noordzeekanaal (1 exemplaar in november 1999).

Tabel 1

Aantal gemerkte Atlantische zalmen per maand in de buitendelta van het Haringvliet.

Maand	Jaar					totaal
	1996	1997	1998	1999	2000	
januari	1					1
februari						0
maart					3	3
april				1	1	2
mei			1	5	4	10
juni				13	8	21
juli		5		20		25
augustus						
september			1			1
oktober			3	2		5
november			3			3
december			4			4
totaal	1	5	12	41	16	75

Op één uitzondering na bedroeg het gewicht van de transponder minder dan 3% van het lichaamsgewicht van de gemerkte dieren. In vergelijking met de gemerkte zeeforellen was de Fulton index voor de Atlantische zalm relatief laag (tabel 2). Dat komt omdat de Atlantische zalm een slankere vis is dan de zeeforel waardoor de lengte/gewichtsrelatie ook lager is.

Tabel 2

Biometrische gegevens van de gemerkte Atlantische zalmen.

Waarde	Gewicht (g)	Tot. Lengte (cm)	Fulton Index
Minimum	1.025	50,4	0,55
Maximum	9.815	94,9	1,18
Mediaan	2.910	69,9	0,89

Wordt de lengte/gewichtsrelatie van de gemerkte Atlantische zalm vergeleken met een "standaard" relatie zoals gebruikt in de Canadese "Salmometer"¹ dan kan geconcludeerd worden dat het gewicht van de gemerkte dieren (tabel 3) sterker toenam met de vorklengte dan in de "standaard" relatie zoals gebruikt in de Salmometer. De lengte/gewichtsrelatie in de Salmometer kan worden beschreven met de vergelijking: gewicht = 0,0323*vorklengte^{2,745} (gewicht in g en lengte in cm; range 48-133 cm; R²= 0,995).

Op basis daarvan waren dieren met een vorklengte van 50 cm ongeveer 20% lichter dan ze volgens de Salmometer hadden moeten zijn. Dit verschil nam af tot nul bij een vorklengte van ongeveer 92 cm.

Tabel 3

De relatie tussen de lengte van de gemerkte Atlantische zalm en het gewicht volgens de vergelijking: gewicht = a x lengte^b (gewicht in g en lengte in cm).

Gewicht berekend uit	a	b	n	R ²
Vorklengte	0,0080	3,053	80	0,924
Totale lengte	0,0075	3,038	80	0,909

Van slechts zeven van de 80 gemerkte Atlantische zalmen werd intrek waargenomen (tabel 4): één exemplaar (378/JU2) werd op het IJsselmeer gevangen en ook weer terug gezet (om vervolgens opnieuw te worden gevangen in de Spuikom van de spuisluisen bij Den Oever), de overige zes werden waargenomen op één of meerdere detectiestations. Twee exemplaren zwommen de Rijn op tot voorbij Xanten; een van beiden (158/JE1) deed dat pas ongeveer een jaar (349 dagen) na het merken. Op de Bergsche Maas werd een exemplaar gedetecteerd (503/JS8) waarvan mag worden aangenomen dat die een dummy run gemaakt heeft (tabel 5). In één maand tijd (periode 16 juni - 16 juli 1999) werden door dit dier verschillende gebieden verkend.

Tabel 4

Intrek van Atlantische zalmen vanuit de kustwateren (gebaseerd op detecties en terugvangsten).

Naar \ Van	Haringvliet buitendelta	Monding Nieuwe Waterweg	Waddenzee omgeving Afsluitdijk
Haringvliet	3		
Nieuwe Waterweg (via Noordzee)	1	2	
IJsselmeer (via Waddenzee)			1

1 Bron: DFO, Canada
http://www.nfl.dfo-mpo.gc.ca/FM/rm/recfish/ang_guide_01/angguide_part27.htm

De beide Atlantische zalmen die stroomopwaarts voorbij Xanten zwommen hebben naar alle waarschijnlijkheid aan de paai deelgenomen. De ene verbleef bovenstrooms van Xanten in de periode 05-11-1999 t/m 13-01-2000, de andere verbleef in het stroomgebied van de Sieg in de periode 18-09-2000 t/m 31-12-2000, waarna van dit exemplaar terugkeer naar zee kon worden vastgesteld.

.....
Tabel 5

Afgelegde migratieroutes door de Atlantische zalm.

Vis	Migratieroute ¹	Opmerkingen
158 JE1	HV ² → Nieuwe Waterweg → Nieuwe Maas → Noord → Beneden Merwede → Waal → Rijn // <i>Rijn</i>
171 RT2	NW → Nieuwe Waterweg → Oude Maas // <i>Oude Maas</i> → <u>Nieuwe Waterweg</u> → <u>Noordzee</u>	
378 JU7	KW → IJsselmeer // <i>IJsselmeer</i> → <i>Waddenzee</i>	Gevangen in de spuikom bij Den Oever, (Waddenzee) 5 aug. 1999
383 XS2	HV → Haringvliet → Spui // <i>Spui</i> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	
503 JS8	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal // <i>Waal</i> → <i>Hollandsch Diep</i>	1 ^e poging juni 1999
	Hollandsch Diep → Bergsche Maas // <i>Bergsche Maas</i> → <i>Hollandsch Diep</i>	2 ^e poging juli 1999
	Hollandsch Diep → Waal // <i>Waal</i> → <u>Hollandsch Diep</u> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u>	3 ^e poging 1999
573 XM5	HV → Haringvliet → Hollandsch Diep → Dordtsche Kil → Oude Maas → Beneden Merwede → Waal	
702 A53	HV → Nieuwe Waterweg → Oude Maas → Dordtsche Kil → Hollandsch Diep → Nieuwe Merwede → Waal → Rijn → Sieg // <i>Sieg</i> → <i>Rijn</i> → <i>Waal</i> → <i>Hollandsch Diep</i> → <u>Haringvliet</u> → <u>Noordzee</u> ↓↑ Dordtsche Kil	

1 In Romeins schrift: stroomopwaartse migratie; cursief: stroomafwaartse migratie; onderstreept: meest waarschijnlijke route

2 Een tweeletterige aanduiding voor de locatie waar de vissen zijn gevangen, gemerkt en weer uitgezet.

KW = Waddenzee, Kornwerderzand

HV = buitendelta Haringvliet

