

Het belang van de ruimtelijke rangschikking van gebieden voor het voorkomen van soorten in de Noordzee en kustwateren

implicaties voor locatiekeuze en succes van herstelmaatregelen



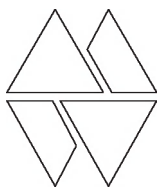
Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Het belang van de ruimtelijke rangschikking van gebieden voor het voorkomen van soorten in de Noordzee en kustwateren

implicaties voor locatiekeuze en succes van herstelmaatregelen

One of the main objectives in ecology is to describe and explain the distribution of species

Earl & Farnham 1983



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Postbus 365, 4100 AJ Culemborg
Telefoon 0345 - 512710, Fax 0345 - 519849
e-mail wbb@buwa.nl website: www.buwa.nl



Ministerie van Verkeer en Waterstaat
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ

opdrachtgever: Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
18 april 2002
rapport nr.: 01-123

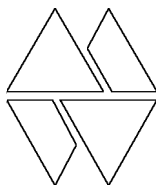
Status uitgave:	Eindrapport
Rapport nr.:	01-123
Datum uitgave:	18 april 2002
Titel:	Het belang van de ruimtelijke rangschikking van gebieden voor het voorkomen van soorten in de Noordzee en kustwateren
Subtitel:	Implicaties voor locatiekeuze en succes van herstelmaatregelen
Samenstellers:	dr. Godfried W.N.M. van Moorsel (ecosub) drs. Sietse Bouma drs. Martien (A.) J.M. Meijer ir. Richard H. Witte drs. Ing. Rob Lensink drs. Martin J.M. Poot ir. Jan M. Reitsma drs. G� C.W. van Beek
Aantal pagina's inclusief bijlagen:	224
Project nr.:	01-088
Projectleider:	drs. A.J.M. Meijer
Naam en adres opdrachtgever:	Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ Postbus 20907, 2500 EX 's-Gravenhage
Referentie opdrachtgever:	Overeenkomst RKZ-972
Akkoord voor uitgave:	Directeur Bureau Waardenburg bv drs. A.J.M. Meijer
Paraaf:	

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

  Bureau Waardenburg bv / Rijksinstituut voor Kust en Zee

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets uit dit rapport mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt worden d.m.v. druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de opdrachtgever hierboven aangegeven en Bureau Waardenburg bv, noch mag het zonder een dergelijke toestemming worden gebruikt voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

Het kwaliteitssorgstelsel van Bureau Waardenburg bv is door CERTIKED gecertificeerd overeenkomstig ISO 9001.



Bureau Waardenburg bv

Adviseurs voor ecologie & milieu

Postbus 365, 4100 AJ Culemborg
Telefoon 0345 - 512710, Fax 0345 - 519849
e-mail wbb@buwa.nl website: www.buwa.nl

Inhoud

Voorwoord	7
1 Inleiding.....	9
1.1 Achtergrond	9
1.2 Doelstelling van deze studie.....	10
1.3 Terminologie	13
1.4 De definitiestudie, een eerste verkenning.....	15
1.4.1 Procedure	15
1.4.2 Ruimte- en tijdschalen.....	16
1.4.3 Studiegebied	18
1.4.4 Soortselectie.....	18
1.5 Biologische eigenschappen.....	22
1.5.1 Geografisch verspreidingsgebied.....	22
1.5.2 Levensstrategie	23
1.5.3 Overig.....	28
1.6 Aard van de Nederlandse kust.....	28
1.7 Literatuur	29
2 Methoden	31
2.1 Literatuur search	31
2.2 Interviews	31
2.3 Workshop	32
2.4 Samenstelling rapportage.....	33
3 Hogere planten	35
3.1 Inleiding	35
3.1.1 Hogere planten in relatie tot het studiegebied	35
3.1.2 Geografische verspreiding	36
3.1.3 Levensstrategie	36
3.1.4 Dispersie	36
3.1.5 Voorkomende soorten en soortselectie	37
3.2 Soorten van ondiep zout getijdewater	38
3.2.1 Inleiding.....	38
3.2.2 Zeegrass (<i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i>)	39
3.3 Soorten van kwelders en schorren	43
3.3.1 Algemeen	43
3.3.2 Slijkgras (<i>Spartina anglica</i> en <i>Spartina maritima</i>)	46
3.3.3 Relatie met natuurontwikkeling	49
3.4 Soorten van zandige kusten.....	51
3.4.1 Inleiding.....	51
3.4.2 Zeeraket (<i>Cakile maritima</i>).....	53
3.4.3 Relatie met natuurontwikkeling	54
3.5 Samenvatting en conclusies hogere planten	55
3.5.1 Samenvatting.....	55
3.5.2 Kennisleemten	56
3.5.3 Conclusies.....	57

3.6	Literatuur hogere planten.....	58
4	Zeewieren	63
4.1	Inleiding	63
4.1.1	Zeewieren in relatie tot het studiegebied	63
4.1.2	Geografische verspreiding	63
4.1.3	Zonering en expositie	64
4.1.4	Levensstrategie	65
4.1.5	Dispersie	67
4.1.6	Soortengroepen.....	70
4.2	Litorale zeewieren.....	70
4.2.1	Algemeen	70
4.2.2	Blaaswier (<i>Fucus vesiculosus</i>).....	70
4.3	Sublitorale zeewieren	72
4.3.1	Algemeen	72
4.3.2	Japans bessenwier (<i>Sargassum muticum</i>).....	73
4.4	Samenvatting en conclusies zeewieren	76
4.4.1	Samenvatting.....	76
4.4.2	Kennisleemten	77
4.4.3	Conclusies.....	77
4.5	Literatuur zeewieren.....	78
5	Macrobenthos	81
5.1	Inleiding macrobenthos	81
5.1.1	Macrobenthos in relatie tot het studiegebied	81
5.1.2	Schaal.....	81
5.1.3	Dispersie	82
5.1.4	Keuze voorbeeldsoorten	88
5.2	Wad/estuariën litoraal	89
5.2.1	Algemeen	89
5.2.2	Nonnetje (<i>Macoma balthica</i>)	90
5.3	Wad/estuariën sublitoraal	93
5.3.1	Algemeen	93
5.3.2	Gewone garnaal (<i>Crangon crangon</i>).....	93
5.4	Hard substraat litoraal.....	96
5.4.1	Algemeen	96
5.4.2	Purperslak (<i>Nucella lapillus</i>).....	97
5.5	Hard substraat sublitoraal.....	98
5.5.1	Algemeen	98
5.5.2	Zeeanjer (<i>Metridium senile</i>)	99
5.6	Noordzee kustzone.....	101
5.6.1	Algemeen	101
5.6.2	Halfgeknotte strandschelp (<i>Spisula subtruncata</i>).....	103
5.7	Noordzee offshore.....	105
5.7.1	Algemeen	105
5.7.2	Noordkromp (<i>Arctica islandica</i>).....	105
5.8	Samenvatting & conclusies ongewervelden	108
5.8.1	Samenvatting	108
5.8.2	Kennisleemten	109

	5.8.3	Conclusies.....	109
	5.9	Literatuur ongewervelden	110
6		Vissen	117
	6.1	Inleiding	117
	6.2	Verplaatsingen van vissen in relatie tot externe factoren.....	118
	6.2.1	Het medium water	118
	6.2.2	Zoutgehalte	118
	6.2.3	Eutrofiëring, saprobiëring en microverontreinigingen	119
	6.2.4	Stromingen.....	120
	6.2.5	Temperatuur	120
	6.2.6	Visverplaatsingen met anthropogene oorzaak	121
	6.3	Mariene pelagische en demersale vissoorten	121
	6.3.1	Algemeen	121
	6.3.2	Haring (<i>Clupea harengus</i>).....	122
	6.4	Mariene bentische vissoorten	124
	6.4.1	Algemeen	124
	6.4.2	Stekelrog (<i>Raja clavata</i>)	125
	6.5	Estuariene vissoorten.....	125
	6.5.1	Algemeen	125
	6.5.2	Bot (<i>Platichthys flesus</i>).....	126
	6.6	Anadrome vissoorten	127
	6.6.1	Algemeen	127
	6.6.2	Zeeforel (<i>Salmo trutta trutta</i>)	128
	6.6.3	Spiering (<i>Osmerus eperlanus</i>)	128
	6.7	Katadrome vissoorten - de Paling (<i>Anguilla anguilla</i>)	129
	6.8	Samenvatting en conclusies vissen.....	130
	6.8.1	Samenvatting.....	130
	6.8.2	Kennisleemten	132
	6.8.3	Conclusies.....	132
	6.9	Literatuur vissen.....	133
7		Vogels.....	137
	7.1	Inleiding	137
	7.1.1	Levenscyclus fasen in ruimte en tijd	138
	7.1.2	Schaal.....	140
	7.1.3	Verplaatsingen.....	142
	7.1.4	Selectie voorbeeldsoorten.....	145
	7.2	Wad/estuaria	146
	7.2.1	Algemeen	146
	7.2.2	Broedvogels: Strandplevier <i>Charadrius alexandrinus</i>	147
	7.2.3	Overwintelaars/trekvogels: Scholekster <i>Haematopus ostr...</i>	149
	7.3	Noordzee kust.....	151
	7.3.1	Algemeen	151
	7.3.2	Broedvogels: Grote stern <i>Sterna sandvicensis</i>	152
	7.3.3	Overwintelaars/trekvogels: Eidereend <i>Somateria mollissima</i>	155
	7.4	Noordzee offshore.....	159
	7.4.1	Algemeen	159
	7.4.2	Broedvogels: Kleine Mantelmeeuw <i>Larus graellsii</i>	159

7.4.3	Overwinterraars/trekvogels: Zeekoet <i>Uria aalge</i>	162
7.5	Samenvatting & conclusies vogels	165
7.5.1	Samenvatting.....	165
7.5.2	Kennisleemten	165
7.5.3	Conclusies.....	169
7.6	Literatuur vogels	170
8	Zeezoogdieren.....	177
8.1	Inleiding	177
8.1.1	Afbakening studiegebied	177
8.1.2	Schaal	177
8.1.3	Geografisch verspreidingsgebied	178
8.1.4	Levensstrategie	178
8.1.5	Dispersie	178
8.1.6	Soortengroepen.....	179
8.2	Wad/ estuaries	180
8.2.1	Algemeen	180
8.2.2	Gewone zeehond (<i>Phoca vitulina vitulina</i>)	180
8.3	Noordzee kust en buitengaats.....	185
8.3.1	Algemeen	185
8.3.2	Bruinvis (<i>Phocoena phocoena</i>).....	186
8.4	Samenvatting & conclusies zeezoogdieren	190
8.4.1	Samenvatting.....	190
8.4.2	Kennisleemten	192
8.4.3	Conclusies.....	192
8.5	Literatuur zeezoogdieren.....	192
9	Samenvatting	201
9.1	Conclusies	201
9.2	Leemten in kennis.....	204
9.3	Invulling doelstelling	204
9.4	Toepassing natuurontwikkeling.....	206
	Bijlage 1 Terminologie	207
	Bijlage 2 Verslag workshop biogeografie van de Noordzee en kustwateren	211

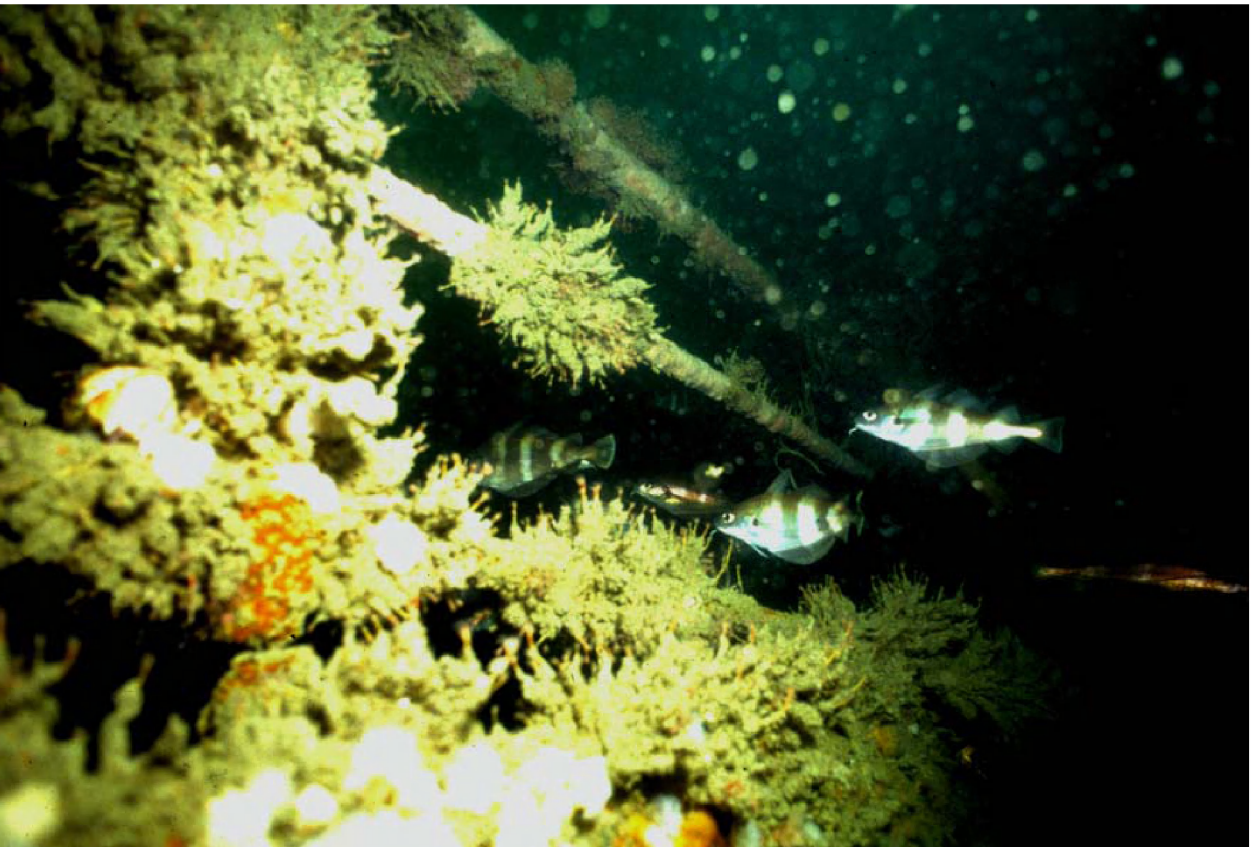
Voorwoord

In het kader van het project RUIMTECOL heeft Rijkswaterstaat Bureau Waardenburg verzocht een studie uit te voeren rond de volgende vraagstelling: in hoeverre is de ruimtelijke rangschikking van gebieden in de Noordzee en het kustwater van belang voor het vóórkomen van organismen in deze wateren?

Dit project over ruimtelijke samenhang maakt onderdeel uit het WONS-programma (Werkstructuur Onderzoek Natte Sector). Het project over ruimtelijke samenhang behelst - naast deze studie - een veldstudie (door het RIKZ) aan de hand van vogels (bontbek- en strandplevier). Het WONS-programma geeft invulling aan de 3e nota en behandelt onderwerpen als herstel en inrichting van kwelders, oevers en vispassages.

De auteurs spreken hun dank uit aan de personen die hun medewerking aan deze studie verleenden in de vorm van interviews en / of door deelname aan de workshop op 4 december 2001. Deze personen worden genoemd in respectievelijk § 2.2. en § 2.3.

Onze dank gaat ook uit naar hen die een eerdere versie van dit rapport van commentaar voorzagen. Zij worden genoemd in § 2.4.



1 Inleiding

1.1 Achtergrond

Langs de Nederlandse kust en op de Noordzee vinden veel activiteiten plaats. Thema's als transport, recreatie, veiligheid, natuur en visserij hebben elk gevolgen voor maatschappelijke, economische en ecologische ontwikkelingen. Belangrijke projecten waren de afsluiting van de Zuiderzee en de realisatie van de Deltawerken. Van meer recente datum zijn de aanleg van het Slufterdepot en diverse windturbineparken (nu alleen nog op het land). Onlangs heeft het kabinet besloten tot de aanleg van de eerste fase van Maasvlakte 2. Voorts bestaan er plannen voor diverse infrastructurele projecten in de kustzone en in de Noordzee, zoals windturbineparken in zee en een zendmast. Ook de mogelijkheden voor een vliegveldeiland in zee worden onderzocht. Het strand is al lang een belangrijke toeristische trekpleister.

Ondanks de economische claims die gelegd worden op de kustzone is de belangstelling voor de natuur in de kustzone toch zó groot dat er ook diverse natuurontwikkelingsprojecten van de grond zijn gekomen zoals "de Kerf" bij Bergen. Ook worden er brakwaterzone's hersteld en het idee van beschermde gebieden in de Noordzee, al of niet als compensatie voor ingrepen, komt steeds meer in de belangstelling te staan.

Rijkswaterstaat is, veelal intensief, betrokken bij deze ontwikkelingen. Daarbij dienen ecologische effecten te worden ingeschat, overigens niet alleen bij natuurontwikkelingsprojecten, maar ook in het kader van MERs en dergelijke. Het is gebruikelijk daarbij de te verwachten verandering (richting en mate) van milieuparameters aan te geven en anderzijds de gevoeligheid bij organismen te beschouwen. Aan de hand van de veranderingen in milieuparameters die voor een soort relevant zijn wordt vervolgens het ecologisch effect van een voorgenomen maatregel of project ingeschat. Deze handelwijze veronderstelt meestal dat een soort altijd ergens zal verschijnen mits aan de habitatfactoren wordt voldaan. Het gezegde "alles is overal, maar het milieu selecteert", ook wel bekend als de "wet van Beyerinck" (Van der Aart 1985), is echter afkomstig uit de microbiologie en heeft in de ecologie zeker geen algemene geldigheid.

De aanwezigheid van een soort is niet alleen afhankelijk van de geschiktheid van de habitat (extrinsieke factoren); daarnaast spelen intrinsieke biologische *life history traits* van een soort - reproductie, overleving en dispersie - een rol (zie ook box: 'waarom komt een soort ergens voor?'). Zo merken Dayton *et al.* (1995) in dit verband op: *Locating the source of larvae and understanding their transport and recruitment processes is one of the most basic of marine ecological objectives and is the critical issue in determining the size of an effective marine reserve.*

Indien bij het nemen van maatregelen alleen habitatfactoren in ogenschouw worden genomen dreigt dan ook een belangrijk effect te worden veronachtzaamd: door de specifieke ligging van de Noordzee en de vorm van de Nederlandse kust (inclusief Wadden- en Deltagebied) kan er naast het directe milieueffect sprake zijn van een

additioneel ruimtelijk effect. Dit effect wordt hier verder *biogeografisch effect* genoemd, omdat biogeografie niet alleen over het huidige voorkomen van soorten (patronen) gaat, maar tevens een verklaring tracht te geven voor de mechanismen die daar achter zitten (processen)(Hengeveld 1990). Zo zou een soort binnen zijn verspreidingsgebied op een potentieel geschikte locatie kunnen ontbreken, omdat bestaande populaties te ver van dat leefgebied verwijderd zijn om vestiging mogelijk te maken.

1.2 Doelstelling van deze studie

In het licht van het voorgaande is de doelstelling van deze studie de beantwoording van de volgende door Rijkswaterstaat gestelde vragen:

- voor welke soort(groep)en in en op de Noordzee en de Nederlandse kustwateren is de ruimtelijke rangschikking (lees geografische positie) van (deel)leefgebieden van belang voor het vóórkomen van deze organismen?
- op welke ruimtelijke en temporele schaal speelt deze materie?

Vanuit een biogeografisch perspectief kan deze vraagstelling worden vertaald in de volgende vragen:

- welke biogeografische processen spelen zich af tot op een ruimtelijke schaal ter grootte van de zuidelijke Noordzee?
- tot welke biogeografische patronen leiden deze processen?
- welke biogeografische factoren zijn van belang voor de vestiging van soorten op nieuw ontstane plekken?

De informatie die beschikbaar komt bij de beantwoording van deze vragen kan worden gebruikt om de mogelijkheden voor natuurherstel en de effecten van ingrepen op hun biogeografische merites te kunnen beoordelen. Het geeft een antwoord op praktische vragen als: Waar is een herstelmaatregel het meest effectief? Hoe snel zijn soorten te verwachten? en Wat zijn de niet-lokale effecten van ingrepen?

Door het zoeken naar antwoorden op bovenstaande vragen wordt een stap gezet in de richting van het genereren van gegevens waarmee mogelijk een expert model (vergelijkbaar met 'LARCH' van RIZA/Alterra (Pouwels 2000)) kan worden gevoed.

De mogelijkheden voor natuurontwikkeling worden verkend door nut/noodzaak en relevantie in het kader van herstel- en compensatiemaatregelen mee te nemen.

Uitgangspunt

Een belangrijke consequentie van de bovengenoemde doelstelling is het volgende:

⋈ Het gaat er in deze studie niet om de aanwezigheid van soorten te verklaren vanuit de abiotische kwaliteit van de lokale omgeving. Primair wordt aangenomen dat aan de habitateisen van een soort wordt voldaan.

Als voorbeeld kan dienen het vóórkomen van vastzittende wieren in de Noordzee. In het kader van dit project is het niet zinvol te constateren dat dergelijke wieren in het grootste deel van de Noordzee ontbreken door de afwezigheid van geschikt substraat. Waar het om gaat is om aan te geven in welke gevallen de geografische positie van een locatie op zich van belang is voor het verschijnen, handhaven en verdwijnen (extinctie) van soorten. In het voorbeeld van de wieren wordt de aanwezigheid van geschikt substraat op locaties als een gegeven beschouwd. De studie gaat in op de vraag of de positie van deze locaties (bijvoorbeeld meer of minder uit de kust, meer of minder ver van bestaande groeiplaatsen) bepalend is voor de aanwezigheid van de wiersoorten.

Een ander voorbeeld is de Purperslak, eveneens een soort van het harde substraat. Deze soort kent geen planktonische levensfase; de juvenielen kruipen volledig ontwikkeld uit de eikapsels, zodat de verplaatsing van de soort beperkt is. Het gaat er in deze studie om, na te gaan of dit gegeven van belang is voor de kolonisatie van een onbezette plek door de Purperslak. Dat deze slak nu slechts beperkt aanwezig is in de Noordzee omdat geschikte substraten ontbreken is voor deze studie van ondergeschikt belang.

Indien een soort zich niet kan vestigen omdat een potentieel habitat reeds is ingenomen door een andere soort (competitie) wordt dat hier ook gezien als een eigenschap van de habitat en is als zodanig niet van belang voor deze studie. Waar het om gaat is of een soort zich in beginsel ergens kan vestigen. In dit voorbeeld zou de betreffende soort zich in een eerder successiestadium wellicht wel gevestigd kunnen hebben.

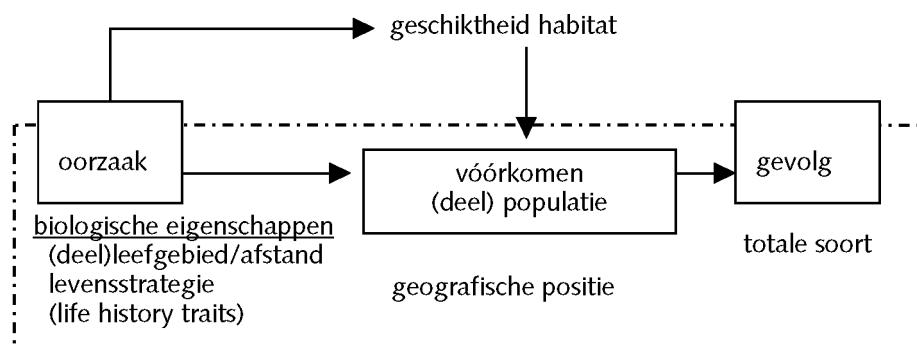
Waarom komt een soort ergens voor?

Een andere manier om deze vraag te beantwoorden is door te bepalen waardoor de begrenzing van een verspreidingsgebied tot stand komt. Wiens (1989) formuleerde de volgende factoren voor vogels, maar ze hebben een algemene geldigheid:

- de aanwezigheid van geschikt habitat: e.g. een geschikte ondergrond voor vestiging en vervolgens voor elke levensfase (juveniel, adult) de juiste fysisch–chemische als biologische randvoorwaarden, zoals het in voldoende mate beschikbaar zijn van geschikt voedsel. Hierbij kan het aanbod (de minimale noodzakelijke hoeveelheid) van één cruciaal element, habitatonderdeel, vestigingsvoorwaarde, etc. van belang zijn.
- de interactie/competitie met andere soorten
- de omvang van een habitatplek in relatie tot de benodigde oppervlakte voor een individu of levensvatbare metapopulatie
- fysiologische stress in relatie tot klimatologische factoren
- historische factoren
- de bereikbaarheid (via dispersie) in relatie tot barrières

In deze studie ligt het accent met name op de laatste factor. Bereikbaarheid is echter een aspect dat op zich weer onder invloed staat van factoren als stroming en klimaat. Deze habitatfactoren komen in de studie wel aan de orde. Ook kan bereikbaarheid samenhangen met de grootte en het reproductieve succes van een ouderpopulatie en speelt het toeval een rol.

Enerzijds zijn biogeografische en zg. *life history traits* van belang die het al of niet verschijnen van soorten verklaren: de positie van een locatie in relatie tot het verspreidingsgebied van een soort, de reproductieve strategie, migratiemogelijkheden en dergelijke. Voor een overzicht van deze biologische eigenschappen zie § 1.5. Anderzijds wordt in deze studie ook ingegaan op de gevolgen van het bestaan van geschikt habitat op een bepaalde geografische positie voor een soort(groep). Zo kan de aanwezigheid van een rustplaats op een zekere afstand ten opzichte van het overwinteringsgebied van een trekvogelsoort voor een hele populatie van cruciaal belang zijn. Een en ander wordt gevisualiseerd in Fig. 1.1. Het accent van de studie ligt overigens op de oorzakelijke verbanden.



Figuur 1.1. Kader van de studie. Het onderzoek heeft betrekking op het deel binnen de gestippelde box, het accent ligt op het linker gedeelte.

Het eindproduct van de studie kan worden samengevat in een matrix met soorten en biologische eigenschappen, waarbij aandacht wordt besteed aan de interactie met het milieu (e.g. barrières).

1.3 Terminologie

Het is belangrijk om bij deze studie een aantal termen goed te definiëren. Zowel in relatie tot verspreiding als verplaatsing - in dit rapport cruciale begrippen - worden in de literatuur terminologieën gehanteerd die niet altijd even eenduidig zijn. Dit leidt gemakkelijk tot misverstanden. Door in de rapportage keuzes te maken voor een gedefinieerde terminologie wordt verwarring voorkomen. In Bijlage 1 worden de belangrijkste begrippen voorzien van een sluitende omschrijving.

Terminologie verspreiding

Zowel het Nederlandse begrip *verspreiding* als het Engelse *distribution* worden gebruikt in verschillende betekenissen en kunnen daarom het beste worden vermeden indien verwarring kan optreden.

Eenzijds wordt met verspreiding een dynamisch proces aangeduid: de verplaatsing van *diasporen* (verspreidingseenheden: zaden, larven, plantendelen *etc.*). Deze betekenis van verspreiding wordt in het Engels dispersal genoemd. In de verspreidingsecologie is het gebruikelijk om dit te vertalen met *dispersie* of *verbreiding* (Van der Aart 1985). Pouwels (2000) definieert dispersie als een ongerichte beweging van een organisme naar een (mogelijke) habitatplek. In een meer strikte zin wordt dispersie gezien als de afstand tussen ouderplant/-dier (de 'geboorteplek') en de plaats waar een organisme zelf tot reproductie komt. Bij mariene soorten wordt echter niet altijd aan de laatste voorwaarde voldaan: het komt voor dat een soort ergens uitgroeit maar daar niet tot voortplanting komt.

Anderzijds wordt met verspreiding het biogeografisch patroon bedoeld: het *verspreidingsgebied* van een soort, ook wel *areaal* (Eng: range, area of dispersion).

Omdat areaalgrenzen nooit helemaal vastliggen (zie § 1.4) is verspreiding in deze betekenis eveneens een dynamisch begrip.

Ook de statistische ruimtelijke verdeling van individuen (het verdelingspatroon, Eng: distribution pattern) wordt overigens aangeduid met het woord verspreiding, maar dit aspect maakt geen onderdeel uit van deze studie.

Van der Aart (1985) onderscheidt verspreidingsecologie en biogeografie: in de verspreidingsecologie ligt het accent op dispersie/verbreiding (dispersal), terwijl de biogeografie vooral ingaat op verspreiding in de zin van dispersion. Er is geen duidelijke grens tussen deze benaderingen. Volgens Hengeveld (1990) omvat biogeografie de wetenschap die zowel patronen als processen in het ruimtelijke voorkomen van biologische fenomenen (o.a. organismen) onderzoekt. Deze studie gaat uit van de laatstgenoemde definitie.

Zwerven. Het zwerfvermogen bij planten wordt wel aangeduid met de term *vagiliteit*. Bij vissen staat het bekend als *roaming*.

Uitzwerven wordt gebruikt voor jonge vogels (nestblijvers) die direct na het verlaten van het nest over de (wijdere) omgeving uitzwerven. In de Engelstalige literatuur vaak benoemd als *natal dispersal*. (Newton 1998, Berthold 1996). Uitzwerven is veelal ongericht waarbij vogels zich in goede voedselgebieden concentreren.

Plaatstrouw. Bij plaatstrouw, het tegenovergestelde van nomadisme, kunnen trouw aan broed-, doortrek of overwinteringsplaats worden onderscheiden. Bij vissen is *homing* de eigenschap dat een organisme de weg terugvindt naar zijn plek van herkomst, ook een vorm van plaatstrouw.

Terminologie verplaatsing

Centraal in deze studie staan de *verplaatsingen* van organismen door de ruimte, waarbij deze worden gezien in het licht van koloniseren, bezet houden dan wel verlaten van geschikte habitatplekken. Het verspreidingsgebied van een soort en de veranderingen daarin vormen een resultante van deze bewegingen.

Er bestaan veel vormen van *verplaatsing*. Zo omvat verplaatsing zowel dispersie (zie boven) als trek (zie onder), maar deze hebben een totaal verschillende aansturing en ecologische functie. In deze studie worden waar mogelijk trek en dispersie separaat benoemd. Verplaatsing is daarmee alleen bruikbaar als samenvattende term.

In deze studie wordt het begrip *transport* gebruikt voor een beweging waarbij een medium als vector voor verplaatsing optreedt. Voorbeelden van dit passieve transport zijn het verwaaien van plantenzaden in de wind of de drift van larven door middel van zeestromingen.

Een transportvorm waarbij actieve voortbeweging wordt ondersteund door het medium, is *selectief getijden transport*. Zo hanteren platvissen *selectief getijden transport* om zich in een gewenste richting te verplaatsen.

Trek is een gerichte vorm van verplaatsing (*migratie*) tussen twee gebieden die periodiek plaatsvindt. Deze organismen bevinden zich daarbij in een specifieke fysiologische staat (verhoogde energie-opslag, aanpassing verteringsstelsel, etc.) (Dingle 1997). Trek heeft veelal tot doel om te profiteren van gunstige omstandigheden die zich tijdelijk in verschillende gebieden voordoen. Onder meer door zijn gerichtheid onderscheidt trek zich van de bovengenoemde ongerichte dispersie.

Afhankelijk van het type organisme behelst trek een grote range aan afstanden. Bij padden gaat het hooguit om enkele kilometers. Bekende voorbeelden van trek over (tien)duizenden kilometers vormen de trek van sterns tussen arctische broed- en antarctische overwinteringsgebieden en die van baardwalvissen tussen gematigde broed- en polaire voedselgebieden.

Trek (timing, richting, duur) heeft een genetische basis (Berthold 1992) en staat geheel los van de dispersie van een soort. De maximale dispersie afstand van een soort kan 40 km zijn, terwijl de maximale trekafstand 8000 km bedraagt (bijvoorbeeld Bonte vliegenvanger; Glutz von Blotzheim 1996).

Fenomenen als de dagelijkse verticale migratie in de bodem (door bepaalde macrobenthossoorten - in de orde van centimeters), alsmede voedsel- en slaaptrek vallen in het licht van het voorgaande niet onder trek.

Terminologie metapopulatie / habitat(plek) e.d.

De *habitat* is de (materiële) woonplaats van een soort. Een *habitatplek* is een ruimtelijk gedefinieerd gebied waar de habitat van een soort is gerealiseerd. In de afgelopen twee decennia heeft het begrip *metapopulatie* sterke opmars gemaakt. Dit wordt omschreven als een aantal lokale populaties/groepen individuen die verschillende ruimtelijk gescheiden habitatplekken bewonen en waartussen via dispersie uitwisseling bestaat (Burgman *et al.* 1993, Pouwels 2000).

Binnen een (meta)-populatie komen (habitat)-plekken voor waar de netto reproductie (R_0) groter is dan 1,0 en waar deze kleiner is dan 1,0. De eerste worden aangeduid als *sources*, de laatstgenoemde als *sinks*. In het voortbestaan van (deel)populaties en kolonisatie van onbezette of nieuwe gebieden spelen de sources een belangrijke rol. Zij zijn als het ware de leveranciers (bron) voor de nieuwe vestigingen.

1.4 De definitiestudie, een eerste verkenning

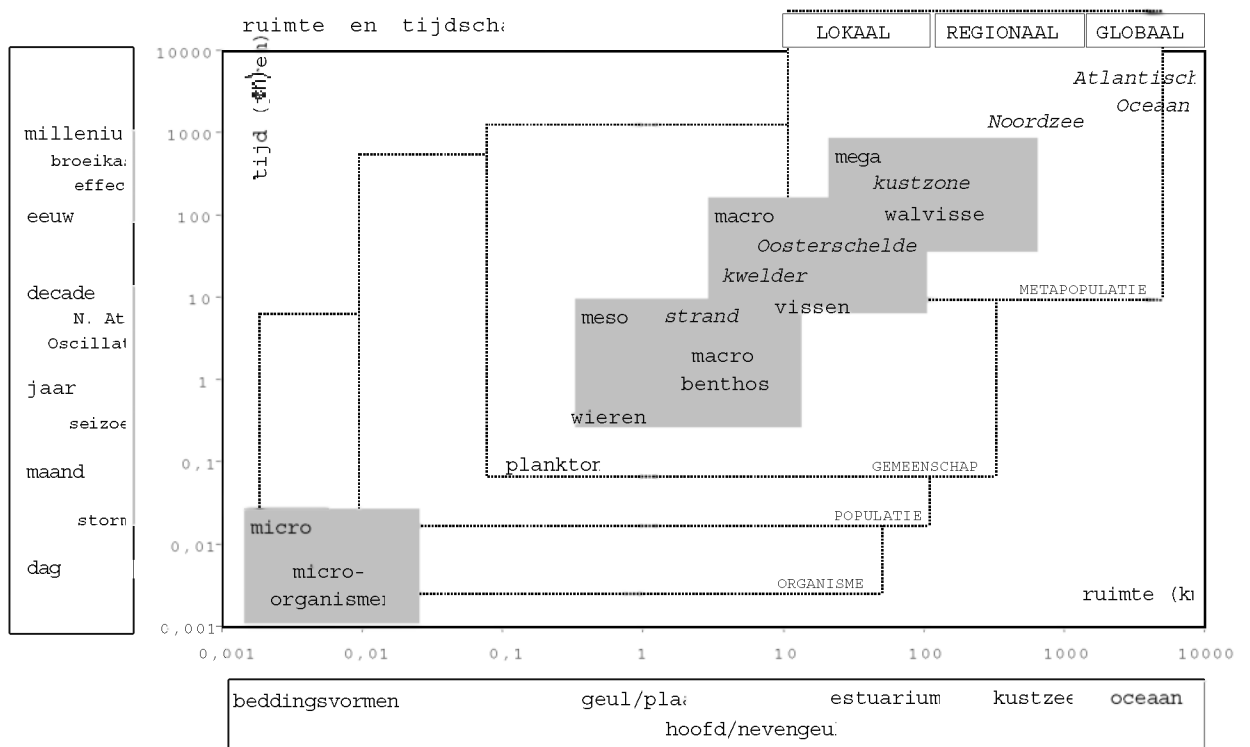
1.4.1 Procedure

Een in het voortraject uitgevoerde definitiestudie vormde een eerste verkenning van de problematiek. De doelstelling van deze studie was het maken van een brede opzet om van daaruit keuzes te kunnen maken voor de volgende fase van het project: de eigenlijke bestudering van de materie en het samenstellen van het eindproduct. Er werden voorstellen gedaan voor de te kiezen benadering van de problematiek in aansluiting op de wensen van het RIKZ. De definitiestudie werd op 1 oktober 2001 besproken met de opdrachtgever.

In de definitiestudie werden achtereenvolgens behandeld:

- Ruimte- en tijdschalen zie § 1.4.2
- Studiegebied zie § 1.4.3
- Soortselectie zie § 1.4.3
- Biologische eigenschappen zie § 1.5

Voorts werd als onderdeel van de definitiestudie een overzicht van te raadplegen deskundigen samengesteld.



Figuur 1.2. Tijd- en ruimteschalen voor soorten en hiërarchische biologische organisatie (naar Hatcher 1997). De definitie van micro-macroschaal is afkomstig van morfologische dynamiek van de Westerschelde (Stive et al. 1998). Processen in de tijdschaal (links) naar Marchand & Baan (1999).

1.4.2 Ruimte- en tijdschalen

Levin (1992) heeft eens gezegd: "*Scale is the fundamental conceptual problem in ecology, if not in all of science*". Natuurlijke populaties kunnen namelijk worden beschouwd als complexe mozaïeken die tot stand komen op verschillende overlappende schalen, zowel in de ruimte als in de tijd. Om te weten welke processen de grootste invloed hebben op een populatie zouden deze schalen eigenlijk simultaan onderzocht dienen te worden. Door logistieke beperkingen komt het daar meestal niet van.

Ruimteschaal

Het belang van schaal kan worden geïllustreerd aan de hand van vogels: op kleine schaal wordt bijvoorbeeld gekeken in termen van dagelijkse foerageervluchten, de aanwezigheid van hoogwatervluchtplaatsen e.d. Op grote schaal komt de jaarlijkse trek in beeld en speelt een aspect als de afstand tot een overwinteringsgebied een rol.

Bij de betreffende hoofdgroepen (onder) worden hierin keuzes gemaakt. De kleinste te bestuderen ruimteschaal is: "kilometers". Bij schorren en kwelders kan het gaan om enkele kilometers, op de Noordzee gaat het vaak om tientallen kilometers.

Er worden in de literatuur verschillende terminologieën gehanteerd om ruimtelijke schalen aan te duiden (e.g. Earl & Farnham 1983, Klein Breteler & Kranenburg 2000). Daarnaast gebruiken verschillende auteurs soms dezelfde aanduidingen voor verschillende schalen. Afhankelijk van het studieobject kunnen met termen als groot-middel-klein, macro en micro heel verschillende ruimteschalen worden aangeduid (e.g. Wahl 1985). Ook de term (inter)nationaal is verwarrend, want deze is afhankelijk van de grootte van een land en wordt dan ook vermeden.

In dit rapport wordt de volgende aanduiding voor ruimtelijke schaal gehanteerd:

- Lokaal 10-100 km
- Regionaal 100-2000 km
- Globaal > 2000 km

Tijdschaal

Als de conclusie voor een bepaalde soort luidt "zij komt uiteindelijk overal mits de omstandigheden voldoen" dan biedt dat op zich weinig aanknopingspunten. Daarom dienen naast ruimteschalen ook tijdschalen te worden afgebakend. Het is niet de bedoeling dat de studie ingaat op een tijdschaal waaruit slechts pionierprocessen / successie komen (enkele jaren). In verband met toepassing en zichtbare resultaten mag de tijdschaal ook niet te lang (> mensenleven) zijn. Bij het uitvoeren van natuurherstelmaatregelen is het voor het draagvlak van belang om te weten op welke tijdschaal een maatregel effect sorteert. Gemikt kan worden op een orde van grootte van vijf tot enkele tientallen jaren.

Een tijdschaal van ongeveer 10 jaar is dus erg belangrijk. De eerste kolonisatieprocessen zijn dan achter de rug en er worden resultaten geboekt waarin de maatschappij nog een relatie legt tussen oorzaak (inspanning, geld) en gevolg (natuur, resultaat). Het is juist deze tijdschaal waarop in zee grote fluctuaties kunnen optreden. Deze kunnen verband houden met de cyclus van zonnevlekken (11 jaar) of met de NAO, de Noord Atlantische Oscillatie (Ter Hofstede 2001). De NAO zorgt voor een wisselende invloed van de instroom van Atlantisch water in de Noordzee en vormt een complicatie bij de voorspelling van ecologische ontwikkelingen in de zee. Zo maakt de NAO het bijvoorbeeld lastig om te beoordelen of de toename van zuidelijke soorten zoals die de laatste jaren plaatsvindt het gevolg is van een structurele temperatuurstijging die wordt veroorzaakt door het broeikaseffect.

In dit kader zijn “natuurlijke” fluctuaties ook van belang. Deze geven een indicatie van onzekerheden en beperkingen (ruis / leemtes in kennis).

In figuur 1.2 worden tijd en ruimteschalen grafisch weergegeven voor soorten en hiërarchische biologische organisatie. Tevens wordt een voorbeeld van het gebruik van micro- naar macroschaal aangegeven.

1.4.3 Studiegebied

De ruimtelijke afbakening van de studie betreft hoofdzakelijk de zuidelijke Noordzee. Afhankelijk van de beschikbare informatie wordt deze begrenzing flexibel gehanteerd. Aan de landkant geldt in het algemeen de hoogwaterlijn.

Bij het behandelen van soorten geldt in beginsel de voorwaarde dat ze in het studiegebied voorkomen. Daarnaast kan relevante informatie over deze soorten afkomstig zijn uit daarbuiten gelegen gebieden.

Het studiegebied betreft de Noordzee (NCP) en de kustzone, met alle zoute wateren die hiermee in open verbinding staan: Waddenzee, Eems/Dollard, Grevelingenmeer, Oosterschelde en Westerschelde. Daarnaast behoren buitendijkse gebieden met open verbinding tot de Noordzee zoals de Slufter op Texel en de Kerf ertoe. Door het brakke karakter wordt het Veerse Meer ook meegenomen. Ook het Verdrongen land van Saeftinge komt in aanmerking.

Het Haringvliet staat momenteel alleen via een spuimiddel (eenrichtingverkeer) in verbinding met de Noordzee. Daarmee levert dit gebied geen gegevens op die voor deze studie kunnen worden gebruikt en valt het af. Omdat het Haringvliet in 2005 weer enigszins wordt opengesteld (De Kier), zullen de gegevens van de onderhavige studie mogelijk bruikbaar zijn voor dit gebied. Ook de Biesbosch valt buiten deze studie.

In de definitiestudie zijn voor de verschillende taxonomische hoofdgroepen nadere afbakeningen van het studiegebied gemaakt. Deze komen terug in de hoofdstukken waarin deze hoofdgroepen centraal staan.

1.4.4 Soortenselectie

Taxonomische indeling: hoofdgroepen

Teneinde te komen tot een overzicht met voorbeeldsoorten dat een breed beeld geeft van bestaande en onbrekende kennis werd al in de offertefase en tijdens de *kick off meeting* met de opdrachtgever op 9 juli 2001 een eerste keuze gemaakt in een zestal taxonomische *hoofdgroepen*:

- hogere planten¹
- wieren (macro-algen)
- ongewervelden (macrobenthos, zowel epi- als infauna)
- vissen
- vogels
- zeezoogdieren

Indeling volgens milieutype: soortengroepen

Afhankelijk van de taxonomische diversiteit worden er per hoofdgroep twee tot zes *soortengroepen* onderscheiden. De indeling kan bij elke hoofdgroep anders worden gemaakt. Zo worden vissen en vogels al vaak ingedeeld op basis van trek. Bij macrobenthos is in dit verband een indeling per type larve mogelijk, maar vaker wordt bij deze groep een onderscheid gemaakt in voedingswijze of milieu. In een poging om voor alle hoofdgroepen een vergelijkbare indeling te hanteren is in het algemeen gekozen voor de milieutypen wad/estuariën, Noordzee kustzone en Noordzee offshore. Presentatie per milieutype werd relevant geacht vanuit de toepasbaarheid van de resultaten.

Voorbeeldsoorten

In elke soortengroep zijn tot drie soorten voorgedragen waarvan er, in het stadium waarin de algemene behandeling van de soortengroep werd samengesteld, uiteindelijk één werd gekozen om als illustratie te dienen ten aanzien van biogeografische aspecten. Daarbij werden diverse criteria gehanteerd. Er werd de voorkeur gegeven aan ecologische motieven boven taxonomische, omdat biogeografische aspecten naar verwachting meer gerelateerd zijn aan habitatkenmerken dan aan de taxonomische positie van een soort. Daarnaast zijn soorten geselecteerd die verschillende schaalniveaus presenteren: van lokaal, via regionaal tot mondiaal. De geselecteerde soorten hoeven niet altijd algemeen te zijn, omdat bijvoorbeeld het voorkomen op EU richtlijnlijsten (beleidsrelevante soorten) in verband met de toepassing van de resultaten ook van belang kan zijn. Dit betekent dat soms ook zeldzame soorten zijn geselecteerd. In beginsel zouden zelfs uitgestorven soorten geselecteerd kunnen worden: indien er voldoende kennis over is bieden die goede aanknopingspunten om het uitsterven van andere soorten te voorkomen. Tenslotte werd ook rekening gehouden met de beschikbare kennis.

Aangezien de selectie van de voorbeeldsoorten vooraf heeft plaatsgevonden, kan de uitkomst zijn dat een soort minder illustratief is dan op voorhand werd aangenomen. Omdat een studie als deze niet eerder heeft plaatsgevonden, kon niet worden

¹ In de definitiestudie werden hogere planten en wieren nog tot één taxonomische hoofdgroep samengenomen. Omdat de ecologie van deze groepen zeer verschilt en de behandeling door verschillende specialisten ter hand werd genomen, werd later besloten deze tot verschillende hoofdgroepen te verheffen.

teruggevalen op andere studies waarmee een mogelijk optimalere soortenselectie verkregen zou kunnen zijn.

De huidige marien ecologische kennis, de grote taxonomische diversiteit en/of het nog vrijwel ontbreken van soortspecifiek beleid verhinderen om bij de soortkeuze een *gidssoorten*benadering toe te passen: het hanteren van filters zoals dat is gebeurd bij rivieren (Buit *et al.* 1998, Klein Breteler & Kranenbarg 2000). Bovendien is het de vraag of dergelijke filters gewenst zijn, zolang het belang ervan in relatie tot de biogeografie nog niet bekend is. Door gebruik van filters vallen misschien soorten uit de boot die in dit kader juist wel illustratief zijn.

De zes verschillende taxonomische hoofdgroepen vormen het onderwerp van de hoofdstukken 3 t/m 8. Voor elke hoofdstuk werd door Bureau Waardenburg een specialist ingezet. In elk hoofdstuk wordt voor de betreffende hoofdgroep nader ingegaan op de specifieke motieven om tot de soortenselectie te komen.

Tabel 1.1. Overzicht van eigenschappen per hoofdgroep. Links staan de hoofdcategorieën. Per hoofdgroep genoemd

Hoofdgroep Processen	hogere planten & wieren	ongewervelden	vissen
Geografisch verspreidingsgebied	deel-/metapopulaties genetische variatie	watermassa's stromingspatronen Boreale / Lusitanische soorten	migratieroutes paaigebied opgroeigebied
Levensstrategie Reproductie	Vegetatief en/of met zaden hoeveelheid zaad type zaad seizoen waarin zaad, gameten of sporen beschikbaar komen haplonte, diplonte of haplo-diplonte levenscyclus	broeders / broadcasters asexueel vivipaar	(eier)levendbarend of eierlegend (pelagische of benthische eieren of eieren op vegetatie) en/of met broedzorg
Overleving	vestiging/hechting van gameten en sporen	r-K strategie kolonisatie	r-K strategie
Dispersie	type zaadverspreiding mobiliteit zaad, sporen, gameten, en plantendelen kieming van zaden en kiemkrachttermijn aanspoeling wieren	mobiliteit larven mobiliteit adult trek / migratie barrières	passief / actief trek / migratie barrières homing (terugkeer naar geboortegrond) en roaming (zwerven)
Overig	plagen en ziektes extinctie antropogeen: (her)introductie	antropogeen: (her)introductie	antropogeen: (her)introductie (uitzettingen) visserij

1.5 Biologische eigenschappen

In de definitiestudie is een concept matrix samengesteld met de voor de materie belangrijke biologische eigenschappen, zoals verspreidingsgebied, barrières, migratie, mobiliteit, reproductie, *etc.* Er is voor de term *eigenschappen* gekozen, omdat deze term in de betekenis van ruimtelijk relevante kenmerken of karakteristieken beter wordt geacht dan: "processen" "criteria" of "aspecten".

In tabel 1.1 staan de biologische eigenschappen onder de zes hoofdgroepen. Links staan de hoofdcategorieën die zijn onderscheiden:

- Geografisch verspreidingsgebied
- Levensstrategie (reproductie, overleving en dispersie)
- Overig

1.5.1 Geografisch verspreidingsgebied

Barrières

Als aan de juiste omstandigheden voor een soort wordt voldaan, betekent dat nog niet dat die soort ook aanwezig is. Zo leven er langs de kust van Japan en Nieuw Zeeland allerlei soorten onder omstandigheden die vergelijkbaar zijn met die in Nederland, maar die soorten komen in onze wateren niet voor. Dat soorten uit die gebieden hier wel zouden kunnen gedijen blijkt uit de succesvolle vestiging in de Nederlandse kustwateren van een aantal van die soorten, nadat de mens de natuurlijke barrières slechte door ze hier te introduceren. Dit gebeurt veelal door het transport van larven in ballastwater of een introductie die gerelateerd is aan maricultuur (Reise *et al.* 1999).

De noord-zuid configuratie van de continenten vormt een barrière die uitwisseling tussen verschillende oceanen tegengaat. Hierdoor beperkt het verspreidingsgebied van veel mariene soorten zich tot een bepaalde oceaan. Ook tussen de oost en westkust van de Atlantische Oceaan is de uitwisseling gering. Ondanks dat alle oceanen door middel van zeestromen met elkaar in verbinding staan is de verblijftijd van larven in het plankton daarvoor meestal van té korte duur. Dit illustreert dat ook biologische eigenschappen van belang zijn om het geografisch verspreidingsgebied van een soort te kunnen verklaren. Onder dispersie wordt nader ingegaan op dit aspect.

Rand van het verspreidingsgebied

Aan de grenzen van het verspreidingsgebied (areaal) ondervindt een soort relatief extreme omstandigheden waarop deze in eerste instantie kan reageren met speciale fysiologische en morfologische aanpassingen. Maar ergens wordt toch een grens bereikt waarbuiten de soort niet meer wordt aangetroffen. In het grensgebied is het mogelijk dat een soort zich nog wel vestigt en uitgroeit, maar daar niet meer tot voortplanting komt. Bij hogere planten wordt er in deze studie van uitgegaan dat populaties zich minimaal vegetatief kunnen handhaven. Wahl (1985) onderscheidt zelfs een 'frontier-biotope' *i.e.* het voorkomen van volwassen individuen terwijl larven niet aanwezig zijn

(soms kan de vestiging namelijk ook tot stand komen via (delen van) volwassen exemplaren).

De begrenzing van een verspreidingsgebied is onderhevig aan veranderingen. (Hengeveld 1990). Aan de rand vertalen toe- of afname van een populatie zich in de uitbreiding of inkrimping van het areaal. Zo kunnen in warme perioden zuidelijke soorten naar het noorden oprukken. Na een (reeks) strenge winter(s) worden ze weer naar het zuiden teruggedrongen.

In het centrum van de verspreiding kunnen reproductie en overleving mede bepaald worden door de dichtheid waarin een soort voorkomt (dichtheidsafhankelijkheid). Langs de randen van het areaal, bij een lagere dichtheid, kunnen reproductie en overleving onafhankelijk zijn van de dichtheid.

Biogeografische provincies

In de mariene biogeografie worden regio's en provincies onderscheiden, omdat de arealen van veel soorten zich tot dergelijke gebieden beperken. De Noordzee valt binnen de noordoost Atlantische regio. Deze regio kan worden verdeeld in drie biogeografische provincies: de Lusitanische (warm gematigd), de Boreale (koud gematigd) en de Arctische provincie (Briggs 1974). Lusitaanse soorten hebben hun verspreidingsgebied in het algemeen bij het Iberisch schiereiland en nabij de westelijke delen van de Britse Eilanden (West-Ierland en Cornwall) (Lawrence, 1996). De Noordzee valt geheel binnen de Boreale provincie. Deze strekt zich verder uit rond het overige deel van het Verenigd Koninkrijk, de Oostzee, zuid IJsland en Noorwegen tot voorbij de Noordkaap.

1.5.2 Levensstrategie

De manier waarop een soort zijn beschikbare energie verdeelt over de verschillende levensprocessen bepaalt de levensstrategie van die soort: de combinatie van eigenschappen waarmee een soort zich weet te handhaven. Deze eigenschappen zijn samen te vatten onder de volgende drie *life history traits*:

- reproductie
- overleving
- dispersie

Eigenschappen die vallen onder reproductie zijn leeftijd/grootte bij eerste reproductie, aantal voortplantingsseizoenen, aantal nakomelingen (ei, larve, zaad, juveniel, kiemplant), mate van broedzorg, type nakomelingen.

Eigenschappen die vallen onder overleving zijn maximale en gemiddelde leeftijd, weerstand tegen predatie, gevoeligheid voor klimaatfactoren.

Dispersie valt te karakteriseren in afstanden, mate van plaatstrouw, etc.

Genoemde drie *life history traits* vormen een samenhangend geheel waaruit de dynamiek in aantallen en verspreiding kan worden verklaard (van den Bosch *et al.* 1992, Neubert & Caswell 2000, Caswell *et al.* 2003). De aantalsontwikkeling in de tijd hangt direct samen met reproductie en overleving, terwijl het samenspel van de drie genoemde factoren bepalend is voor de ruimtelijke dynamiek. Een gunstige verhouding van

reproductie en overleving ($R_0 > 1,0$) leidt daarbij tot kolonisatie (van onbezette plekken) terwijl een ongunstige verhouding ($R_0 < 1,0$) de kans daarop veel kleiner maakt.

Reproductie en overleving

Vaak worden er twee levensstrategieën onderscheiden (De Leeuw & Backx 2001):

r-soorten. Vooral in hoog-dynamische milieus waar de overlevingskansen gering zijn is het belangrijk om zo snel mogelijk een groot aantal nakomelingen (op jaarbasis) te produceren. Daarmee wordt tegemoet gekomen aan het grote risico van 'voortijdige' sterfte (door verstoring, competitie of predatie). Dit soort organismen legt het accent dus sterk op de voortplanting en wordt aangeduid als r-strategen. Ze hanteren een 'r'evolutionaire levensstrategie en staan ook wel bekend als opportunisten. Ze doen het goed in dynamische milieus waarin een populatie exponentieel kan groeien. Kenmerken: snelle vestiging op open plekken; snelle groei; voortplanting op jonge leeftijd; veel nakomelingen per jaar.

K-soorten. Een andere mogelijkheid is dat een soort zijn energie vooral stopt in levensprocessen die de individuele overleving ten dienste staan. Energie gaat daarbij vooral naar verdedigingsmechanismen, zoals een zware schelp, en weerstand bij verstoring. Vaak vertonen dergelijke soorten aanvankelijk een snelle groei zodat een afmeting wordt bereikt die te groot is voor de meeste predatoren ('refuge in size'). Dit soort organismen komt meestal laat tot voortplanting en stopt daar op jaarbasis relatief weinig energie in. Omdat wel een hoge leeftijd bereikt kan worden, kan de reproductieve output van een individu toch nog aanzienlijk zijn. Dit soort organismen wordt aangeduid als K-strategen. Ze hanteren een 'K'onservatieve levensstrategie. Ze doen het goed in stabiele milieus waar een populatie de kans krijgt om haar maximale draagkracht te bereiken. Kenmerken: energie wordt vooral in handhaving gestopt; langzame groei; hoge leeftijd; voortplanting op late leeftijd; weinig nakomelingen per jaar.

De begrippen r en K zijn relatief. Ze zijn goed hanteerbaar bij vergelijkbare soorten. In macrobenthos-studies wordt het r-K concept veelvuldig toegepast, in de ornithologie weinig.

De gehanteerde strategie vormt enerzijds een uitvloeisel van de gemiddelde habitat van een soort, maar op eenzelfde locatie komen r- en K-strategen veelal naast elkaar voor. Er is een duidelijke relatie met successie: na een verstoring speelt competitie nog geen rol en zullen r-strategen meestal de overhand hebben, omdat ze met hun vele nakomelingen een lege habitatplek snel kunnen koloniseren. In de loop van het kolonisatieproces zullen K-strategen steeds meer overheersen. Door de dynamiek van het (abiotische) milieu kan het aandeel van beide in de tijd dus sterk wisselen.

De reproductieve strategie, die kan worden gezien als een uitvloeisel van de totale levensstrategie, komt tot uiting in de manier van voortplanting, het type en het aantal nakomelingen. Het aantalaspect komt ter sprake onder dispersie.

Dispersie

Voor de betekenis van dispersie wordt verwezen naar § 1.3.2 (terminologie). Bij de dispersie van sporen van wieren, zaden van planten en larven van ongewervelden en vissen spelen de richting en snelheid van de zeestromingen een belangrijke rol. De herkomst van watermassa's bepaalt uit welk gebied diasporen kunnen worden aangevoerd.

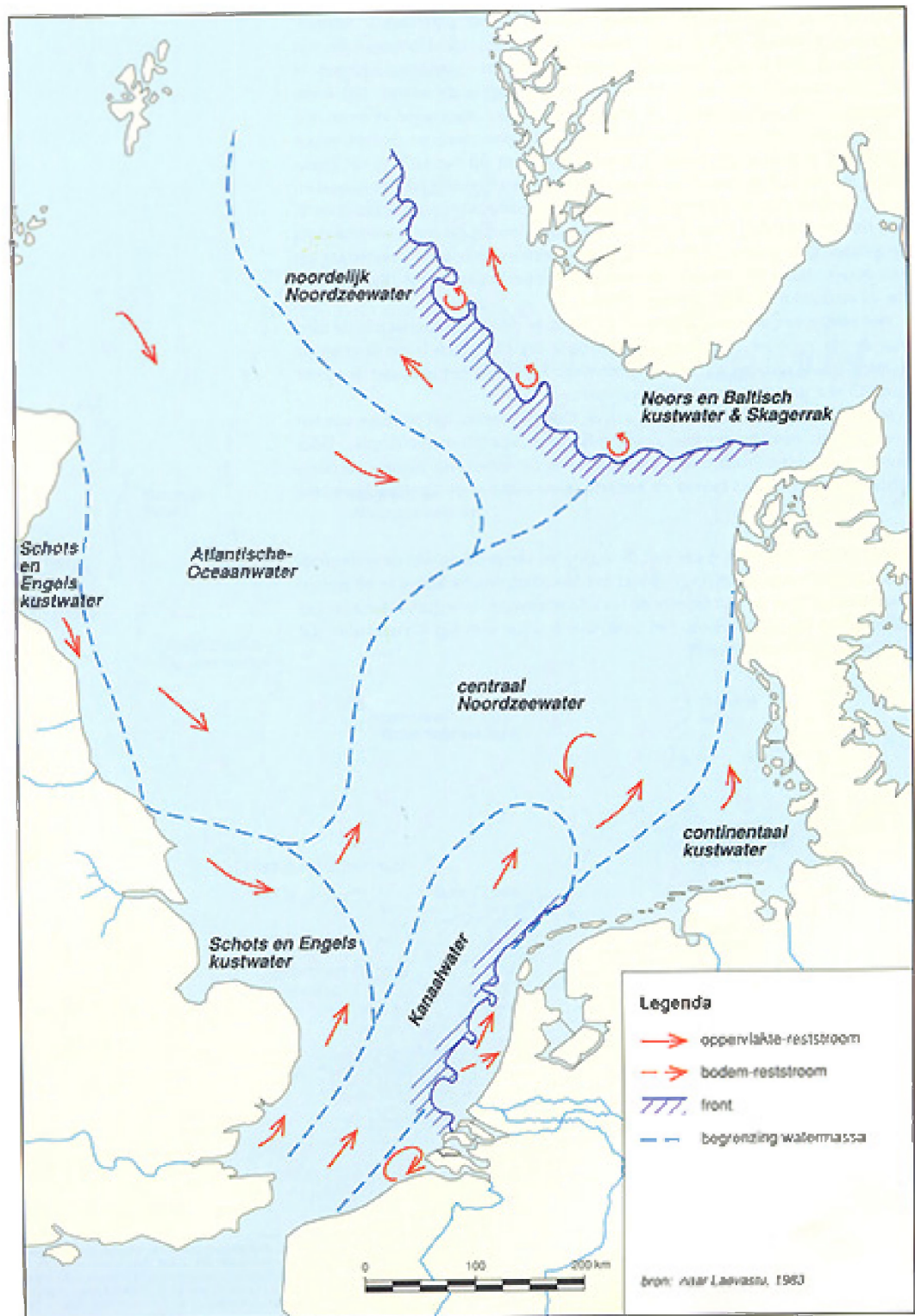
Stromingen in de Noordzee. Langs de Zeeuwse en Hollandse kust wisselen een noordwaarts gerichte vloedstroom en een tegenovergestelde - maar minder sterke - ebstroom elkaar af. Dit resulteert in een reststroom van zuid naar noord. In en bij het Waddengebied is sprake van een netto west-oost gerichte stroming. Onder gemiddelde omstandigheden bedraagt de reststroom zo'n 2 tot 10 km per dag, maar tijdens stormen kan de stroomsnelheid oplopen tot 25 km per dag (Armories 2001). De maximale getijstroom langs de Hollandse kust varieert van 1 tot 2,5 km/h bij respectievelijk dood- en springtij. Organismen die selectief gebruik kunnen maken van de eb- of vloedstroom kunnen hun dispersiecapaciteit aanmerkelijk vergroten ten opzichte van organismen die zich passief met de reststroom laten vervoeren.

Watermassa's. Het water in de zuidelijke bocht van de Noordzee is voor een belangrijk deel afkomstig uit het Kanaal. Langs de Nederlandse kust bevindt zich het continentale kustwater. Hierin is de signatuur van de Schelde, Maas en Rijn te herkennen (verlaagd zoutgehalte, hoge nutriëntenconcentraties en laag doorzicht). Dit water beweegt zich als de *kustrivier* langs de Hollandse kust naar de Waddenzee. Aan de bodem bevat deze stroom een kustwaarts gerichte component die gedreven wordt door de zoutgradiënt. Organismen van zuidelijke oorsprong kunnen naar verwachting in het gehele Nederlandse deel van de Noordzee terechtkomen

In het noordelijke deel van de Noordzee is sprake van een linksdraaiende stroming (tegen de klok in) met dien verstande dat het water (met mogelijk zaden en larven) van de Engelse en Schotse kust Nederland ten noorden van de Waddeneilanden passeert. Het grensgebied tussen het kust- en het noordelijke water wordt gevormd door het Friese Front. Dit maakt het aannemelijk, dat organismen in dit water in Nederland met name op de Waddeneilanden terechtkomen (Lucas 1950). Voor een overzicht van de stromingen, watermassa's en fronten zie ICONA (1992).

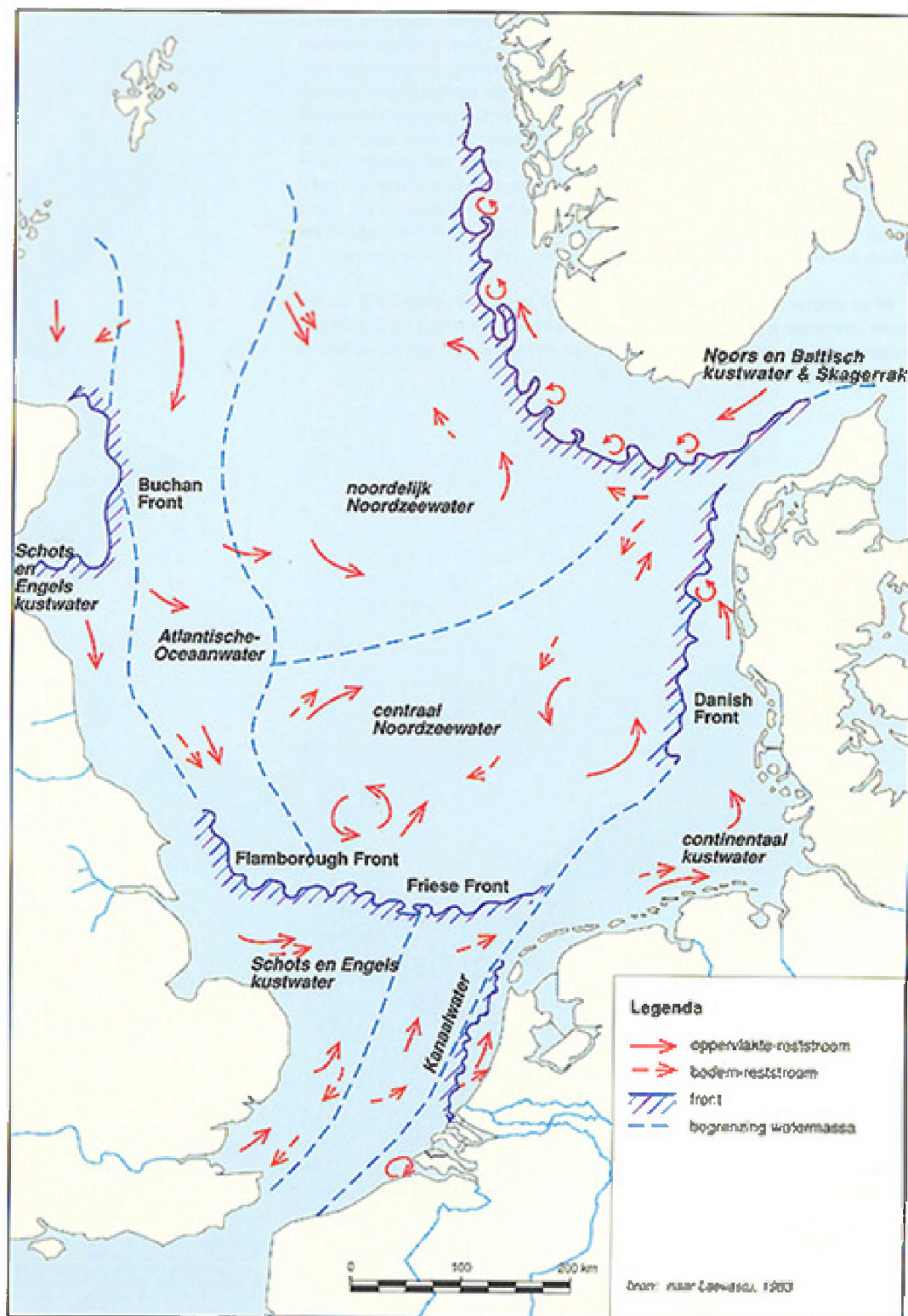
Onderzoek met drijfflessen geeft enig inzicht in de tijd die een drijvend voorwerp nodig heeft om uit zuidelijke regionen aan onze kusten aan te spoelen (e.g. Leijs & Van Rijswijk 1963). Ook geeft het een bevestiging van de origine van bovenstaande watermassa's. Er wordt daarbij gebruik gemaakt van verzwaarde flessen zodat de wind er weinig vat op heeft. De berekende transporttijd is vaak een onderschatting, omdat niet bekend is hoe lang zo'n fles al op de kust heeft gelegen alvorens deze wordt gevonden. Cadée (2001) vat dergelijke informatie samen in combinatie met informatie afkomstig uit moderner oceanografisch onderzoek. Hij noemt een gemiddelde reststroom van zuid naar noord van 2-4 km per dag, maar bij een langdurige krachtige ZW wind kan dit oplopen tot zeker 10 km per dag.

Reststromen, watermassa's en fronten in de winter



Figuur 1.3a Reststromen, watermassa's en fronten in de winter (ICONA 1992)

Reststromen, watermassa's en fronten in de zomer



Figuur 1.3b Reststromen, watermassa's en fronten in de zomer (ICONA 1992)

1.5.3 Overig

Onder “overig” worden processen genoemd die van belang kunnen zijn, maar die minder goed te vatten zijn onder de erboven genoemde meer “natuurlijke” processen. Te denken valt aan plagen en ziekten (voorbeelden waarbij populaties deels of geheel zijn verdwenen als gevolg van ziekten, bijv. schimmelinfecties en of parasieten zoals de zeegrasziekte).

1.6 Aard van de Nederlandse kust

De totale lengte van de Nederlandse kustlijn bedraagt 432 km, waarvan 79 km wordt ingenomen door de (mondingen van de) open zeearmen (TAW 1995). Van de resterende 353 km wordt het overgrote deel gevormd door zandige kusten in de vorm van duinen en strandvlakten.

De zachte kust

We hebben langs de Noordzeekust dus vrijwel overal te maken met vlakke, zandige kusten die bovendien geleidelijk naar zee aflopen. In de lengterichting kunnen in Nederland drie kustvormen worden onderscheiden (Wolff *et al.* 1982):

1. waddenkust. Deze bestaat uit een serie eilanden met daartussen zeegaten die de verbinding tussen Noordzee en het achter de eilanden gelegen Waddengebied onderhouden. Ter hoogte van het midden van deze eilanden komt de kust sterk overeen met de gesloten kust van Holland. Naar de zeegaten toe zijn er verschillen door het voorkomen van zandbankenstelsels (in stand gehouden c.q. gevormd door getijdenstromen) en groene stranden (overgangen van strand naar kwelder). Achter de eilanden ligt een Waddengebied met slikken, platen, geulen en kwelders.
2. gesloten strand- en duinkust van Noord- en Zuid-Holland. Dit kustgedeelte wordt gekenmerkt door een aaneenschakeling van zandstranden met onmiddellijk daarachter gelegen duingebieden. Achter de gesloten kustlijn (zeereep) heeft de zee geen directe invloed meer.
3. estuariumkust (Zeeland en Zuid-Hollandse eilanden). Dit kusttype wordt gekenmerkt door zeearmen of estuaria die diep het land binnendringen. Door verschillen in uitstroom van zoet rivierwater, zijn hier van oudsher allerlei zoet-zoutgradiënten aan te treffen. Langs de randen van de estuaria komen kwelders/schorren voor, terwijl de zeewaarts gekeerde gedeelten worden gevormd door strand- en duinkusten, met aan de randen weer de overgangen naar kwelders/schorren.

De harde kust

Twee factoren die een grote invloed hebben op het soortenbestand (algen en ongewervelden) van de stenen dijken zijn getij en expositie. In Nederland heerst een getij met twee hoog- en laagwaters per dag. Bovendien maken de waterhoogten per maand twee cycli door van springtij (hoge hoog- en lage laagwaters) en doodtij (lage hoog- en hoge laagwaters). Hierdoor ontstaan een aantal zones met verschillende algensamenstelling die bijna nooit boven tot bijna nooit onder water komen. In het sublitoraal, de zone beneden springtij-laagwater, worden vooral veel bruin- en

roodwieren aangetroffen. De zone tussen springtij-laagwater en springtij-hoogwater wordt het eulitoraal genoemd (vaak nog onderverdeeld in hoog, midden en laag eulitoraal) en wordt gekenmerkt door vooral groen- en bruinwieren. De zone boven het eulitoraal heet het supralitoraal. Deze zone loopt tot de bovengrens van het spatwater en is een zone met vooral blauwwieren en klein darmwier. Behalve getij en expositie is het type substraat van belang: hoe groter het vochtvasthoudend vermogen hoe beter de overlevingsmogelijkheden.

1.7 Literatuur

- Armories, W., 2001. What an introduced species can tell us about the spatial extension of benthic populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209: 289-294.
- Berthold P. 1996. Control of migration. Oxford University Press, Oxford.
- Briggs, J.C., 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill, New York.
- Buit, A.M.C.F., H. Bussink & R.P.M. Foppen, 1998. Keuze van gidssoorten voor ecologische netwerkstudies rivier(traject)en. IBN-DLO/RIZA.
- Burgman M.A., S. Ferson & H.R. Akçakaya 1993. Risk assessment in conservation biology. Chapman & Hall, London.
- Cadée, G.C. 2001. Flessenpost, drijfflessen en drijvende voorwerpen op ons strand. *Het Zeepaard* 61 (6) 169-177.
- Caswell H., R. Lensink, M. Neubert 2003. Long-distance dispersal and invasion spread: applications to conservation. *Ecology submitted*.
- De Leeuw, C.C. & J.J.G.M. Backx, 2001. Naar een herstel van estuariene gradiënten in Nederland. RWS, RIKZ 2000.044 / RWS RIZA 2000.034.
- Dayton, P.K., S.F. Thrush, M.T. Agardy & R.J. Hofman, 1995. Environmental effects of marine fishing. *Aquat. Cons.: Mar. & Freshw. Ecosyst.* 5, 205-232.
- Dingle H. 1996. Migration, the biology of life on the move. Oxford University Press, Oxford.
- Earll, R. & W. Farnham 1983. Chapter 7 Biogeography. pp. 165-208. in: Earl, R. & D.G. Erwin (eds) 1983. Sublittoral ecology. The ecology of the shallow sublittoral benthos. Clarendon press, Oxford.
- Glutz von Blotzheim U.N. 1996. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, teil 13. AULA, Wiesbaden.
- Hatcher, B.G., 1997. Coral reef ecosystems: how much greater is the whole than the sum of the parts? *Coral Reefs* 16, Suppl.: S77-S91.
- Hengeveld R. 1990. Dynamic biogeography. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- ICONA, 1992. Noordzee-atlas voor het Nederlands beleid en beheer. Stadsuitgeverij, Amsterdam.
- Klein Breteler, J.G.P. & J. Kranenbarg, 2000. Gidssoortenmatrix Ecologische Netwerkstudies: annex vis. OVB Nieuwegein, rapp. 87, pp 56.
- Lawrence, E. (ed.) (1996). Henderson's dictionary of biological terms, 11th edition. Longman Singapore Publishers (Pte) Ltd. 693 pp.
- Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73 (6): 194-196.

- Leijds H.N. & B. van Rijswijk 1963. Waar spoelen drijvende voorwerpen aan? De Levende Natuur 66: 232-236.
- Lucas J.A.W. 1950. The algae transported on drifting objects and washed ashore on the Netherlands coast. Blumea Vol. 6: 527-543.
- Marchand, M. & P. Baan, 1999. Veerkrachtbepalende processen van estuaria en kustwatersystemen: referentierapport voor een veerkrachtiger beheer van de Nederlandse estuaria en kustwatersystemen. WL/Delft Hydraulics pp 65.
- Neubert M. & H. Caswell 2000. Demography and dispersal: calculations and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. Ecology 81: 1613-1628.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Pouwels, R. 2000. LARCH; een toolbox voor ruimtelijke analyses van een landschap. Alterra, Wageningen.
- Reise, K., S. Gollash & W.J. Wolff, 1999. Introduced marine species of the North Sea coasts. Helgoländer Meeresunters. 52: 219-234.
- Stive, M.J.F., Z.B. Wang, H.F.P. van den Boogaard & M.J. Baptist, 1998. Definitiestudie morfologische dynamiek Westerschelde. WL/Delft Hydraulics rapp. Z2427.
- TAW, 1995. Basisrapport Zandige Kust; behorende bij de leidraad Zandige Kust. Technische Adviescommissie voor de Waterkeringen, Delft.
- Ter Hofstede, R., 2001. De introductie van nieuwe soorten in de Nederlandse Noordzee. Een ecologische graadmeter volgens de GONZ-systematiek? RUGroningen, Mariene Biologie.
- Van den Bosch F., R. Hengeveld & O. Metz. 1992. Analyzing the velocity of animal range expansion. J. Biogeography 19: 135-150.
- Van der Aart, P.J.M., 1985. Verspreiding van planten en dieren. pp. 127-149 in: Bakker, K. *et al.* (red.) 1985. Inleiding tot de oecologie. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerpen.
- Wahl, M., 1985. *Metridium senile*: dispersion and small scale colonization by the combined strategy of locomotion and asexual reproduction (laceration). Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 271-277.
- Wiens J.A. 1989. The ecology of bird communities, vol. 2. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wolff, W.J. (red.), 1982. Wadden, duinen, delta. Pudoc, Wageningen & Natuurmonumenten, 's-Graveland.



2 Methoden

2.1 Literatuur search

Bij het doorzoeken van de literatuur op relevante informatie is gebruik gemaakt van een aantal verschillende zoekbronnen. Daartoe zijn de Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA) van 1978 tot september 2001 doorzocht met behulp van de "Silverplatter Internet Service (spweb.silverplatter.com)". Voorts is naar wetenschappelijke literatuur gezocht via de zoekmachines "Search4science (www.search4science.com)" en "Scirus (www.scirus.com)".

Met behulp van de zoekmachine "Google (www.google.com)" is gezocht naar websites die interessante informatie over de verschillende hoofdgroepen, soortengroepen en soorten bevatten. Enkele voorbeelden van deze sites:

- Voor hogere planten: www.seagrass.unh.edu, www.newcrops.uq.edu.au.
- Voor wieren: seaweed.ucg.ie of www.algaebase.com
- Voor ongewervelden: www.marlin.ac.uk
- Voor vissen: www.fishbase.org
- Voor zeezoogdieren: pegasus.cc.ucf.edu/~smm

Als zoektermen zijn de Latijnse, Engelse en Nederlandse soortnamen van de in de Definitiestudie voorgestelde soorten gebruikt, soms in combinatie met relevante trefwoorden, zoals bijvoorbeeld levensstrategie, dispersie en Noordzee. De ASFA bestanden zijn alleen doorzocht op de Latijnse soortnaam.

2.2 Interviews

Aanvullende informatie, denkbeelden en ideeën zijn verkregen uit interviews met verschillende experts op het gebied van wieren, hogere planten, ongewervelden, vissen, vogels en zeezoogdieren. Deze experts zijn verbonden aan de volgende instellingen:

Hogere planten

Drs. Dick J. de Jong	RIKZ-Middelburg
Prof. Dr. Jeanine Olsen	RUG

Wieren

Dr. Willem F. Prud'homme van Reine	RU-Leiden Nationaal Herbarium Nederland
------------------------------------	---

Macrobenthos

Prof. dr. Wim Wolff	RUG	24 okt 2001
Drs. Gerard Geertjes	RUG	24 okt 2001
Dr. Jaap de Vlas	RIKZ Haren	24 okt 2001
Dr. Rob Witbaart	NIOZ	13 nov 2001

Vissen

Dr. Henk W. van der Veer	NIOZ
Hans Witte	NIOZ
Dr. Henk J.L. Heessen	RIVO
Drs. Willem Dekker	RIVO

Vogels

Er zijn naast de gesprekken tijdens de workshop geen aparte interviews gehouden.

Zeezoogdieren

Drs. Sophie M.J.M. Brasseur	Alterra Texel
Dr. Ron A. Kastelein	Dolfinarium Harderwijk

2.3 Workshop

Rijkswaterstaat RIKZ, den Haag, 4 december 2001
Het verslag van de workshop is bijgevoegd als bijlage 2

Deelnemers

Jaap Graveland	RIKZ Den Haag
Mariska Harte	RIKZ Den Haag
Peter L. Meininger	RIKZ Middelburg
Fred Twisk	RIKZ Middelburg
Willem F. Prud'homme van Reine	RU Leiden - Nationaal Herbarium Nederland
Cees T.M. Vertegaal	Vertegaal Ecologisch Advies
Erik W.M. Stienen	Instituut voor Natuurbehoud, België
Jan P. Bakker	RUG
Marc S.S. Lavaleye	NIOZ
Tom Ysebaert	NIOO-CEMO Yerseke
Henk J.L. Heessen	RIVO
Jan Kranenburg	RIZA
Joost T.C.M. Backx	RIZA
Mardik F. Leopold	Alterra Texel
Jana Verboom	Alterra Wageningen
Rogier Pouwels	Alterra Wageningen
Sietse Bouma	Bureau Waardenburg
Rob Lensink	Bureau Waardenburg
Godfried W.N.M. van Moorsel	Bureau Waardenburg/Ecosub

Afkortingen instituten:

RIKZ: Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) te Middelburg, Haren en Den Haag,
RIZA: Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA) te Lelystad en Arnhem
RIVO: Rijksinstituut voor Visserijonderzoek te IJmuiden,
RUG: Rijksuniversiteit van Groningen te Groningen,
NIOZ: Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) te Texel,
NIOO-CEMO: Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Yerseke,
RU Leiden: Universiteit Leiden branch van het Nationaal Herbarium Nederland

2.4 Samenstelling rapportage

Dit rapport kwam tot stand vanuit de definitiestudie (zie § 1.4.). Samen met de informatie uit de literatuur en interviews vormde dit de basis voor een concept dat werd aangeboden aan de deelnemers van de workshop. De informatie uit de workshop werd gebruikt om het concept aan te passen tot dit eindproduct.

Ook aanvullend commentaar op een eerdere versie van dit rapport van de volgende personen werd daarbij gebruikt.

Jan Bakker	RUG
Rik Duijts	RIKZ Den Haag
Jaap Graveland	RIKZ Middelburg
Mariska Harte	RIKZ Den Haag
Henk J.L. Heessen	RIVO
Jan Kranenburg	RIZA
Marc S.S. Lavaleye	NIOZ
Martien Meijer	Bureau Waardenburg
Willem F. Prud'homme van Reine	RU-Leiden-Nationaal Herbarium Nederland
Marcel van der Tol	RIKZ Den Haag
Fred Twisk	RIKZ Middelburg
Jaap de Vlas	RIKZ Haren

De hoofdstukken 3 tot en met 8 behandelen achtereenvolgens de verschillende hoofdgroepen: hogere planten, wieren, ongewervelden, vissen, vogels en zeezoogdieren. Elk hoofdstuk bevat een eigen inleiding, vervolgens een behandeling van de verschillende soortengroepen, en een samenvatting en conclusie, waarin ook kennisleemten zijn opgenomen. De hoofdstukken worden afgesloten met een lijst van referenties. Voor een overzicht van de verschillende hoofdgroepen, soortengroepen en de daarbij gekozen voorbeeldsoorten wordt verwezen naar de inhoudsopgave.

Hogere
planten



3 Hogere planten

3.1 Inleiding

3.1.1 Hogere planten in relatie tot het studiegebied

Afbakening studiegebied

Hogere planten komen in het studiegebied alleen voor langs de zeekust en in ondiepe kustwateren. De buitengrens wordt veelal gevormd door de laagwaterlijn. In het daarbuiten gelegen gebied (open zee) kunnen wel zaden of plantendelen (diasporen) voorkomen, passief op weg van het brongebied naar een eventueel nieuw vestigingsgebied.

Met betrekking tot de hogere planten wordt als begrenzing aan de landzijde de direct door het zeewater beïnvloede kuststrook aangehouden. Dat wil zeggen dat de terreinen dagelijks tot ten minste eens in de paar jaar door de zee worden overspoeld. Langs zandige kusten (duinen) betekent dit dat de grens wordt getrokken bij de eerste duinenrij; strand, vloedmerk, sluffers, zeereep e.d. behoren dus tot het studiegebied. In wadden- of estuariene gebieden wordt de begrenzing gevormd door de hoge kwelder. In de praktijk is dit vaak de voet van de zeeverende dijk. Hier behoren dus de wadzone, pionierzone, lage en midden-kwelder tot het studiegebied. (Kusten van) estuariene gebieden worden meegenomen voorzover er sprake is van polyhalien water (10 - 16 ‰ Cl = 18 - 30 ‰ S).

Hogere planten zijn bij uitstek gebonden aan terrestrische milieus. Kustgebieden vormen in feite de begrenzing van hun totale verspreiding op aarde. Daarbij inbegrepen de ondiepe kustwateren, want –net als in ondiep zoet water- kunnen op dergelijke plaatsen nog een aantal gespecialiseerde soorten worden aangetroffen.

Wat betreft het studiegebied, de Noordzee, betekent dit dus dat hogere planten uitsluitend langs de randen daarvan voorkomen. Op enkele eigenschappen van de Nederlandse kust is reeds ingegaan in de algemene inleiding § 1.6.

Betekenis van de kust voor planten

Hoewel de Nederlandse kust dus grotendeels bestaat uit een vlakke, geleidelijk naar zee aflopende, zandige kust, is de verscheidenheid daarbinnen toch zeer groot te noemen. In het kustgebied liggen relatief veel natuurgebieden. Mede als gevolg van de vele gradiëntsituaties in dit gebied is de diversiteit aan plantensoorten groot (althans in het duingebied). Circa tweederde van alle in Nederland voorkomende plantensoorten worden in de duinen aangetroffen. Uiteraard is de diversiteit in de randen van het duingebied (in feite het interessegebied voor deze studie: strand, zeereep, wad- en kwelder) veel geringer. Dit komt door de grote dynamiek in deze gebieden, waar slechts weinig soorten 'mee kunnen leven'. Toch is dit tegelijkertijd de reden dat veel van deze soorten landelijk gezien weinig algemeen tot zeldzaam zijn, omdat ze zeer specifiek gebonden zijn aan deze kustmilieus en dus elders in Nederland niet voorkomen. Daarmee vertegenwoordigen ook deze relatief soortenarme biotopen hoge natuurwaarden.

3.1.2 Geografische verspreiding

Zoals al opgemerkt zijn de meeste soorten van dynamische kustmilieus landinwaarts nauwelijks of niet aan te treffen; ze zijn zeer specifiek aan dit biotoop gebonden. Vaak gaat het daarbij om leefgebieden die in de dwarsrichting (zeer) smal zijn, in de lengterichting daarentegen zeer langgerekt. Veel van deze typische kustsoorten hebben een groot verspreidingsgebied en komen wereldwijd voor (kosmopolieten). Vaak wordt daarbij het areaal begrensd door klimatologische factoren. Zo komt de Zeewinde (*Calystegia soldanella*) wereldwijd voor langs zandige kusten (ook in Nederland), in de gematigde streken. De tropische tegenhanger is *Ipomoea pes-caprae* (pan-tropische soort). Hetzelfde geldt voor soorten van estuaria of waddenkusten: mangrove-genera zoals *Rhizophora* en *Avicennia* zijn pantropisch. Boomvormers komen in de gematigde streken in dit milieu niet voor; maar genera als *Salicornia*, *Suaeda*, *Limonium* en *Spartina* zijn hier over de gehele wereld in vergelijkbare biotopen te vinden (Good 1974). Soms komen van deze groepen soorten niet wereldwijd maar aan weerszijden van oceanen voor, bijvoorbeeld alleen langs de Atlantische kusten.

Soorten die voorkomen op de overgang van zee en land zijn halofyten; ze tolereren een zeker zoutgehalte. Een aantal van deze soorten is om die reden ook buiten kustgebieden te vinden, namelijk in zoute depressies gelegen in aride gebieden bijvoorbeeld in Centraal Azië en Noord-Afrika (o.a. Zeekraal, Schorrekruid).

3.1.3 Levensstrategie

De meeste soorten die voorkomen langs zeekusten kunnen gerekend worden tot de r-strategen; dit zijn soorten die gericht zijn op de productie van veel zaden, gericht op een grote verspreidingsafstand. Dit geldt met name voor de laag gelegen zones die regelmatig door het zeewater worden overstroomd (strand/zeereep, pionierzone bij kwelders). Op de wat hoger gelegen gedeeltes komen ook K-strategen voor; soorten die relatief veel investeren in ondergrondse delen.

In de gematigde streken komen geen boomvormende houtige gewassen voor in zoute, kustgebonden biotopen. Zeealsum en Gewone zoutmelde kunnen overigens wel houtig worden. De meeste van de als r-strategen getypeerde soorten zijn eenjarig (zomerannuëllen), de K-strategen zijn veelal geofyten (overblijvend met winterknoppen onder de grond) of hemicryptofyten (overblijvend met winterknoppen vlak boven of vlak onder de grond).

3.1.4 Dispersie

In tegenstelling tot de veel diersoorten zijn planten gebonden aan een vaste verblijfplaats nadat ze gekiemd zijn en wortel hebben geschoten, tot het moment dat ze weer afsterven. De enige manier om nieuwe locaties te bereiken is door middel van de productie van zaden of vegetatieve delen en deze vervolgens 'aan hun lot over te laten'. In de praktijk van kustgebieden betekent dit veelal het overlaten aan het (samen)spel van zeestromingen, golfwerking, wind, stuivend zand e.d.

Het 'zwerfvermogen' of vagiliteit van sommige kustsoorten is extreem hoog, bijvoorbeeld van tropische soorten als de Kokospalm, *Barringtonia* (mangrovesoort) of *Entada gigas* (liaan). O.a. van de laatste soort worden zelfs langs de Nederlandse kusten soms zaden aangetroffen.

Veel soorten hebben dusdanige zaden dat ze goed zijn aangepast aan het transport door zeewater (bijvoorbeeld luchtholtes). Verspreiding via zeewater is voor de meeste kustgebonden soorten de belangrijkste manier van verspreiding. Daarom is in dit kader het voorkomen van zeestromingen en het patroon daarvan van groot belang (zie § 1.5).

Op grond daarvan is het waarschijnlijk dat het voor plantenzaden moeilijk is om vanuit het Waddengebied het Deltagebied te bereiken (omgekeerd is juist niet/minder problematisch) en zal ook kolonisatie vanuit Engeland richting Nederlandse kusten niet snel te verwachten zijn.

3.1.5 Voorkomende soorten en soortselectie

Met betrekking tot hogere planten wordt een onderverdeling in soorten van ondiep zout getijdewater, soorten van kwelders en schorren en soorten van zandige kusten gehanteerd. Het aantal voorkomende soorten in deze milieus is in Nederland vrij beperkt. In onderstaande tabel is het merendeel van deze soorten opgenomen, met uitzondering van enkele zeer zeldzame/uitgestorven soorten. Het overzicht beoogt niet compleet te zijn.

Van elke soort zijn, voor zover bekend, gegevens met betrekking tot enkele 'life history traits' ingevuld, eigenschappen die te maken hebben met levenstrategie, in het bijzonder met dispersie. Het overzicht beoogt niet meer dan een idee te geven van de variatie dan wel de overeenkomsten binnen deze groep van soorten wat betreft aan dispersie gerelateerde eigenschappen.

Een deel van deze informatie is afkomstig uit de teksten die hierna volgen en waarin per soortengroep dieper op deze materie wordt ingegaan. Gegevens met betrekking tot de zaadbank van soorten zijn voornamelijk ontleend aan Thompson *et al.* (1997) en Bakker *et al.* (2001). Wat betreft het drijfvermogen en de levensduur van zaden (behoud kiemkracht) zijn met name van kweldersoorten recente gegevens bekend (Geertsema, 2000; Bekker *et al.* 1998).

soorten van ondiep zout getijdewater

Klein zee gras	<i>Zostera noltii</i>
Groot zee gras	<i>Zostera marina</i>

soorten van kwelders en schorren

Zeekraal	<i>Salicornia spp.</i>
Zeeaster	<i>Aster tripolium</i>
Gewoon kwelder gras	<i>Puccinellia maritima</i>
Melkkruid	<i>Glaux maritima</i>
Zilte rus	<i>Juncus gerardii</i>
Zilte schijnspurrie	<i>Spergularia salina</i>
Gerande schijnspurrie	<i>Spergularia media</i>
Strandkweek	<i>Elymus athericus</i>
Engels slijkgras	<i>Spartina anglica</i>
Schorrekruid	<i>Suaeda maritima</i>
Zeeweegbree	<i>Plantago maritima</i>
Lamsoor	<i>Limonium vulgare</i>
Spiesmelde	<i>Atriplex prostrata</i>
Strandmelde	<i>Atriplex litoralis</i>
Gewone zoutmelde	<i>Atriplex portulacoides</i>
Schorrezoutgras	<i>Triglochin maritima</i>
Zeealsum	<i>Seriphidium maritimum</i>
Zeebies	<i>Bolboschoenus maritimus</i>

soorten van zandige kusten

Zeeraket	<i>Cakile maritima</i>
Zeewinde	<i>Calystegia soldanella</i>
Biestarwegras	<i>Elytrigia juncea</i>
Blauwe zeedistel	<i>Eryngium maritima</i>
Zeewolfsmelk	<i>Euphorbia paralias</i>
Loogkruid	<i>Salsola kali</i>
Zeemelkdistel	<i>Sonchus arvensis var. mar.</i>
Zeepostelein	<i>Honkenya peploides</i>
Gelobde melde	<i>Atriplex laciniata</i>
Kustmelde	<i>Atriplex glabriuscula</i>
Strandbiet	<i>Beta vulgaris ssp. mar.</i>
Zeekool	<i>Crambe maritima</i>
Helm	<i>Ammophila arenaria</i>

levensduur ouderplant	zaadproductie (zaden per plant)	drijfvermogen zaad	zaadbank	levensduur zaad
meerjarig	vrij weinig	gering	ontbreekt	?
een- tot meerjarig	variabel	gering	ontbreekt	?
eenjarig	veel	gering	groot	groot
twee- tot meerjarig	veel	groot	zeer variabel	groot
meerjarig	variabel	?	matig	matig
een- tot meerjarig	(vrij) veel	groot	groot	(zeer) gering
meerjarig	(vrij) weinig	matig	groot	groot
eenjarig	(vrij) veel	groot	zeer groot	vrij groot
eenjarig	(vrij) veel	groot	zeer groot	vrij gering
meerjarig	veel	gering	vrij gering	(zeer) gering
meerjarig	variabel	groot	zeer gering	(zeer) groot
eenjarig	veel	groot	gering	gering
meerjarig	veel	gering	gering	gering
meerjarig	veel	matig	(vrij) gering	(zeer) gering
eenjarig	veel	matig	(zeer) groot	(zeer) groot
eenjarig	veel	matig	?	?
meerjarig	veel	?	?	?
meerjarig	veel	groot	groot	(zeer) gering
meerjarig	veel	gering	?	?
meerjarig	veel	?	?	?
eenjarig	weinig	(zeer) groot	zeer variabel	groot
meerjarig	(vrij) weinig	?	gering	?
meerjarig	variabel	groot	?	?
twee- tot meerjarig	veel	?	?	?
meerjarig	(vrij) veel	?	?	?
eenjarig	(vrij) veel	?	?	?
meerjarig	veel	?	?	?
meerjarig	(vrij) weinig	?	?	?
eenjarig	veel	?	?	?
eenjarig	veel	groot	?	groot
meerjarig	veel	?	ontbreekt	(zeer) groot
meerjarig	veel	groot	?	?
meerjarig	veel	?	variabel	?

Uit bovenstaand overzicht zijn enkele soorten geselecteerd voor nadere studie. Er is steeds gekozen voor soorten die zo dicht mogelijk langs de randen van de Noordzee voorkomen. Het betreft Groot en Klein zee gras (ondiep zout getijdewater), Engels slijkgras (kwelders en schorren) en Zeeraket (zandige kusten).

Uit het overzicht blijkt dat er kennisleemten zijn. Dit komt uiteraard deels doordat alleen voor de hiervoor genoemde soorten een meer diepgaande literatuurstudie is uitgevoerd.

3.2 Soorten van ondiep zout getijdewater

3.2.1 Inleiding

Bedoeld worden hier ondiepe kustwateren en die delen van waddengebieden, estuaria die dagelijks worden overspoeld met zeewater. Het betreft in feite de zone die voorafgaat en deels overlapt met de pionierzone zoals die wordt onderscheiden bij de

kwelderzonering (§ 3.3). Het substraat is over het algemeen slibrijk, in ieder geval niet puur zand.

Omdat het hier (wat betreft de Nederlandse situatie) uitsluitend om Groot en Klein zeegras gaat, wordt hier meteen ingezoomd op deze soort(en). Voor een meer uitgebreide inleiding met betrekking tot vegetaties van slikken en kwelders, zie § 3.3.

3.2.2 Zeegras (*Zostera marina* en *Zostera noltii*)

Keuze en status soorten

In het bedoelde biotoop komen in Nederland twee soorten hogere planten voor, te weten Klein en Groot zeegras (respectievelijk *Zostera noltii* en *Z. marina*). Beide soorten komen voor op de Rode lijst (Van der Meijden *et al.* 2000). Ze zijn om deze reden beleidsmatig interessant, temeer daar zich de afgelopen eeuw grote veranderingen hebben voltrokken in het voorkomen in Nederland (sterke areaalverkleining). Bovendien bleek van deze soorten veel literatuur beschikbaar te zijn. Groot zeegras is de meest zeldzame van de twee soorten. De belangrijke rol van zeegrasvelden in de Waddenzee is onderkend door de overheid en terug te vinden in o.a. het Natuurbeleidsplan en de Derde Nota Waterhuishouding.

Een groot deel van de informatie hieronder (voor zover geen andere bron is vermeld) is afkomstig uit Wijgergangs & De Jong (1999).

Geografische verspreiding wereldwijd

Het geslacht *Zostera* vormt samen met ca. zeven andere genera een specifieke groep van hogere planten – zeegrassen - die als 'waterplanten' groeien in ondiepe kustwateren. De meeste van deze genera zijn gebonden aan tropische wateren. *Zostera* komt voornamelijk voor in de gematigde streken. Hoewel de taxonomie niet helemaal helder is, worden 11 soorten onderscheiden (Good 1974). Daarvan komen er vier voor in de omgeving van Japan en Korea, één in zuidelijk Afrika en vier in de omgeving van Australië en Nieuw Zeeland voor. Van de resterende twee soorten, Klein en Groot zeegras, heeft Groot zeegras verreweg de grootste verspreiding; deze soort komt voor in de noordelijke gematigde zones (zowel rond de Atlantische Oceaan als de Grote Oceaan). De noordelijkste verspreiding wordt gevormd door zuid Groenland, de zuidelijkste door het begin van de tropische regio's langs de oostkust van Noord-Amerika en Azië. Klein zeegras heeft wereldwijd een veel kleiner verspreidingsgebied; het is beperkt tot de kusten van de Kaspische Zee, Middellandse en Zwarte Zee, West-Afrika en de Atlantische kusten van Europa. De noordgrens wordt bereikt in Zuid-Scandinavië (Weeda *et al.* 1991).

Verspreiding in Nederland

Tot ca. 1930 kwam zeegras met name in het westelijk Waddengebied zeer veel voor (15.000 ha) met Groot zeegras als de dominante soort. Er floreerde zelfs een 'zeegrasindustrie' (wiervisserij en wiermaaien) rond de Waddenzee en er werden dijken van gebouwd. Zeegrassen kwamen voor de aanleg van de Afsluitdijk ook voor langs de

kusten van de Zuiderzee. Daarnaast waren beide soorten ook in het Deltagebied vrij algemeen, voordat werd begonnen met de aanleg van de Deltawerken. In de jaren dertig ging het snel bergafwaarts met het areaal zeegras, niet alleen in Nederland maar langs de gehele Atlantische kust. Dit was het gevolg van de 'waisting disease', veroorzaakt door een schimmelinfectie (*Labyrinthula zosterae*). Bedoelde schimmel is wel vaker aangetoond in zeegrasvelden, maar meestal is deze niet zo desastreus als in de jaren dertig toen het areaal werd gedecimeerd. De gevolgen van de ziekte waren voor Groot zeegras ernstiger dan voor Klein zeegras.

In tegenstelling tot de rest van de Atlantische kust herstelden de populaties zich in het Nederlandse Waddengebied niet. Dit kwam doordat rond dezelfde tijd de Afsluitdijk werd voltooid, waardoor de omstandigheden voor zeegrassen minder gunstig werden. Na de voltooiing van de deltawerken in Zeeland zijn ook daar de zeegraspopulaties sterk teruggelopen.

Recentelijk is pas onderkend dat met de desastreuze areaalinkrimping van Groot zeegras in de dertiger jaren, de ondersoort *Zostera marina ssp. marina* uit Nederland is verdwenen (mond. med. D. de Jong). Dit is de ondersoort die in het traject van net boven tot onder GLW groeit. De ondersoort die nog wel in Nederland voorkomt betreft *Z. marina ssp. angustifolia*. Deze soort staat duidelijk hoger in de getijdenzone; in feite groeien ze in fysiek gescheiden biotopen. Herintroductieproeven (zie onder) en overige hier vermelde informatie heeft dus betrekking op deze laatstgenoemde ondersoort.

Op dit moment komt zeegras nog verspreid voor in het Waddengebied (omgeving Terschelling, Noord-Groningse kust en Eemsgebied) en het Deltagebied (Grevelingenmeer, Oosterschelde, Veerse Meer en een kleine populatie in de Westerschelde).

Zeegras heeft een voorkeur voor zeewater met bijmenging van rivierwater. Dit blijkt ook uit het feit dat de vroegere groeiplaatsen in zeearmen lagen waarin rivieren uitmondden. Met name kiemplanten gedijen niet goed in puur zeewater. Zowel in het Deltagebied als in de westelijke Waddenzee zijn deze zoet-zout gradiënten gedeels verdwenen.

Recent zijn studies verricht naar herintroductie van zeegrasvelden (Groot zeegras) in de Waddenzee (o.a. Van Katwijk 1993; 2000a). Door de voortschrijdende degradatie van het Waddenzee-ecosysteem als gevolg van menselijke invloeden zijn ecologische drempels ontstaan (zoals de afwezigheid van voldoende zaadbronnen) die voorkomen dat Groot zeegras zich op eigen kracht weer in de Waddenzee kan herstellen. Herintroductie wordt gezien als een manier om het zeegrasareaal in de Waddenzee te vergroten. Een idee is om door de aanleg van onderwaterdrempels (bijvoorbeeld in de vorm van mosselbanken) in combinatie met kleinschalige zeegrasaanplant vitale groeikernen te laten ontstaan van waaruit het zeegras zichzelf kan herstellen. De kans dat dit inderdaad gebeurt zal toenemen naarmate de meststoffenaanvoer naar de Waddenzee afneemt, de schelpdiervisserij minder wordt en er meer beschutte gebieden en meer zoet-zoutgradiënten komen (Van Katwijk 2000a).

Levensstrategie

Welke overlevingsstrategie de planten volgen is afhankelijk van de omstandigheden waaraan ze zijn blootgesteld. Bepaalde populaties hebben zich aangepast aan een milieu dat wordt gekenmerkt door een grote variatie aan uiteenlopende abiotische factoren

zoals dat het geval is in de litorale zone van kustgebieden, te weten stroombeweging, uitdroging, toevoer van nutriënten en een grote variatie in lichtinstraling, temperatuur en zoutgehalte. Sommige populaties (alleen Groot zeegras) hebben zich aangepast aan submerse omstandigheden, zoals die voorkomen in het sublitoraal, maar ook in van de zee afgesloten zeearmen (bijvoorbeeld Grevelingenmeer).

Van de twee soorten komt Klein zeegras vaak op wat hogere, drogere plekken voor dan Groot zeegras. Klein Zeegras komt alleen als meerjarige soort voor in het eulitoraal. Groot zeegras heeft een meer variabele overlevingsstrategie: de soort kan afhankelijk van de omstandigheden zowel eenjarige als meerjarige populaties vormen, of combinaties van beide.

Populaties met een eenjarige levensstrategie vertonen een aantal karakteristieken gericht op een snelle voltooiing van de levenscyclus en de seizoensgebonden reproductie. Ze investeren in zaadproductie ten koste van ondergronds materiaal.

Overigens kan (net als bij veel andere soorten hogere planten) bij zeegras sprake zijn van sterk wisselende zaadproductie van jaar tot jaar en bij een overvloedige zaadproductie kan eveneens van een zogenaamd 'beurtjaar' worden gesproken.

Overwintering gebeurt in de vorm van zaad. Na de kieming van het zaad in het voorjaar wordt de meeste energie geïnvesteerd in de groei van bloeischeuten, resulterend in een grote hoeveelheid zaad later in de zomer. Deze zaden kunnen in het oorspronkelijke veld terecht komen of daarbuiten; het maakt eenjarige populaties flexibel in vergelijking met meerjarige. Ondergrondse uitlopers (rhizomen) worden in beperkte mate gevormd en dienen uitsluitend als verankering. Meestal overleven de rhizomen van eenjarige populaties de winterperiode niet.

Populaties met een meerjarige levensstrategie komen vooral voor in de sublitorale zone van kustgebieden en in stagnante wateren (bijvoorbeeld Grevelingenmeer). De variatie in abiotische factoren is in vergelijking met de litorale zone (meer het milieu voor de eenjarige populaties) minder groot. Overjarige planten overwinteren door middel van ondergrondse delen en in beperkte mate door bovengrondse vegetatieve scheuten. Zaden zijn voor het voortbestaan van de populatie van ondergeschikt belang; vegetatieve reproductie vormt de hoofdmoot. In het voorjaar vindt een snelle toename van biomassa plaats door vegetatieve uitbreiding vanuit bestaande rhizomen. In najaar en winter verdwijnt het grootste deel van deze productie weer door begrazing en door afsterving. Het zijn vooral deze diep groeiende *onderwaterwouden* van Groot zeegras die, met name in de Waddenzee, zo goed als verdwenen zijn (Van Katwijk 2000b).

Klein zeegras kent uitsluitend meerjarige populaties, Groot zeegras soms eenjarige. Bij de laatste soort is vastgesteld dat er bij toenemende diepte in een getijdegebied een verschuiving op kan treden van de eenjarige naar de meerjarige strategie (Keddy 1987). Ook bij veranderende omstandigheden bij een bestaand zeegrasveld kan een verandering in levenstrategie plaatsvinden. Binnen zeegrasvelden komen overigens vaak beide strategieën in een bepaalde verhouding voor (in ieder geval bij Groot zeegras).

Onderzoek heeft aangetoond dat de voortplantingsstrategie van een populatie zeegras niet genetisch bepaald is, maar door omgevingsfactoren wordt gestuurd (o.a. De Heij & Nienhuis 1992). Dit wordt ook bevestigd door het feit dat Groot zeegraspopulaties in het Grevelingenmeer en Veerse Meer zich hebben aangepast aan de submerse omstandigheden na voltooiing van de deltawerken (Nienhuis *et al.* 1996).

Geconcludeerd kan worden dat Klein zeegras alsmede eenjarige populaties van Groot zeegras meer r-strategen zijn, terwijl de meerjarige populaties van Groot zeegras, zoals die voorkomen in het sublitoraal en in stagnante meren in het Deltagebied meer K-strategen kunnen worden genoemd.

Dispersie

Dispersie vindt plaats door middel van zaad en/ of drijvende plantendelen (bloeistengels) die zaden bevatten. Het zaad van zeegras behoort tot het type nootje (droge, éénzadige, niet openspringende vrucht. Vruchtwand en zaadhuid zijn niet met elkaar vergroeid); verspreiding van de zaden vindt (uitsluitend) via het water plaats, waarbij als aanpassing daaraan de vrucht lucht bevat; dit bevordert het drijvend vermogen (Bouman *et al.* 2000).

Er is met betrekking tot dispersie een belangrijk verschil tussen populaties met een eenjarige en/of een meerjarige levensstrategie.

Bij de *eenjarige populaties* wordt op grote schaal zaad geproduceerd. Het merendeel van deze zaden komt terecht in of nabij de bestaande populatie. Het drijvend vermogen van de zaden is relatief gering. Van Groot zeegras is bekend dat de vruchten onder water door de moederplant van een gasbel worden voorzien waardoor ze naar de oppervlakte drijven en weg kunnen drijven. Zonder deze gasbel zouden de vruchten direct naar de bodem zakken (Bouman *et al.* 2000). Wanneer plantendelen afbreken, zoals bloeistengels met zaden, dan is het drijvend vermogen veel groter en kunnen grotere afstanden worden overbrugd.

Bij *meerjarige populaties* wordt weinig zaad geproduceerd en is er dus een kleine kans op kolonisatie van nieuwe geschikte groeiplaatsen. Omdat het juist de eerder genoemde meerjarige 'onderwaterwouden' zijn die in de Waddenzee verdwenen zijn, is spontane hervestiging van dit type zeegrasvelden extra moeilijk c.q. onwaarschijnlijk. Om die reden wordt ook gedacht aan de eerder beschreven herintroductie-experimenten.

Diverse auteurs twijfelen overigens aan het succes c.q. nut van herintroducties en pleiten voor het scheppen van de mogelijkheden voor natuurlijke terugkeer (minder dynamiek, helderder water, zoet-zoutgradiënten, minder intensieve schelpdiervisserij e.d.), o.a. Wolff 1996.

Overigens is in de jaren zeventig een spontane vestiging gemeld van het meerjarige type van Groot zeegras in de Eemsmonding (Polderman & Den Hartog 1975). Op dat moment kwam Groot zeegras ter hoogte van de kwelderwerken bij Groningen nog niet voor (wel Klein zeegras) en was de dichtstbijzijnde populatie die van Terschelling (zuidkust) of uit het Duitse Waddengebied, waar Groot zeegras iets algemener voorkomt dan in het Nederlandse deel (Wolff 1996). In beide gevallen betreft de afstand enkele tientallen kilometers. Hoewel het hier om overwegend meerjarig zeegras ging, bleek de zaadproductie wel hoog: ca. 300 zaden per m².

In het begin van de tachtiger jaren heeft een zaadexplosie plaatsgevonden in een populatie van Klein zeegras in de Zandkreek (Oosterschelde) en zijn van daaruit (in één jaar tijd) nieuwe groeiplaatsen elders in de Oosterschelde ontstaan (Roggenplaat, Galgenplaat). Het gaat hier om afstanden van 6-20 km.

Het is aannemelijk dat hervestiging voor zowel Klein als Groot zeegras ook kan volgen uit losgespoelde (storm) of losgewoelde (bijvoorbeeld rotganzen) rhizoomdelen die elders aanspoelen (mond. med. D. de Jong).

Over de afstanden die zaden en of drijvend plantenmateriaal (al of niet met zaden) kunnen afleggen is weinig informatie voorhanden. Gezien het feit dat Groot zeegras in het westelijk Waddengebied verdwenen is sinds de dertiger jaren, en hoewel sinds ca. 1980 de condities op het Balgzand voor deze soort weer geschikt zijn heeft Groot zeegras zich hier toch niet spontaan kunnen vestigen. Daarom kan worden aangenomen dat het erg moeilijk is voor deze soort (of onmogelijk?) om vanuit het Deltagebied of vanaf de Engelse kusten dit gebied te bereiken. Ook vestiging vanuit populaties in de oostelijke Waddenzee blijkt niet te gebeuren. Dit heeft naar alle waarschijnlijkheid alles te maken met de richting van de zeestromingen.

Overigens geeft recent genetisch onderzoek aan zeegrasspopulaties in de Waddenzee geen aanleiding te veronderstellen dat deze genetisch verarmd zijn (mond. med. J. Olsen, RUG). Integendeel, de genetische variatie is groot en suggereert in feite dat er sprake is van uitwisseling van genetisch materiaal op ruime schaal, waarschijnlijk over afstanden van meer dan 100 km. Meer gedetailleerd genetisch onderzoek aan populaties rond de gehele Noordzee zal nodig zijn om hierover meer zekerheid te krijgen. Kleine groeivelden (van ca. 1 m diameter) in de Waddenzee blijken overigens veelal klonen te zijn (Reusch *et al.* 2000).

3.3 Soorten van kwelders en schorren

3.3.1 Algemeen

Zonering

Kwelder- of schorvegetaties (c.q. zoutmoerasvegetaties) komen met name voor langs slikkige kusten tussen ca. 40 cm beneden Gemiddeld Hoogwater (GHW) tot daar waar het zeewater alleen bij springtij reikt. In het laagste deel ('wad-/slikvlakte' of ook wel 'pionierzone' genoemd; Beeftink 1965; Dijkema & Bossinade 1990) is er sprake van een overlap met de groeiplaatsen van zeegras, met name Klein zeegras. In de pionierzone komen met name Zeekraal en Engels slijkgras voor. Na de pionierzone volgen achtereenvolgens de Lage Kwelder (vanaf 5 cm beneden GHW; vooral gekenmerkt door het Kweldergrasverbond) en de Hoge Kwelder (tijdens springtij en stormvloed overspoeld; vooral gekenmerkt door het Verbond van Engels gras).

Voorkomen in Nederland en Europa

Bedoelde vegetaties komen in Nederland voor in gebieden grenzend aan de Waddenzee en in het Deltagebied. Het totale kwelderareaal in Noord-Nederland bedroeg in 1988 ca. 6500 ha, in Zuidwest-Nederland 4300 ha (Zonneveld 1989). Sinds 1930 is er in Nederland een aanzienlijk oppervlak kwelder- en schorvegetaties verdwenen, in het Waddengebied ca. 2000 ha, in het Deltagebied ca. 2700 ha. Deze sterke afname is vooral het gevolg van bedijkingen (Lauwersmeer, Zuiderzee, Haringvliet e.a.). Overigens is het kwelderareaal in geheel Europa teruggelopen, waarbij behalve indijkingen ook kusterosie, verstedelijking, transport en winning van delfstoffen een rol spelen. De

areaalvermindering is vaak veelomvattend en onherstelbaar doordat alle specifieke eigenschappen van het kweldermilieu hierbij verdwijnen (Dijkema 1986). Het Deens-Duits-Nederlandse Waddengebied blijkt binnen Europa het grootste aaneengesloten gebied te zijn waar kwelders, duinen en getijdegebieden nog in hun oorspronkelijke samenhang voorkomen. Vrijwel alle soorten die in de pionierzone en lage kwelderzone te vinden zijn, komen wijdverspreid voor langs de Atlantische kusten van Europa. Een aantal komt op het gehele noordelijk halfrond voor, bijvoorbeeld Schorrezoutgras, Zeeweegbree en Zeekraal (Schaminée *et al.* 1992).

Levensstrategie en dispersie bij kweldersoorten

In de pionierzone en lage kwelder is het aantal soorten wat hier kan worden aangetroffen beperkt. In de pionierzone zijn dit naast hier en daar Klein zeegras voornamelijk Zeekraal en Engels slijkgras, op de lage kwelder komen hier soorten als Gewoon kweldergras, Gerande en Zilte schijnspurrie, Zeeaster, Gewone zoutmelde, Schorrekruid, Lamsoor, Zeeweegbree en Schorrezoutgras bij. Van deze soorten zijn Zeekraal, de beide schijnspurriesoorten, Zeeaster en Schorrekruid meer of minder duidelijke r-strategen; het zijn soorten die veel zaad kunnen produceren en op Zeeaster na eenjarig zijn. Zo werden bij een onderzoek naar de zaadvoorraad van kweldersoorten in de hoge kwelder versus zomerpolders in Noord-Friesland Buitendijks voor Zilte schijnspurrie een zeer hoog aantal zaden aangetroffen in de hoge kwelder, te weten 116773/m² (Bakker *et al.* 2001). Zeekraal kan wel tot 1000 zaden per individu produceren (Jefferies *et al.* 1981). Overigens bestaat binnen een soort vaak een grote variatie wat betreft zaadproductie. Wat betreft de genoemde pioniersoorten wordt de zaadproductie vooral gestuurd door de dichtheid van de begroeiing (Watkinson & Davy 1985). IJle zeekraalbegroeiingen zullen dus per individu meestal meer zaad produceren dan dichte zeekraalvelden.

De overige soorten zijn twee- of meerjarig en investeren meer in ondergrondse delen (meer of minder K-strategen). Net als bij Groot zeegras al geconstateerd werd, kunnen sommige kweldersoorten hun strategie aanpassen naar gelang de standplaats (hoger of lager ten opzichte van GHW). Dit is o.a. het geval met Engels slijkgras (paragraaf 3.3.2). Ook bij Zeekraal is iets dergelijks geconstateerd tussen populaties in de pionierzone en populaties op de wat hoger gelegen kwelder (Watkinson & Davy 1985); hoewel beide populaties zaden produceren die in de late winter en het voorjaar kiemen, groeien die van de hogere zone nauwelijks tot juli, terwijl kiemplanten van de pionierzone tot die tijd continu doorgroeien. Dit wordt verklaard door het feit dat de populaties op de hogere kwelder in de zomermaanden vaak te maken hebben met fysiologische droogte en hypersaliene omstandigheden.

De genoemde soorten kennen allemaal zaadverspreiding via (zee)water, alleen Zeeaster is voornamelijk op windverspreiding gericht. Deze soort komt ook voor in de binnenlanden van Europa en Centraal Azië tot op 400 m hoogte in zoutsteppes, waar water als verspreidingsmechanisme weinig effectief is. De meeste van de genoemde soorten hebben nootjes als vruchten en vrijwel allemaal hebben ze specifieke aanpassing om het drijfvermogen van de vruchten te bevorderen (Bouman *et al.* 2000). Bij Zeekraal bevatten de stengels lucht, zodat afbrekende plantendelen met zaden kunnen afdrijven.

Dalby (1963) vond dat zaad bevattende plantdelen van *Salicornia pusilla* gedurende drie maanden rond bleven drijven in zeewater, voordat ze kiemden. Dit is ook bij *Salicornia europaea* vastgesteld (Ungar 1978), waarbij de zaden aan de plant al bleken te kiemen. Bij Schorrekruid zit lucht onder de bloemdekbladen, bij Kweldergras zit lucht tussen de kafjes en bij Schorrezoutgras en Zeeweegbree zit lucht in de vrucht zelf. Een soort als Spiesmelde, die zowel op schorren als langs zandige kusten voorkomt (vloedmerk) houdt haar zaden drijvende doordat de steelblaadjes die de vruchtjes omgeven lucht blijven insluiten.

In Koutstaal *et al.* (1987) wordt aangetoond dat het drijfvermogen van verschillende halofyten tot ca. twee weken intact bleef en dat de zaden van de meeste soorten daarbij hun kiemkracht hadden behouden.

Door Huiskes *et al.* (1995) is de verspreiding van plantdelen door waterbewegingen in de Oosterschelde onderzocht. Daarbij is gekeken naar de verhouding op het water drijvende en in de waterkolom zwevende zaden per soort. De meeste zaden werden drijvend aangetroffen, met name die van Engels slijkgras, Schorrezoutgras, Lamsoor en Strandkweek. De zaden van Zeekraal, Zeeaster en Schijnsprurrie-soorten werden voornamelijk zwevend aangetroffen. Dit gold ook voor zaailingen van Zeekraal, Schorrezoutgras, Zeeaster en Lamsoor.

Spiesmelde kan haar zaden ook nog door dieren laten verspreiden, zowel uitwendig (zaden blijven hangen in vacht van dieren) als inwendig (de zaden kunnen zonder verlies van kiemkracht het maagdarmkanaal van grazers passeren). Dit geldt overigens ook voor een aantal andere kweldersoorten (Zeekraal, Schijnsprurrie, Schorrekruid, Zeeweegbree; Geertsema 2000). Vee en ganzen kunnen op begraasde kwelders op deze manier voor korte afstand verspreiding zorgen. Vogels kunnen voor verschillende soorten ook zorgen voor verspreiding over lange afstanden (respectievelijk Bakker *et al.* 1985; Bakker *et al.* in druk; Geertsema 2000).

Met betrekking tot de termijn dat zaden c.q. plantdelen met zaden daarin blijven drijven zijn relatief weinig gegevens voorhanden. Recent laboratoriumonderzoek (Geertsema 2000) heeft aangetoond dat de zaden van veel kweldersoorten goed in zeewater blijven drijven; van de meeste soorten drijft het merendeel van de zaden nog na een verblijf van 18 dagen in zeewater.

Overigens wordt meestal gesteld dat zeereepsoorten een grotere potentie voor lange afstandstransport via zeestromingen hebben dan pioniersoorten van kwelders/schorren. (Ignaciuk & Lee 1980). Watkinson & Davy (1985) stellen dat er geen kwantitatieve schattingen van de dispersieafstanden van schor-/kwelderpioniers beschikbaar zijn. Opgemerkt wordt dat sommige zaden 'lange' afstanden afleggen maar dat een aantal observaties er op duiden dat veel zaden vlakbij de moederplant terechtkomen (o.a. Joenje 1978). Ook uit onderzoek naar het voorkomen van kwelderzaden in aanspoelsel (met name in Duitsland en Nederland; respectievelijk Persicke *et al.* 1999; Gerlach *et al.* 1999; Bakker *et al.* 1985) blijkt dat het aanspoelsel en de zaden die daar in zitten meestal geen grote afstanden afleggen (tussen brongebieden en daar waar het wordt gedeponeerd door de zee).

Veel eenjarige soorten van dynamische milieus hebben langlevend zaad en een grote ondergrondse zaadbank: een voorraad met meer of minder kiemkrachtige zaden. Een dergelijke zaadbank is voor deze soorten een voordeel, omdat bij gelijktijdige kieming onder ongunstige omstandigheden de gehele populatie bedreigd kan worden in haar voortbestaan. Toch is bekend dat Zeekraalpopulaties uit Engeland en Denemarken niet over een dergelijke zaadbank beschikken. Dit wordt verklaard doordat deze populaties een zeer voorspelbaar habitat bezetten, met open plekken die zeer geschikt zijn voor kolonisatie, waardoor op die plaatsen een grote kans op succesvolle reproductie bestaat.

De meeste soorten waarvan zaadbankgegevens voorhanden zijn, betreffen soorten van graslanden, akkers en dergelijke (Thompson *et al.* 1997). Van soorten van kustmilieu's (met name zandige kusten) zijn nauwelijks gegevens bekend. De schaarse data die met betrekking tot zaadbank van kweldersoorten beschikbaar zijn wijzen er op dat de meeste soorten geen langlevende zaden hebben en dat bovendien van de meeste soorten de dichtheid aan zaden in de bodem relatief gering is (met als grote uitzondering Zilte schijnsprurrie; Bakker *et al.* in druk). Door Bekker *et al.* (1998) is een zogenaamde 'longevity index' ontwikkeld, waarmee nauwkeuriger dan de indeling zoals gegeven in het zaadbankoverzicht van Thompson *et al.* (1997) een idee kan worden verkregen van de periode waarin zaden van een soort hun kiemkracht behouden.

De zaden van de meeste halofyten kiemen niet onder zoute condities. Zeekraal is daarvoor nog het minst gevoelig, de meeste andere soorten hebben bij de kieming brakke tot zoete omstandigheden nodig (Ungar 1978). De zaden kunnen uiteraard wel tegen zeewatercondities (dit is in veel gevallen immers het verspreidingsmedium) maar verkeren dan in een soort slapende toestand; zodra ze ergens terecht komen waar de kiemcondities beter zijn, dan gaan ze tot kieming over.

3.3.2 Slijkgras (*Spartina anglica* en *Spartina maritima*)

Keuze en status soort(en)

Gekozen is voor een soort die laag in de kwelderzoning staat en dus een sterke binding met de Noordzee heeft, namelijk slijkgras (*Spartina*). Bovendien speelt hier mee dat de in Nederland inheemse soort Klein slijkgras (*Spartina maritima*) zeer zeldzaam is geworden (vrijwel verdwenen?) en is overvleugeld door de exoot c.q. nieuw ontstane soort Engels slijkgras (*Spartina anglica*). Klein slijkgras is een Rode Lijstsoort (Van der Meijden *et al.* 2000).

Algemeen

Slijkgrassen zijn forse, overblijvende, zoutbehoevende planten. Ze komen vaak voor in de laagste zone van het schor of de kwelder (pionierzone), samen met bijvoorbeeld Langarig zeekraal, maar ook op de lage kwelder. Het optimum van voorkomen ligt rond de gemiddelde hoogwaterlijn, dus op de overgang van slik naar schor. Tot ca. een meter onder de gemiddelde hoogwaterlijn is de soort aan te treffen. Ook komt Slijkgras binnendijs voor, bijvoorbeeld in inlagen. Met hun stevige wortelstokken vormen ze vaak pollen/horsten/haarden die gaandeweg groter worden en waarbinnen weinig of

geen andere soorten tot ontwikkeling kunnen komen. Door samensmelting van deze groeihaarden kunnen soms uitgestrekte velden ontstaan.

Slijkgrassen zijn samen met een aantal ingeburgerde exoten de enige C4-planten van de Nederlandse flora (Weeda *et al.* 1994). Het stelt ze in staat om zuinig met water om te gaan (al staan ze in het water, vanwege het hoge zoutgehalte daarvan is dit water moeilijk door de plant op te nemen).

Geografische verspreiding en voorkomen in Nederland

De meerderheid van de Slijkgrassen horen thuis in Amerika. Aan de Atlantische kusten komen meer soorten voor dan aan de Pacifische kusten. Een paar soorten zijn inheems in Europa, Afrika en het zuidelijk deel van de Indische Oceaan.

In Nederland komen twee soorten voor, Klein slijkgras en Engels slijkgras. Klein slijkgras is waarschijnlijk pas in de 17e eeuw voor het eerst in Nederland gevonden en heeft hier vermoedelijk in de 19e eeuw zijn grootste uitbreiding gekend, vooral in Zeeland. Het is een soort die in Nederland tegen de noordrand van zijn verspreidingsgebied aan zit, hoewel het sinds 1984 ook bekend is van Terschelling. De soort komt vooral voor langs de ZW-Europese kusten.

Aan het einde van de 19e eeuw is een Amerikaanse soort *Spartina alterniflora* op enkele plaatsen langs de Europese kust opgedoken en heeft deze soort met Klein slijkgras onvruchtbare bastaarden gevormd (alleen vegetatieve vermeerdering). Echter, aan de Engelse kust ontstond daarna uit deze hybride een vruchtbare plant die rijkelijk zaad zette: Engels slijkgras (*Spartina townsendii*) genoemd. Deze nieuw ontstane soort is vermoedelijk door middel van zaad op eigen kracht het Kanaal overgestoken en heeft zich gevestigd langs de Franse kust. Toen later bleek dat Engels slijkgras een sterke slibbindende eigenschap heeft (vooral omdat de soort ook in de winterperiode bovengronds aanwezig blijft, waardoor het eenmaal gesedimenteerde slib goed wordt vastgehouden) is de plant op tal van plaatsen uitgeplant. In Nederland gebeurde dit vanaf 1924. Vanwege de grotere concurrentiekracht van Engels slijkgras ten opzichte van Klein slijkgras, is de eerstgenoemde nu een van de meest voorkomende halofyten in zowel het Deltagebied als Noord-Nederland. Klein slijkgras is zeldzaam geworden en verdrongen naar de meest zandige delen, waar Engels slijkgras minder goed gedijt. Engels slijkgras is wel relatief gevoelig voor strenge winters. Dit komt mede doordat Engels slijkgras een zogenaamde C4-plant is; dit zijn planten die kooldioxide vastleggen in koolstofverbindingen met vier koolstofatomen (in plaats van drie zoals bij andere planten). Dit geeft fysiologische voordelen, echter alleen bij temperaturen boven de 12°C. Na strenge winters kunnen slijkgrasvelden soms 'instorten'. Overigens volgt in de regel binnen 4-12 jaar volledig herstel. In feite is dergelijke 'herstelsuccessie' een normaal verschijnsel binnen schor- en kweldergemeenschappen (Beeftink 1978). De gevoeligheid voor strenge winters is overigens wel de reden dat Engels slijkgras in noord Nederland veel minder voorkomt dan in zuidwest Nederland. In noord Nederland is het veeleer Gewoon kweldergras die als pionier optreedt en kweldervorming op gang brengt, in plaats van Engels slijkgras.

Introductie versus bestrijding

De sterke uitbreiding van Engels slijkgras is in Nederland ten koste gegaan van o.a. Klein zee gras en, zoals al genoemd, Klein slijkgras. Natuurbeschermers noemen de soort vaak denigrerend 'slikpest' vanwege de verarming van het schor/kwelder na de intrede van Engels slijkgras. Ook in beweidde kwelders (bijvoorbeeld landaanwinningswerken noord Nederland) is men er niet blij mee, omdat het gewas door vee wordt gemedend. In Ierland was er na de sterke uitbreiding van Engels slijkgras een sterke afname van steltlopers (Nairn 1986).

Overigens kan de soort wel een bijdrage leveren tegen schorerosie door de goede doorworteling van de grond en zelfs leiden tot uitbreiding van schorren door de eerdergenoemde slibvangcapaciteit. Dit is uiteindelijk ook de reden van het aanplanten in Nederland en andere west Europese landen geweest. Een andere gunstige eigenschap van slijkgrasvegetaties is het zuiverend vermogen, bijvoorbeeld als rioolwater geloosd wordt in estuaria en de opname van zware metalen. O.a. in Portugal en Spanje is hier veel onderzoek naar verricht. Meestal betreft het onderzoek aan Klein slijkgras.

Ook in China en Australië is Engels slijkgras geïntroduceerd. Met name in China komen grote oppervlakten van dit gewas voor en is veel onderzoek aan beheer en bestrijding gedaan (o.a. Chung 1993). Allerlei methoden zijn daarbij uitgetoetst; van biologische bestrijding (met een sprinkhanensoort; Wu *et al.* 1999), uitgraven, onder water zetten, bedijken, branden, begrazen, maaien, afdekken, tot toepassing van herbiciden.

Thompson (1991) betoogt dat net als bij een geïntroduceerde soort als Brede waterpest, ook Engels slijkgras wel eens over zijn expansietop heen kan zijn en op natuurlijke wijze kan gaan 'instorten'. Aanwijzingen daarvoor zag hij o.a. in de toenemende gevoeligheid voor schimmelinfecties.

Slijkgras kan slecht tegen 'grubben' door grauwe ganzen (Esselink 2000).

Levensstrategie

Beide slijkgrassoorten zijn meerjarig en kunnen zich zowel via zaad als via losgeraakte wortelstokken verspreiden. Doordat de planten veel energie investeren in hun ondergrondse delen kunnen ze worden gekenmerkt als K-strategen. Slijkgras is een hemicryptofyt; overblijvend met winterknoppen vlak boven of vlak onder de grond.

Er is net als bij andere soorten van de pionierzone (bijvoorbeeld Zeekraal en Groot zee gras) verschil in de levensstrategie van Engels slijkgras gaande van de lage standplaatsen (ten opzichte van GHW) naar de hogere. Op de laagste standplaatsen (ca. een meter onder GHW), waar het ca. tweederde van de tijd onder water staat, vormt het vrijwel geen zaad, terwijl hoger op de kwelder de zaadproductie veel hoger ligt. In een kweldergebied bij Southport, Engeland werden in de laagste zone 4 bloeihalmen per m² gevonden, in de hoogste zone 112 per m² (Marks & Truscott 1985). Onderzoek in Engeland heeft het bestaan van ruimtelijke en temporele variatie in zaadzetting bij Slijkgras aangetoond (Mullins & Marks 1987). Het blijkt dat veel bloeihalmen uiteindelijk geen zaad zetten of geen levensvatbaar zaad. Het succes van zaadzetting bleek met name af te hangen van de tijd waarop de bloeihalmen verschijnen; hoe vroeger dit gebeurt des te meer kans op zaadzetting.

Verschillende auteurs constateren dat met name de golfdynamiek de beperkende factor is in de lagere groeiplaatsen van Slijkgras. Groenendijk (1987) concludeerde om die

reden dat na de getijreductie in de Oosterschelde door aanleg van de Oosterscheldekering geen grootschalige invasie van tijdelijk droogvallende platen in de Oosterschelde door Engels slijkgras hoefde worden verwacht; immers, de golfdynamiek zou naar verwachting ongeveer gelijk blijven en deze factor is meer bepalend dan de getijamplitude.

Dispersie

De zaadverspreiding vindt plaats via het zeewater; doordat lucht tussen de kafjes van de vruchtjes blijft zitten is het drijvend vermogen van de zaden groot (Bouman *et al.* 2000). In veel gevallen zullen delen van de vruchtaar afbreken waardoor meerdere zaden tegelijk afdrijven. Aangenomen wordt dat Engels slijkgras aan het begin van de 20e eeuw op eigen kracht het Kanaal van Engeland naar Frankrijk is overgestoken en vervolgens daar met succes zich heeft gevestigd. Dit geeft aan dat Engels slijkgras zich over tientallen tot mogelijk meer dan honderd kilometer kan verplaatsen via zeewater zonder dat de zaden zinken of hun kiemkracht verliezen.

Zaailingen van Slijkgras kunnen zich alleen succesvol vestigen wanneer ze na de kieming gedurende 2-3 dagen niet worden overstroomd door zeewater. Dit is alleen mogelijk gedurende doottij-situaties. Dit geldt overigens ook voor Zeekraal (Groenendijk 1985).

Een andere manier waardoor verspreiding soms plaats vindt is door middel van ijsschollen. Deze ontstaan bij laag water en strenge vorst. Bij hoog water worden deze ijsschollen gelift en nemen hele slijkgraspollen met wortel en al mee. Deze kunnen kilometers verderop weer worden gedeponeerd en vervolgens (eventueel) daar zich vestigen.

3.3.3 Relatie met natuurontwikkeling

De laatste jaren bestaat er zowel in het Deltagebied als in Noord-Nederland toenemende aandacht voor het uitbreiden van kwelderoppervlak, na de sterke afname van het areaal in de afgelopen eeuw. Dit kan door het doorbreken van dijken en het zodoende 'verkweldden' van de achtergelegen polder. In enkele gevallen heeft zo'n verkweldering spontaan zijn beslag gekregen. Zo brak in 1973 een zomerdijk door bij de Peazemerlannen in Noord-Friesland en gebeurde hetzelfde in 1990 aan de monding van de Schelde ter hoogte van de Selenapolder. In Noord-Friesland ter hoogte van Ferwerd bestaan plannen om in totaal 1200 ha zomerpolder te verkweldden (It Fryske Gea). Om beter te kunnen inschatten hoe het proces van sedimentatie en de ontwikkeling van de begroeiing plaats zal vinden is in het najaar van 2001 een proefverkweldering van 135 ha uitgevoerd. Onderzoek naar snelheid van kolonisatie door kweldersoorten kan interessante gegevens opleveren, omdat relatief weinig bekend is over de achterliggende mechanismen bij het proces van verkweldden en de bereikbaarheid van deze nieuwe groeiplaatsen voor kwelder-/schorsoorten.

Bakker *et al.* (2001) hebben, voordat de proefverkweldering in Noard-Fryslân Bûtendyks plaatsvond, onderzoek gedaan naar de zaadvoorraad van kweldersoorten, zowel op de (hoge) kwelder als in de te verkweldden zomerpolders. Bodemonsters van de hoge kwelder bevatten een veel grotere zaadvoorraad van typische kweldersoorten dan die van de zomerpolder. In de monsters van de hoge kwelder domineerde Gerande

schijnsparrie sterk (116.773 zaden per m²), op afstand gevolgd door Melkkruid en Spiesmelde. In de zaadvoorraad van de zomerpolders kwamen nauwelijks kweldersoorten voor. In feite vormde de zaadvoorraad een goede afspiegeling van de voorkomende vegetatie. Uit het onderzoek wordt geconcludeerd dat de voorkomende kweldersoorten geen langlevende zaadvoorraad hebben en dat vestiging van kweldersoorten in de zomerpolders plaats zal moeten vinden vanuit de nabijgelegen kwelders (en niet vanuit de bestaande zaadvoorraad). Bakker *et al.* (2001) bekeken ook de hoeveelheid kiemkrachtig zaad in het vloedmerk op de hoge kwelder om zodoende een indruk te krijgen van de verbreiding van zaden vanaf de kwelder richting zomerpolders. In najaarsvloedmerk bleek veel meer zaden te zitten dan in voorjaarsvloedmerk. Van Spiesmelde, Schorrenkruid en Zeewegbree werden verreweg de meeste zaden aangetroffen.

Bij Tollesbury in Zuidoost-Engeland is in 1995 een kleine polder verkwelderd. Tot 1999 bleken zich hier 10 kweldersoorten gevestigd te hebben, waarbij Zeekraal, Gewoon kweldergras, Schorrenkruid en Zilte schijnsparrie het meest succesvol bleken (Möller *et al.* 2000).

Bij de genoemde 'spontane' verkweldering in de Selenapolder (Sieperdaschor) en de Peazemerlannen heeft vanaf het begin geen monitoring plaatsgevonden, zodat niet bekend is hoe snel de vestiging van kweldersoorten hier heeft plaatsgevonden, welke soorten langzaam en welke snel koloniseren. Toch kan aan de hand van onderzoek in het Sieperdaschor (Reitsma 1996; Stikvoort 2000) wel worden geconcludeerd dat binnen ca. 5 jaar na de definitieve doorbraak van de kade alle soorten van zilt en/of brak schor zich in het gebied hadden gevestigd. Engels slijkgras komt in dit gebied op beperkte schaal voor (vanwege het lage zoutgehalte); in plaats daarvan komt veel meer Zeebies en Riet voor. Verder viel in een kartering van 1995 (Reitsma 1996) op dat Gewone zoutmelde geheel ontbrak en dat naast het al genoemde Engels slijkgras ook Schorrezoutgras, Schorrekruid en Zeewegbree zeer spaarzaam aanwezig waren. Dit wordt niet aan de kolonisationsnelheid toegeschreven, maar aan het brakke karakter van het gebied, buiten het optimum van deze soorten.

Tussen het Waddengebied en het Deltagebied ligt een gesloten duinkust waar voor vestiging van kweldersoorten weinig of geen gelegenheid is. Aanleg van sluffers of kerven in de zeereep, zoals bij Schoorl is gebeurd in 1997, kunnen voor een aantal kweldersoorten wel (beperkte) mogelijkheden bieden, afhankelijk van de sedimentatie in dergelijke gebieden. In de Kerf bij Schoorl zijn sinds de vergraving de ontwikkelingen nauwgezet gevolgd. Na één jaar (1998) werd de eerste halofyt waargenomen: één exemplaar van Zeeaster. Een jaar later werden naast meerdere exemplaren van Zeeaster, ook Heen, Kortarig zeekraal, Lamsoor en Hertshoornwegbree aangetroffen (Ten Haaf & Bakker 2000). Met name de snelle vestiging van Zeekraal en Lamsoor is opvallend, omdat beide soorten in de wijde omgeving niet of nauwelijks voorkomen en hier dus vrijwel zeker sprake is van vestiging door zaadtransport via zeewater; gezien de van zuid naar noord bewegende reststroom langs de kust is het aannemelijk dat de zaden van deze soorten uit het zuiden zijn aangevoerd. Dichtstbijzijnde groeiplaatsen zijn gelegen in het Deltagebied, hetgeen betekent dat de zaden over een afstand van zeker 100 km zijn verplaatst.

3.4 Soorten van zandige kusten

3.4.1 Inleiding

Algemeen

Zandige kusten domineren in Nederland de kustlijn. In de meeste gevallen gaat het om een meer of minder bredere strook strand welke dagelijks wordt overspoeld en vegetatieloos is, gevolgd door de eerste duinenrij. Op de hogere delen van het strand kan sprake zijn van duinvorming (embryonale duintjes), opgewekt door de aanwezigheid van aanspoelsel. De eerste soort die zich hier vestigt is Biestarwegras. Zodra deze soort aanwezig is versnelt het proces van duinvorming. Tijdens stormen kunnen dergelijke in de zomerperiode gevormde jonge duintjes overigens weer compleet verdwijnen.

De duinen zelf zijn in onderhavig rapport geen onderwerp van studie. Het gaat hier om de zeereep, inclusief de zogenaamde vloedmerksoorten. Dit zijn soorten die bij voorkeur kiemen op (overstoven) vloedmerk.

Het strand is waarschijnlijk het meest extreme milieu van Nederland (Wolff 1982). Zeer grote en snelle schommelingen in temperatuur, vocht- en zoutgehalte gaan hier gepaard met een instabiel substraat. Bij stormen kunnen planten soms letterlijk 'gezendstraald' worden. Met name dankzij het aangespoelde vloedmerk kunnen soorten zich in dit milieu vestigen; dankzij de daarin meer stabiele vocht- en zouthuishouding en de in overmaat beschikbare nutriënten kunnen hier kustgebonden soorten een gunstig kiemingsmilieu aantreffen.

Verspreiding in Europa en wereldwijd

De meeste zeereepsoorten komen wereldwijd verspreid voor langs de Europese kusten, maar zijn wel beperkt tot Europa (Schaminée *et al.* 1992). Enkele van deze soorten komen ook voor langs de Atlantische kusten van Noord-Amerika. Sommige soorten zijn vrij recent in Nederland verschenen, waaronder bewoners van meer zuidelijke rotskusten (Zeevenkel en Zeekool). Deze soorten zitten in Nederland aan de noordzijde van hun verspreiding. Dit geldt ook voor de Zeelathyrus en de Zeewolfsmelk, hoewel met name de laatste een soort is van zandige kusten.

Levensstrategie en dispersie bij zeereepsoorten

Wat betreft populatiebiologie bestaan er opvallende overeenkomsten tussen kwelder-/schorvegetaties en strand-/duinvegetaties (Watkinson & Davy 1985). Met name tussen de pionierzone van schorren en kwelders en de zeereep is dit het geval. Beide milieus worden gekenmerkt door een grote dynamiek, waarbij de getijcomponent een belangrijke factor is. Vanwege het feit dat in de zeereep sprake is van een minder vast substraat (zandverplaatsing, met name bij harde wind) kan worden gesteld dat het milieu in de zeereep nog extremer is dan dat van de pionierzone bij kwelders. Beide biotopen worden gekenmerkt door een relatief hoge bedekkingen door eenjarigen (bijvoorbeeld Zeekraal versus Zeeraket). Naast zomerannuellen zoals de Zeeraket komen ook een aantal geofyten/hemicryptofyten voor waaronder Biestarwegras, Zandhaver en Zeepostelein. Zowel eenjarige soorten zoals Zeeraket als meerjarige soorten zoals Biestarwegras houden in het groeiseizoen zand vast en initiëren duinvorming. Eenjarigen

sterven echter af in het najaar, waarmee ook de duinvorming teloor gaat; dit is met de meerjarigen niet het geval. Zodra Biestarwegras duinvorming tot boven het plaatselijke tijverschil heeft bewerkstelligd, kan een zoetwaterreservoir in het zand ontstaan en kan vervolgens Helm zijn intrede doen. Deze soort verdraagt geen zeewater, maar zorgt na zijn vestiging wel voor versnelde duinvorming door de intensieve doorworteling en een hogere bovengrondse bladmassa.

De eenjarige soorten die in de zeereep voorkomen, zoals Zeeraket, Gelobde melde, Loogkruid en Spiesmelde kunnen tot de r-strategen worden gerekend, terwijl de overblijvende soorten zoals Biestarwegras, Helm, Zeepostelein, Strandbiet, Zeekool e.a. meer K-strategen zijn. Zeekool en Zeevenkel zijn voorbeelden van soorten die afkomstig zijn uit het Middellandse zeegebied en daar vooral langs rotskusten voorkomen. In Nederland kunnen deze soorten dankzij het gebruik van basaltglooingen zich nu hier handhaven hoewel ze relatief zeldzaam zijn.

Soorten van zandige kusten en stranden zijn bij uitstek aangepast aan verspreiding van zaden via zeestromingen. Ze hebben allerlei aanpassingen waardoor ze lang kunnen blijven drijven en soms grote afstanden kunnen overbruggen. In de inleiding zijn al tropische zaden genoemd die soms ook op de Nederlandse kusten worden aangetroffen. Van een typisch tropische zeereepsoort *Scaevola taccada* is aangetoond dat de zaden 20-83 dagen in zeewater kunnen verblijven zonder dat de kiemkracht ook maar enigszins wordt aangetast (Ungar 1978).

Veel van de genoemde soorten die voorkomen langs de Nederlandse zandkusten zijn speciaal aangepast aan zeewaterverspreiding, vaak in combinatie met de wind. Daaronder zijn ook een enkele zogenaamde 'steppenrollers', zoals Atriplex-soorten, Blauwe zeedistel en Loogkruid. Deze kunnen, wanneer ze afgestorven zijn en de planten nog een deel van het zaad bevatten, door de harde wind over het strand rollen en zo flinke afstanden afleggen waarbij de zaden ondertussen worden gelanceerd. Bij Biestarwegras breken delen van de vruchtaar af in het najaar, waarbij deze sterk verhout is en daardoor een groot drijvend vermogen heeft. Verplaatsingen van meerdere kilometers via zee is gemakkelijk mogelijk (Bouman *et al.* 2000). Zeekool en Zeeraket hebben houten met verkurkte delen waardoor ook deze vruchten een zeer groot drijfvermogen hebben (zie verder § 3.4.2). Bij veel van de andere soorten bevatten de vruchten lucht of wordt lucht ingesloten in de bloeiwijze met als gevolg dat de zaden via het zeewater kunnen worden verplaatst. Er lijkt sprake te zijn van een strategie waarbij korte afstand-transport via de wind en lange afstand-transport via zeestromingen is gecombineerd.

De periode waarin zaden het drijvend vermogen behouden en kiemkrachtig blijven verschilt uiteraard van soort tot soort. Gedetailleerde gegevens hieromtrent ontbreken veelal. Ignaciuk & Lee (1980) stellen dat Kustmelde een in verhouding grote potentie voor langs afstandtransport heeft, omdat haar zaden relatief lang drijvend blijven en kiemkrachtig. Naast aanpassingen met betrekking tot lange afstandverspreiding van zaden door zeestromingen, hebben kustplanten hun kieming qua timing zodanig 'geregeld' dat deze in het meest gunstige seizoen (voorjaar) plaatsvindt (Ignaciuk & Lee 1980). Dit door middel van een 'slaaptoestand' van de zaden, die wordt opgeheven door (combinaties van) een dalend zoutgehalte, hogere temperaturen, licht-donker verhouding e.d.

3.4.2 Zeeraket (*Cakile maritima*)

Soortselectie en status soort

Zeeraket is een van de weinige zeereepsoorten die langs de kust van Nederland algemeen voorkomt. De keuze van deze soort is met name bepaald door de beschikbaarheid van literatuur. Het bleek dat vrij veel onderzoek is verricht aan Zeeraket en aan de Amerikaanse pendant *Cakile edentula*.

Geografische verspreiding

Zeeraket komt voor langs vrijwel alle Europese kusten; Nederland ligt centraal in het verspreidingsgebied van de soort. In 1935 is de soort geïntroduceerd langs de Pacifische kust van Amerika; daar heeft ze zich snel uitgebreid, zowel in zuidelijke als in noordelijke richting (Maun & Payne 1989) en komt voor tot Alaska. De hier van nature voorkomende soort *C. edentula* is hier op de meeste plaatsen minder concurrentiekrachtig gebleken dan *C. maritima*, waardoor de laatste de eerste heeft overvleugeld.

Buiten het kustgebied komt Zeeraket soms voor op bouw- of industrieterrein waar (zaad met) zeezand is aangevoerd. Langs het IJsselmeer heeft ze na de afsluiting van de Zuiderzee op enkele plaatsen standgehouden (Weeda *et al.* 1987).

Levensstrategie

Zeeraket is een zomerannuel, dat wil zeggen een eenjarige zomerbloeiër die in het voorjaar kiemt. Overigens kan de soort op meer zuidelijke breedtes meerjarig zijn en 2-3 reproductieve seizoenen doormaken met dezelfde individuen.

De strategie van de soort is geheel gericht op verspreiding via zaden en alhoewel het aantal zaden per plant gering (1-2) is, heeft de Zeeraket toch het karakter van een r-strateeg. Zeeraket groeit steeds op plaatsen waar organisch materiaal onder het zand bedolven ligt, omdat de plant voor zijn kieming en groei veel voeding nodig heeft; bij de ontbinding van vloedmerk komen veel stikstofverbindingen vrij.

Vanwege de onvoorspelbare omstandigheden gedurende het groeiseizoen zit er vaak een grote rek in de bloeiperiode van Zeeraket. Bij *Cakile eduntula* is in Nova Scotia, Canada, bloei tot in oktober vastgesteld waarna invallende winter daar abrupt een einde aan maakte (Watkinson & Davy 1985).

Dispersie

Hoewel Zeeraket vooral is ingericht voor zaadverspreiding via zeewater heeft ook deze soort een 'korte afstand strategie' doordat de planten in het najaar soms door de wind worden meegesleurd waarbij het onderste deel van de vrucht nog aan de plant vastzit (steppenrollers). Het bovenste deel van de vrucht is daarvoor al afgebroken; dit is een eenzadig vruchtdeel met verkurkte wanden, die daardoor goed op het water blijven drijven. Het onderste vruchtdeel is ook eenzadig maar bevat niet altijd vruchtbaar zaad. De massaverhouding vruchtwand/zaad bij de bovenste vruchthelft veel groter dan bij de onderste (bevordert sterk het drijvend vermogen), terwijl de zaden van de bovenste helft gemiddeld groter zijn. Deze tweedeling van de vrucht staat bekend als 'vruchtdimorfie'. Dit verschijnsel komt met name voor in de families van de Kruisbloemigen, Composieten, Ganzevoeten en Grassen (Sorensen 1978). Planten die beschikken over een dergelijke vruchtdimorfie (of -polymorfie) zijn beter in staat om in zeer veranderlijke

milieus - zoals het kustgebied is - te overleven (Maun & Payne 1989). Voor Zeeraket betekent dit namelijk dat ze al naar gelang de situatie in een bepaald jaar zowel via de lange afstandstrategie (bovenste vruchthelft) als via de korte afstandstrategie (onderste vruchthelft) kan zorgen voor nakomelingen. Op die manier wordt, wanneer een bestaande groeiplaats geschikt is, optimaal van deze plek geprofiteerd door de korte afstandsverspreiding; wanneer de standplaats van de moederplant weinig geschikt is, is de plant in staat om nieuwe vestigingsplaatsen te bereiken via de drijvende bovenste zaadhelften.

De vruchten kunnen enkele dagen tot maanden blijven drijven. Bij laboratoriumproeven bleek zelfs dat 50% van de zaden van *C. maritima* na 100 dagen nog steeds dreven (Maun & Payne 1989). Bij *Cakile edentula* var. *lacustris* is aangetoond dat er weinig verschil is wat betreft het drijvend vermogen tussen de twee zaadhelften; wel is vastgesteld dat de bovenste zaadhelften langer blijven drijven in water met sterke golfbeweging.

Overigens vond Barbour (1970) dat op rustige delen van het strand het merendeel van de zaden van de Zeeraket te vinden was binnen een straal van 2 m van de moederplant. Na het volgen van deze zaailingen bleek na verloop van ca. 2 maanden 91% van de zaailingen doodgegaan te zijn (Barbour 1972).

De grotere zaden van de bovenste vruchthelften hebben naast voordelen met betrekking tot lange afstandsverspreiding, ook voordelen bij de kieming. Grotere zaden hebben bij flinke zandoverstuiving meer kans om te kiemen en boven de grond te komen (dit gebeurt door verlenging van het hypocotyl) vanwege een grotere hoeveelheid reservevoedsel, ook hebben deze kiemplanten meer kans op overleving. Zaden die via zeewater op (verre) nieuwe bestemmingen terecht komen hebben meer kans om diep overstoven te raken; de koppeling van grote zaden met een groot drijvend vermogen van de zaadwand zal dus het gevolg kunnen zijn van een strenge natuurlijke selectie in de zaadevolutie van *Cakile* (Maun & Payne, 1989).

Kieming vindt plaats in het voorjaar, bij voorkeur 5-10 cm onder het zand, maar Zeeraket is in staat om te kiemen vanaf dieptes tot ca. 16 cm (Lee & Ignaciuk 1985). De zaden kunnen twee jaar of nog langer kiemkrachtig blijven. Verschillende factoren verhinderen bij zeereepsoorten (in tegenstelling tot soorten van het droge duin, waar veel winterannuellen voorkomen) kieming in najaar en winter (Watkinson & Davy 1985). De 'slaapfase' van de zaden wordt doorbroken in het voorjaar door de groter wordende dagelijkse temperatuurswisselingen en het afnemende zoutgehalte in het substraat. Het zaad uit de bovenste helft heeft zeewater nodig om te kiemen, het zaad uit de onderste helft (meer gericht op lokale verspreiding) heeft dat niet nodig.

Over afstanden die zaden van Zeeraket kunnen afleggen zijn geen concrete getallen in de literatuur gevonden.

3.4.3 Relatie met natuurontwikkeling

Nadat in 1990 regering en parlement hadden gekozen voor het 'dynamisch handhaven' van de kustlijn, is op steeds meer plaatsen het dynamisch kustbeheer in de praktijk gebracht. Met dynamisch kustbeheer wordt beoogd natuurlijke processen meer kansen

te geven in de zeereep en het aangrenzende duingebied. Dit betekent in de praktijk dat vooral in de zeereep hier en daar het beheer wordt geëxtensiveerd of zelfs geheel wordt gestopt.

Als voorbeeld van een concreet project geldt De Kerf die bij Schoorl is gegraven. Dit project vervult een voorbeeldfunctie omdat dit het eerste grootschalige project is dat in het kader van dynamisch kustbeheer is uitgevoerd én waar de ontwikkelingen nauwgezet worden gevolgd. Sinds de aanleg in 1997 zijn van zowel de biotiek als de abiotiek de uitgangssituatie vastgelegd en de ontwikkelingen sindsdien gevolgd.

Vegetatiegegevens, waaronder het voorkomen van zeereepsoorten, zijn gepubliceerd door Ten Haaf & Bakker (1999; 2000). In 1999 is een evaluatie van de ontwikkelingen verschenen (Van de Haterd & Reitsma 1999). Omdat de ontwikkelingen in De Kerf nauwkeurig zijn gevolgd, kan de vestiging van soorten inzicht geven in de snelheid waarmee dit plaatsvindt en de afstand die soorten in staat zijn te overbruggen binnen die periode. Deze gegevens zijn temeer interessant omdat uit de literatuur gebleken is dat hieromtrent weinig concrete gegevens voorhanden zijn.

Uit de verzamelde vegetatiegegevens van de uitgangssituatie en de jaren daarna blijkt dat in zeer korte tijd een aantal vloedmerksoorten en/of zeereepsoorten zijn intrede heeft gedaan in De Kerf. Daaronder zijn twee soorten die voordien ook al in de zeereep voorkwamen, namelijk Zeepostelein en Zeeraket, maar ook soorten die in de omgeving voordien nauwelijks of niet werden gevonden: Loogkruid, Gelobde melde, Zeewinde en Zeewolfsmelk. Al deze soorten vestigden zich binnen een jaar nadat De Kerf was gegraven. Een jaar later kwamen daar nog enkele soorten bij: Zeekool, Strandbiet en Blauwe zeedistel.

Een ander natuurontwikkelingsproject waar nieuwe kansen voor zeereepsoorten ontstonden was de 'Kleine Slufter', een zandhaak die in 1995 is aangelegd ter hoogte van de Slufter bij de Brielse Gatdam. Twee jaar na de aanleg hiervan is van dit gebied een florakartering uitgevoerd (Arcadis 1997). Aangetroffen werden o.a. Zeeraket, Zeewinde, Biestarwegras, Blauwe zeedistel, Zeewolfsmelk, Zeepostelein, Stekend loogkruid, Schorrenkruid,

3.5 Samenvatting en conclusies hogere planten

3.5.1 Samenvatting

Eigenschappen c.q. relevante informatie met betrekking tot de biogeografie van de onderzochte soorten zijn samengevat in onderstaand overzicht.

	Zeegrass	Engels slijkgras	Zeeraket
	<i>Zostera noltii</i> + <i>Z. marina</i>	<i>Spartina maritima</i> + <i>S. anglica</i>	<i>Cakile maritima</i>
Verspreidingsgebied			
Nederland	Deltagebied (weinig) en oostelijk Waddengebied	Klein slijkgras vrijwel uitgestorven; Groot zeegrass zeer algemeen in Deltagebied, algemeen in Waddengebied	algemeen voorkomend langs de Nederlandse zandkusten
Wereldwijd	Groot zeegrass: kustgebieden noordelijke gematigde zones. Klein zeegrass: Mediterrane en West-Europese kusten	Klein slijkgras: langs de Europese kusten; Engels slijkgras: Europese kusten, Azië en Australië (grootschalige introducties)	kusten van Europa en Noord-Amerika, inclusief de Pacifische kust (daar geïntroduceerd en vervolgens de inheemse soort <i>C. edentula</i> verdrongen)
Levensstrategie			
levensvorm	geofyt / hemicryptofyt, soms eenjarig (Groot zeegrass)	hemicryptofyt	eenjarig (zomerannueel)
r-K-strategie	voornamelijk r-strategie	voornamelijk K-strategie, overigens wisselend per standplaats (positie t.o.v. GHV)	r-strategie
reproductie	sterke variatie in zaadproductie; eenjarige populaties produceren veel zaad, meerjarige populaties minder.	sterke variatie in zaadproductie al naar gelang de standplaats	stabiele jaarlijkse zaadproductie, 2 zaden per individu
overig	vitaliteit van de zaden onduidelijk	vitaliteit van de zaden verschilt per standplaats	vruchtdimorfie: zaad uit bovenste vruchthelft groter en gericht op langs afstand-transport, onderste zaadhelft kleiner en meer gericht op lokale verspreiding
Dispersie			
waarmee	met zaad (korte afstand omdat zaden niet lang blijven drijven), met plantendelen waarin zaden zitten (lange afstand) en met worteldelen	zaden en wortelstokken (soms verplaatsing door ijsschotsen)	zaad
waardoor	zeewater, stromingen	zeewater, stromingen, ijs	zeewater, stromingen, wind (stepperoller)
hoever	alleen zaad tot enkele kilometers; zaad in plantendelen (en wortelstokken) mogelijk tot ca. 100 km	tot meer dan 100 km zowel via zaad als via wortelstokken	waarschijnlijk tot meer dan 100 km
tijdschaal	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en geschikte bestemmingen t.o.v. stromingen in de Noordzee; kennisleemte	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en geschikte bestemmingen t.o.v. stromingen in de Noordzee; 1-10 jaren	kan zich snel verspreiden over grote afstanden en komt algemeen voor langs de Noordzee; 1-5 jaren
Overig			
	van genetische verarming lijkt geen sprake; onduidelijkheden t.a.v. minimeisen aan omvang en dichtheid van zeegrassvelden	gevoelig voor vorst, Waddengebied ligt in noordelijk deel verspreidingsgebied	elastische' soort; op meer zuidelijke breedtes is de soort meerjarig

3.5.2 Kennisleemten

Wat betreft zeegrassen is de areaalontwikkeling in de afgelopen decennia goed gedocumenteerd, maar met betrekking tot het hoe en waarom van deze ontwikkelingen bestaan nog veel vragen. Vermoed wordt dat de omvang van een zeegrassveld en/of de dichtheid daarvan van essentieel belang is voor het voortbestaan, dus of er wel of niet sprake is van een duurzame populatie. Verder bestaat weinig informatie omtrent de dispersie van de soort (zowel wat betreft zaden als worteldelen) en wat betreft de

vitaliteit van de zaden. Genetisch onderzoek aan zeegraspopulaties is (nog) bescheiden van omvang, maar zou in de toekomst een aantal van deze vragen kunnen oplossen.

Wat betreft kweldersoorten en soorten van zandige kusten geldt dat met name op het gebied van zaaddispersie nog veel vragen bestaan omtrent de afstand waarover zaden kunnen reizen en hoe kiemkrachtig zij ondertussen blijven. Over de ecologie en standplaatsen van de soorten is meestal veel meer bekend. Opvallend is dat in de literatuur vrijwel nergens wordt gerefereerd naar de mogelijkheid dat verspreiding van zaden door vogels een rol zou kunnen spelen. Sommige zaden kunnen in het darmkanaal van vogels zonder schade op te lopen passeren en mogelijk blijven sommige zaden in veren hangen. Ook hier zou genetisch onderzoek duidelijkheid kunnen scheppen in de mate van uitwisseling tussen populaties en daarmee over dispersie.

3.5.3 Conclusies

Ondanks het feit dat er met betrekking tot dispersie van soorten die langs de Noordzeekusten voorkomen vaak erg weinig concrete gegevens bekend zijn, is uit de literatuur, en met name ook uit praktijkgevallen (inventarisaties van natuurontwikkelingsprojecten zoals De Kerf) gebleken dat in potentie de meeste soorten zich gemakkelijk over tientallen kilometers kunnen verplaatsen middels zaad of plantendelen. Onduidelijk is in hoeverre hier sprake is van 'toevalstreffers'; het is bijvoorbeeld mogelijk dat van een bepaalde soort 95% van de zaden niet verder komt dan 10 km (drijvend in zeewater). De resterende 5% kan op grotere afstand toevallig voor kolonisatie zorgen. Informatie omtrent de range van afstanden die zaden van kustplanten afleggen via zeewater (gekoppeld aan een frequentieverdeling) en de vitaliteit van diezelfde zaden zijn zo fragmentarisch dat voorspellingen daaromtrent in de praktijk nog steeds erg moeilijk zijn. Nader onderzoek naar deze aspecten zal nodig zijn om hierop beleid te kunnen baseren.

Zeereepsoorten voldoen, lijkt het, veelal aan het adagium 'ze komen overal maar het milieu selecteert'. Dit geldt waarschijnlijk in mindere mate voor soorten van kwelders en schorren, alsmede voor zeegras.

Voor een aantal kweldersoorten, mogelijk ook voor Zeegras, lijkt het stromingspatroon van de Noordzee kolonisatiemogelijkheden te beperken. Dit betreft kolonisatie vanuit de oostelijke Waddenzee richting westelijke Waddenzee en kolonisatie vanuit de Waddenzee richting Deltagebied. Ook uitwisseling van materiaal vanaf de Engelse/Ierse kusten wordt hierdoor waarschijnlijk bemoeilijkt. Overigens gaat het bij stromingspatronen om gemiddelden en zullen zich van tijd tot tijd (bijvoorbeeld door afwijkende weersomstandigheden) situaties voordoen waarbij tegengestelde of afwijkende waterbewegingen optreden in de Noordzee. Het zijn juist deze toevalsfactoren die er (over lange tijdsperioden) voor zorgen dat inderdaad in de meeste gevallen 'alles overal komt'. Het genoemde heersende stromingspatroon zorgt er overigens wel voor dat bij een natuurontwikkelingsproject als De Kerf veel meer kans op kolonisatie is door zeereep-

soorten / kweldersoorten vanuit zuidelijke gebieden (Deltagebied) dan vanuit de Waddenzee.

Binnen de zeearmen in het Deltagebied zijn er met betrekking tot verspreiding van soorten weinig of geen beperkingen (afgezien van door de mens aangelegde dammen e.d.). Uit proeven met gekleurde zonnebloempitten die op verschillende plekken langs de Oosterschelde (voor de afsluiting) werden uitgestrooid en later weer werden verzameld (Koutstaal *et al.* 1987) bleek dat ze gelijkmatig door de gehele Oosterschelde heen waren verspreid.

3.6 Literatuur hogere planten

- Arcadis, 1997. Voorjaarskartering flora duinen Voorne en Goeree 1997. In opdracht van Projectorganisatie Mainportontwikkeling Rotterdam (PMR).
- Bakker, J.P., M. Dijkstra & P.T. Russchen, 1985. Dispersal, germination and early establishment of halophytes and glycophytes on a grazed and abandoned salt marsh gradient. *New Phytologist* 101: 291-308.
- Bakker, J.P., G. van den Brink, G.L. Verweij & P. Esselink, 2001. Zaadvoorraad en dispersie bij een proefverkweldering in Noard-Fryslân Bûtendyks. *De Levende Natuur* 102: 19-23.
- Bakker, J.P., P. Esselink, K.S. Dijkema, W.E. van Duin & D.J. de Jong, (in press). Restoration of saltmarshes in the Netherlands. Ter publicatie aangeboden aan *Hydrobiologia*.
- Barbour, M.G., 1970. Seedling ecology of *Cakile maritima* along the Californian coast. *Bull. Torey Bot. Club* 97 (5): 280-289.
- Barbour, M.G., 1972. Seedling establishment of *Cakile maritima* at Bodega Head, California. *Bull. Torey Bot. Club* 99 (1): 11-16.
- Beeftink, W.G., 1965. De zoutvegetatie van Zuid-West Nederland beschouwd in Europees verband. Proefschrift LU Wageningen. Veenman & Zn Wageningen.
- Bekker, R.M., J.P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson & J.H. Willems, 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12: 834-842.
- Bouman, F., D. Boesewinkel, R. Bregman, N. Deventer & G. Oostermeijer, 2000. Verspreiding van zaden. KNNV Utrecht.
- Chung, C.-H., 1993. Thirty year of ecological engineering with *Spartina* plantations in China. *Ecol. Eng.* 2 (3) 261-289.
- Dalby, D.H., 1963. Seed dispersal in *Salicornia pusilla*. *Nature* 199: 197-198.
- De Heij, H. & P.H. Nienhuis, 1992. Intraspecific variation in isozyme patterns of phenotypically separated populations of *Zostera marina* L. in the SW Netherlands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 161: 1-14.
- Dijkema, K.S. & J. Bossinade, 1986. Bedreigingen van kweldervegetaties in het estuariene milieu. In: Rozema, J. (ed.), 1986. Oecologie van estuariene vegetatie. Bundeling voordrachten van 24-4-85, VU Amsterdam.
- Dijkema, K.S. & J. Bossinade, 1990. Vegetatieclassificatie van Waddenzeekwelders volgens een vast typenstelsel. RIN-rapport 90-15.

- Esselink, P., 2000. Nature management of coastal salt marshes; interactions between anthropogenic influences and natural dynamics. Proefschrift RUG.
- Geertsema, J.R., 2000. Herstel kweldervegetatie en de rol die hydrochorie en endozoochorie hierbij spelen. Doctoraalverslag RUG.
- Gerlach, A., T. Brüning & K. Brüning, 1999. Untersuchung zur Zusammensetzung und Herkunft von Getreibsel ('Teek') an der niedersächsischen Nordseeküste. Internal Report Carl von Ossietzky-Universität Oldenburg.
- Good, M.A., 1974. The geography of the flowering plants, 4th edition. Longman Group Ltd., London.
- Groenendijk, A.M., 1985. Ecological consequences of tidal management for the salt-marsh vegetation. *Vegetatio* 62: 415-424.
- Groenendijk, A.M., 1987. Establishment of a *Spartina anglica* population on a tidal mudflat: a field experiment. *J. Environ. Managem.* 22 (1) 1-12.
- Haterd, R.J. van de & J.M. Reitsma, 1999. Analyse van de ontwikkelingen in De Kerf tussen Bergen en Schoorl, periode 1997-1998. Bureau Waardenburg bv, Culemborg.
- Huiskes, A.H.L., B.P. Koutstaal, P.M.J. Herman, W.G. Beeftink, M.M. Markusse & W. de Munck, 1995. Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. *Journal of Ecology* 83: 559-567.
- Ignaciuk, R. & J.A. Lee, 1980. The germination of four annual strandline species. *New Phytol.* 84:581-591.
- Jefferies, R.L., A.J. Davy & T. Rudmik, 1981. Population biology of the salt marsh annual *Salicornia europaea* agg. *J. Ecol.* 69: 17-31.
- Joenje, W., 1978. Plant colonization and succession on embanked sand flats; a case study in the Lauwerszeepolder. Proefschrift RU Groningen.
- Koutstaal, B.P., M.M. Markusse & W. de Munck, 1987. Aspects of seed dispersal by tidal movements. In A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Blom & J. Rozema (eds.), *Vegetation between land and sea*. Junk, Dordrecht: 226-233.
- Keddy, C.J., 1987. Reproduction of an annual eelgrass: variation among habitats and comparison with perennial eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.*, 5: 163-170
- Lee, J. A. and R. Ignaciuk (1985). The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio* 62(1-3): 319-326.
- Marks, T.C. & A.J. Truscott, 1985. Variation in seed production and germination of *Spartina anglica* within a zoned saltmarsh. *Journal of Ecology* 73 (2) 695-705.
- Maun, M. A. and A. M. Payne (1989). Fruit and seed polymorphism and its relation to seeding growth in genus *Cakile*. *Canadian Journal of Botany* 67 (9) 2743-2750.
- Meijden, R. van der, B. Odé, C.L.G. Groen, J.-P.M. Witte & D. Bal, 2000. Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26 (4) 85-208.
- Möller, I., A. Garbutt & M. Wolters, 2000. Managed realignment of sea defences and the re-creation of saltmarshes in South-East England. In press.
- Mullins, P.H. & T.C. Marks, 1987. Flowering phenology and seed production of *Spartina anglica*. *J. of Ecology* 74: 1037-1048.

- Nairn, R.G.W., 1986. *Spartina anglica* in Ireland and its potential impact on wildfowl and waders – a review. *Ir. Birds* 3 (2) 215-228.
- Nienhuis, P.H., B.H.H. de Bree, P.M.J. Herman, A.M.B. Holland, J.M. Verschuure & E.G.J. Wessel, 1996. Twentyfive years of changes in the distribution and biomass of eelgrass, *Zostera marina*, in Grevelingen lagoon, The Netherlands. *Neth. Journ. Aquat. Ecol.* 30 (2-3) 107-117.
- Persicke, U., A. Gerlach & W. Heiber, 1999. Zur botanische Zusammensetzung von Treibsel der niedersächsischen Deichvorländer und Deichabschnitte. *Drosera '99*: 23-34.
- Polderman, P.J.G. & C. den Hartog, 1975. De zeegrassen in de Waddenzee. Wetenschappelijke mededelingen KNNV nr. 107.
- Reitsma, J.M. 1996. Vegetatiekartering Sieperdaschor. Op basis van false-colour foto's 1:5000. RWS Meetkundige Dienst/Bureau Waardenburg bv, Delft/Culemborg.
- Reusch, T.B.H., W.T. Stam & J.L. Olsen, 2000. A microsatellite-based estimation of clonal diversity and population subdivision in *Zostera marina*, a marine flowering plant. *Molecular Ecology* 9: 127-140.
- Schaminée, J.H.J., L. van Duuren & A.J. Bakker, 1992. Europese en mondiale verspreiding van Nederlandse vaatplanten. *Gorteria* 18: 57-96.
- Sorensen, A.E., 1978. Somatic polymorphism and seed dispersal. *Nature* 276: 174-176.
- Stikvoort, E. 2000. Met het tij mee. Over de ontwikkelingen in het Sieperdaschor. Rapport RIKZ/2000.046.
- TAW, 1995. Basisrapport Zandige Kust; behorende bij de leidraad Zandige Kust. Technische Adviescommissie voor de Waterkeringen, Delft.
- Ten Haaf en Bakker, 1999. De Kerf bij Schoorl, monitoring van vegetatie en flora in 1998. Ten Haaf & Bakker, ecologisch en hydrologisch adviesbureau, Alkmaar.
- Ten Haaf en Bakker, 2000. De Kerf bij Schoorl; monitoring van vegetatie en flora in 1999. Rapport Ten Haaf & Bakker, ecologisch en hydrologisch adviesbureau, Groet, in opdracht van SBB.
- Thompson, J.D., 1991. The biology of an invasive plant. What makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience* 41 (6) 393-401.
- Thompson, K., J.P. Bakker & R.M. Bekker, 1997. Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press.
- Ungar, I.A., 1978. Halophyte seed germination. *The Botanical Review* 44 (2) 233-264.
- Van Katwijk, M.M., 1993. Reintroduction of Seagrass (*Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem.) in the Dutch Wadden Sea. *Wadden Sea Newsletter* 1993-1:22-25.
- Van Katwijk, M.M., 2000a. Possibilities for restoration of *Zostera marina* beds in the Dutch Wadden Sea. PhD thesis, University of Nijmegen.
- Van Katwijk, M.M., 2000b. Onderwaterwoud van zeegras. *Waddenbulletin* 2000 (2) 29-31.
- Watkinson, A. R. and A. J. Davy (1985). Population biology of salt marsh and sand dune annuals. *Vegetatio* 62 (1-3): 487-498.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1987. Nederlandse ecologische flora; wilde planten en hun relaties deel 2.

- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1991. Nederlandse ecologische flora; wilde planten en hun relaties deel 4.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1994. Nederlandse ecologische flora; wilde planten en hun relaties deel 5.
- Werkgroep Evaluatie Slufter, 1997. Evaluatie milieueffectrapportage 'Slufter' over de periode 1986 tot en met 1996.
- Wijgergangs, L.J.M. & D.J. de Jong, 1999. Een ecologisch profiel van zeegras en de verspreiding in Nederland. KUN Nijmegen / RIKZ Middelburg.
- Wolff, W.J. (red.), 1982. Wadden, duinen, delta. Pudoc, Wageningen & Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Wolff, W.J., 1979 (ed.). Flora and vegetation of the Wadden Sea. Balkema Rotterdam.
- Wolff, W.J., 1996. Natuur in het water: van exploitatie naar bescherming – een terugblik op dertig jaar onderzoek voor het natuurbeheer. In L.W.G. Higler (ed.) Natuur in het water: van exploitatie naar bescherming. IBN rapport 249: 5-18.
- Wu, M., S. Hacker, D. Ayers & D.R. Strong, 1999. Potential of *Prokelisia* spp. As biological control agents of English cordgrass, *Spartina anglica*. Biolog. Control 16: 267-273.
- Zonneveld, L.M.L., 1989. Zoutmoerasvegetaties in Nederland; ecologische profiel. LB&P Beilen, in opdracht van Ministerie van Verkeer en Waterstaat.

Zeewier



4 Zeewieren

4.1 Inleiding

4.1.1 Zeewieren in relatie tot het studiegebied

Zeewieren (macro-algen) komen voornamelijk op harde substraten voor. Op slikken en platen komt weliswaar een beperkt aantal soorten voor, maar deze zijn dan toch veelal op kleine harde delen gehecht (schelpen, stenen e.d.). Wierbegroeiingen komen daarom vooral voor op de stenen dijkglooingen, kreukelbermen en geulwandbestortingen in de Oosterschelde en Westerschelde, en op de onderwatertaluds in het Grevelingenmeer en Veerse Meer. Voorts op strandhoofden, palenrijen en havendammen langs de Noordzeekust en in de Waddenzee. Het harde substraat kunnen ook hogere planten zijn. Zo groeien de roodwieren *Catenella caespitosa* (als *C. repens*) en *Bostrychia scorpioides* bijvoorbeeld op hogere planten van schorren en kwelders (persoonlijke mededeling Prud'homme van Reine). De begrenzing van het voorkomen van wierbegroeiingen ligt aan de buitenzijde in de geul of (indien deze niet bestort is) de onderzijde van de dijkglooing of kreukelberm. Aan de binnenzijde ligt de grens bij de hoogwaterlijn, tot waar zeewieren voor kunnen komen.

In Nederland groeien algen zelden dieper dan 3 m onder het laagwaterniveau (Stegenga & Mol 1983). Dit komt omdat het water troebel is, en dus weinig licht doorlaat. Zeewieren zijn voor hun fotosynthese namelijk afhankelijk van licht. Voor wat betreft het studiegebied betekent dit, dat zeewieren net als hogere planten (zie hoofdstuk 3) uitsluitend langs de randen van de Noordzee (i.c. met name in de estuaria) voorkomen.

4.1.2 Geografische verspreiding

De geografische verspreiding van zeewieren wordt in de eerste plaats sterk bepaald door de habitateisen van verschillende soorten. Vooral de temperatuur blijkt een belangrijke factor te zijn (Van den Hoek 1982, Breeman 1988, Van den Hoek *et al.* 1990; In: Ter Hofstede 2000). Er kunnen twee typen temperatuurgebonden geografische limieten worden onderscheiden (Ter Hofstede 2000):

- 1) De grens bepaald door het vermogen van de soort om te overleven bij nadelige temperaturen in het ongunstige seizoen. Dat wil zeggen het vermogen van soorten op het Noordelijk Halfrond om te kunnen overleven bij hoge zomertemperaturen in het zuiden en bij lage wintertemperaturen in het noorden. Dit blijkt de overheersende geografische limiet te zijn.
- 2) De grens bepaald door het vermogen van soorten om voldoende te groeien en te reproduceren in het gunstige seizoen. Dat wil zeggen het vermogen van zuidelijke soorten om voldoende te groeien en te reproduceren tijdens de zomer bij hun noordelijke grens en van noordelijke soorten in de winter bij hun zuidelijke grens.

Volgens Den Hartog (1959) bereiken enkele soorten zeewieren door deze temperatuurfactor hun biogeografische grens in de Noordzee. Soorten als *Taoni atomaria*, *Fucus vesiculosus volubilis* (als *Fucus lutarius*), *Hypoglossum hypoglossoides* (als *H. woodwardii*), *Anotrichium furcellatum* (als *Griffithsia barbata*), *Griffithsia devoniensis* en *Chondria capillaris* (als *C. tenuissima*) bereiken hun noordelijke grens bijvoorbeeld in de Oosterschelde, terwijl soorten als *Catenella caespitosa* (als *C. repens*), *Bostrychia scorpioides* en *Polysiphonia denudata* hun noordelijke grens op de waddeneilanden bereiken.

Naast de habitateisen speelt bereikbaarheid van locaties een belangrijke rol bij de geografische verspreiding van zeewieren. Biogeografische barrières, zoals bijvoorbeeld afstand en sterke veranderingen in de saliniteit en de temperatuur, kunnen ervoor zorgen dat een zeewiersoort een bepaalde locatie niet kan bereiken, hoewel de leefomstandigheden op die locatie wel voldoen voor die soort. Dergelijke barrières kunnen soms overwonnen worden door introductie door de mens, bijvoorbeeld door het transport van zeewieren in ballastwater, vasthechting van zeewieren op scheepsrompen of het importeren van organismen met daarop vastgehechte zeewieren (bijvoorbeeld oesters) voor kweekdoeleinden (=aquacultuur).

Zijn dergelijke barrières eenmaal overwonnen, dan kunnen sommige soorten zich binnen enkele jaren sterk uitbreiden. Een goed voorbeeld hiervan is het in Europa geïntroduceerde Japans bessenwier (*Sargassum muticum*). Dit is een soort die oorspronkelijk alleen in Japan en omgeving voorkwam, maar waarschijnlijk met het importeren van Japanse oesters in 1973 mee is gekomen naar Engeland. In 1975 werd het Japans bessenwier als aanspoelsel aan de kust van Normandië gevonden, in Noord-Frankrijk (Nauw van Calais) spoelde het in 1976 aan en sinds 1977 heeft het ook de Nederlandse kust bereikt (Prud'homme van Reine 1977a,b, Riberia & Boudouresque 1995). Op het Japans bessenwier wordt nader ingegaan in § 4.3.2. Andere voorbeelden van wiersoorten die geïntroduceerd zijn in Europa en die zich vervolgens snel uit wisten te breiden zijn *Undaria pinnatifida* (bekend onder de naam Wakame) en *Laminaria japonica*. In Riberia & Boudouresque (1995) wordt een uitgebreid overzicht gegeven van geïntroduceerde macrofyten langs de kusten van Europa.

4.1.3 Zonering en expositie

Twee factoren die een grote invloed hebben op het soortenbestand van vooral de algenvegetaties van de stenen dijken zijn getij en expositie. Op het getij en de hierdoor ontstane zonering voor verschillende zeewieren is reeds ingegaan in § 1.7.

Expositie is de kracht waarmee de golven op de kust en daarmee op de zeewieren slaan. Omdat niet alle soorten bestand zijn tegen hevige golfslag zullen bepaalde wiersoorten alleen op beschutte plaatsen voorkomen, terwijl andere soorten zich ook op onbeschutte plaatsen kunnen handhaven. Zo is het Blaaswier (*Fucus vesiculosus*) bijvoorbeeld veelal aspectbepalend in het (midden) eulitoraal op dijken in enigszins geëxponeerde gebieden, terwijl op zeer rustige plekken deze plaats wordt ingenomen door het Knotswier

Ascophyllum nodosum (Stegenga & Mol 1983). De golfslag heeft niet alleen invloed op het voorkomen van bepaalde wiersoorten, maar ook op het uiterlijk van de voorkomende wiersoort. In samenhang met de golfslag zijn daardoor verschillende variëteiten van bepaalde soorten te onderscheiden (zie ook § 4.2.2).

Binnen het studiegebied varieert de mate van expositie van nauwelijks geëxponeerde, zeer beschut gelegen inhammen tot zwaar geëxponeerde havendammen en verdedigingswerken.

Behalve getij en expositie is het type substraat van belang. Ook dit aspect is reeds in § 1.7 aan de orde gekomen.

4.1.4 Levensstrategie

Algemeen

Zeewieren brengen een zeer kort deel van hun levenscyclus door als eencellig plankton, vestigen zich op een bepaald moment op plekken waar zonlicht doordringt en groeien dan uit tot planten. Deze planten kunnen zeer verschillende vormen en afmetingen hebben, van eencellig tot planten met een lengte van meer dan 5 m. Hoewel sommige soorten gedurende lange tijd droge omstandigheden kunnen overleven, hebben zeewieren voor hun groei in elk geval een vochtig milieu nodig.

Voortplanting

Voor de verspreiding van zeewieren is het van groot belang dat wieren zich kunnen voortplanten. De voortplanting van zeewieren is in vergelijking met die van hogere planten zeer gevarieerd. Wieren kunnen zich namelijk op drie verschillende manieren voortplanten (Stegenga & Mol 1983). In onderstaand intermezzo worden deze manieren kort uitgelegd in relatie tot de verspreiding van zeewieren.

Intermezzo: voortplanting van zeewieren in relatie tot hun verspreiding

Vegetatieve voortplanting door middel van fragmentatie: Dit is de eenvoudigste manier van voortplanting. Hierbij raken meercellige thallusdelen (=het "plantelichaam") van wieren los en ontwikkelen zich tot nieuwe individuen. Deze losse delen kunnen door de zeestroming meegenomen worden en kunnen over grote afstanden getransporteerd worden. Uit gegevens van Lucas (1950) blijkt bijvoorbeeld, dat op het strand langs de Nederlandse kust vooral tijdens de herfststormen (maar ook in het voorjaar en de zomer) veel wiermateriaal aanspoelt dat waarschijnlijk afkomstig is van de kusten van Normandië, Bretagne en Zuid-Engeland. Hij concludeerde dat in dit materiaal vaak nog voortplantingsorganen aanwezig zijn die zich, indien ze op een geschikte vestigingsplaats terecht komen, verder kunnen ontwikkelen en fertiel kunnen worden.

Ongeslachtelijke voortplanting: Deze manier van voortplanting vindt plaats door middel van eencellige sporen. Deze sporen kunnen flagellen hebben en daardoor actief beweeglijk zijn (zoösporen), of flagellen ontbreken waardoor zij niet actief

bewegelijk zijn (aplanosporen). Het al dan niet beweeglijk zijn van sporen heeft in zeer beperkte mate invloed op de verspreiding van zeewieren. Beweeglijke sporen kunnen zichzelf namelijk enkele centimeters voortbewegen en daardoor enigermate invloed uitoefenen op waar ze terecht komen (mondelinge mededeling Prud'homme van Reine). Onbeweeglijke sporen zijn voor hun transport vrijwel volledig afhankelijk van de zeestroming.

Geslachtelijke voortplanting: Bij deze manier van voortplanting versmelten haploïde (=het enkelvoudige chromosoom-aantal bevattende) geslachtscellen (ook wel gameten genoemd) tot een diploïde (=het dubbele chromosoom-aantal bevattende) zygote. Bij groen- en bruinwieren komen veelvuldig geflagelleerde (en dus bewegelijke) gameten voor, de gameten van roodwieren bezitten nooit flagellen en zijn dus onbeweeglijk. Van belang voor de verspreiding van zeewieren bij deze manier van voortplanting is, dat sommige wiersoorten eenslachtig zijn en dus alleen mannelijke of vrouwelijke gameten produceren, terwijl andere soorten tweeslachtig (=hermafrodit) zijn en dus zowel mannelijke als vrouwelijke gameten produceren. Indien de gameten van een tweeslachtige wiersoort vrijkomen zal het over het algemeen korter duren voordat twee gameten van het tegenovergestelde geslacht samensmelten en zich ontwikkelen tot een zygote dan wanneer gameten van een eenslachtige wiersoort vrijkomen. Hierbij moeten de mannelijke en vrouwelijke gameten dan immers eerst nog samenkomen. Overigens dient wel opgemerkt te worden, dat het niet bekend is of zelfbevruchting altijd mogelijk is bij hermafrodieten.

Levenscyclus

In de levenscyclus van zeewieren (de gehele levensloop inclusief voortplantingsstadia) kunnen, uitgaande van een geslachtelijk proces (van sommige soorten is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend), globaal drie typen worden onderscheiden (Stegenga & Mol 1983):

-Haplont: de plant is haploïd en produceert gameten. De zygote is het enige diploïde stadium en maakt een reductiedeling door, waarvan het product weer een haploïde plant is.

-Diplont: de plant is diploïd en produceert gameten, maar in tegenstelling tot het vorige type, worden deze gameten gevormd door middel van reductiedeling. De uit de gametenfusie gevormde zygote groeit uit tot een nieuwe (diploïde) plant.

-Haplodiplont: Hier bestaat zowel een haploïde als een diploïde fase, beide als zelfstandige plant. De haploïde plant (gametofyt) produceert gameten, deze versmelten en uit de zygote ontstaat een diploïde plant (sporofyt) welke onder reductiedeling sporen levert.

4.1.5 Dispersie

Dispersie door middel van de zeestroming

Bij migratie door middel van zeestroming is vooral de stroomrichting en –snelheid van belang voor de locaties waar zeewieren terecht kunnen komen. Op zeestromingen is reeds ingegaan in § 1.5.

Bij dispersie door middel van zeestroming is vooral het drijfvermogen van zeewieren van belang. Sommige bruinwieren, zoals *Fucus*, *Ascophyllum*, *Cystoseira* en *Halidrys* hebben een eigen drijfvermogen door de aanwezigheid van drijfblazen, maar de meeste soorten zijn voor deze manier van verspreiding afhankelijk van drijvend substraat, zoals hout, kurk of kunststoffen, lappen plastic, viskratten en drijvers (Lucas 1950). Veel van deze drijvende voorwerpen zijn afkomstig uit het zuiden, met name uit de Golf van Biskaje en van de kusten van Spanje, Frankrijk en Engeland (Leijs & Van Rijswijk, 1963).

Enig inzicht in de tijd die een drijvend voorwerp nodig heeft om uit zuidelijke regionen aan onze kusten aan te spoelen wordt gegeven door Leijs & Van Rijswijk (1963). Zij deponeerden op verschillende afstanden van de Nederlandse kust kleine flesjes in de Zuidelijke Noordzee en stelden vast dat een voorwerp voor de Noord Spaanse kust of ergens in het Kanaal ter hoogte van Brest op zijn vroegst 6-10 maanden later aan de kust bij Wassenaar en pas 8-12 maanden op Ameland aan kan spoelen. Hierbij wordt echter wel opgemerkt dat dit een zeer grove benadering is, aangezien onduidelijk is hoe lang een flesje reeds op het strand heeft gelegen voordat het werd gevonden. Deze informatie is ook gebruikt door Cadée (2001) die gemiddelde reststromen van zuid naar noord heeft bepaald (zie ook §1.5).

Indirect bewijs voor de hypothese dat zeewieren zich door middel van de zeestroming over grote afstanden kunnen verspreiden wordt beschreven door Van den Hoek (1987). Uit het feit dat vulkanische eilanden in het midden van de Atlantische Oceaan begroeid zijn met zeewieren en deze eilanden nooit verbonden zijn geweest met het vaste land veronderstelt hij, dat deze zeewieren afkomstig zijn van het vasteland en door middel van de zeestroming op deze eilanden terecht zijn gekomen. In tabel 1 worden verschillende aspecten die van belang zijn voor de verspreiding van zeewieren over grote afstanden weergegeven met betrekking tot de kolonisatie van enkele vulkanische eilanden en eilandgroepen in het midden van de Atlantische Oceaan (Gough Island, Tristan da Cunha, Azoren en Faroër eilanden). Uit deze tabel is af te leiden, dat zeewieren zich over enkele honderden tot duizenden kilometers kunnen verspreiden, soms tegen de richting van de hoofdstroom in.

Een voorbeeld van een vulkanisch eiland dat gekoloniseerd is door zeewieren is het in 1964 boven water gekomen eiland Surtsey. Hoewel er hier geen sprake is van verspreiding over grote afstanden (het eiland ligt namelijk 5 km van de dichtstbijzijnde rotsen en 30 km van het vasteland van IJsland) geeft deze kolonisatie wel enig inzicht in de snelheid van verspreiding van zeewieren (Van den Hoek 1987). Binnen 5 jaar waren er 25 verschillende soorten zeewieren aanwezig op het eiland, waaronder *Laminaria hyperborea*, *Phycodrys rubens* en *Desmarestia ligulata*. Vroege kolonisten waren

soorten van de geslachten *Urospora*, *Ulothrix* en *Enteromorpha* en de soorten *Alaria esculenta*, *Petalonia fascia* en *Scytosiphon lomentaria* (Jónsson 1966, 1970 In: Van den Hoek 1987).

Dispersie door antropogene introductie

Introducties door de mens zijn reeds genoemd in § 4.1.2 “geografische verspreiding”. Bij deze manier van verspreiding hangt de afstand en de snelheid van verspreiding voornamelijk af van het menselijk handelen.

Overig

Behalve het meedrijven met behulp van de zeestroming kunnen zeewieren ook rondzweven in de waterkolom en net boven de bodem. Op deze manier worden onder andere bladachtige delen van *Laminaria* soorten ver vervoerd en kunnen op deze manier de booreilanden in de Noordzee bereiken.

Het is overigens niet uitgesloten dat deze verspreiding gebeurt via vrij rondzwevende microstadia, zoals gametofyten (Moss *et al.* 1981; In: Van den Hoek 1987; persoonlijke mededeling Prud'homme van Reine).

Of verspreiding van zeewieren over grote afstand (enkele honderden of duizenden km's) mogelijk is door middel van transport van sporen is onduidelijk (Van den Hoek 1987). In monsters van de waterkolom op een afstand van 8 tot 30 kilometer uit de kust die geanalyseerd werden op de aanwezigheid van sporen van zeewieren (Hruby & Norton 1979, Zechman & Mathieson 1985, Amsler & Searles 1980; In: Van den Hoek 1987) kwam weliswaar een groot aantal verschillende sporen van zeewiersoorten voor (variërend van 1 tot 28 soorten), maar opgemerkt dient te worden dat deze bemonsteringen geen realistische tijdschaal weergeven en dat het bemonsterde watervolume beperkt was (Van den Hoek 1987). Opvallend was overigens dat in alle drie studies vooral sporen van snel koloniserende soorten, zoals *Blidingia* en *Enteromorpha* aangetroffen werden. Misschien zijn snel koloniserende soorten beter in staat om zich door middel van transport van sporen te verspreiden dan overige soorten (Van den Hoek 1987).

Een zeer bijzondere manier van verspreiding van zeewieren langs de oostkust van Noord-Amerika is beschreven door Mathieson (1992). Op een plastic label van een voor onderzoek gemerkte vis werden namelijk maar liefst 12 verschillende soorten macroalgen aangetroffen.

Tabel 4.1 Samenvatting van verschillende aspecten die van belang zijn voor de verspreiding van zeewieren over grote afstanden met betrekking tot de kolonisatie van enkele vulkanische eilanden en eilandgroepen in het midden van de Atlantische Oceaan (Naar: Van den Hoek 1987 en verwijzingen daarin).

Criteria	Gough Island	Tristan da Cunha	Azoren	Faroër eilanden
Geschatte ouderdom (x10 ⁶ jaar)	1	1	3-5	10
Lengtegraad	40°S	37°S	38°S	62°S
Breedtegraad	9°W	13°W	28°W	7°W
Grootte	13x6 km	14x14 km	9 eilanden, 3x2 km tot 65x13 km	18 eilanden, 3x1 km tot 50x10 km
Recente temperatuurrange	10-13,5 °C	13-17,5 °C	15-23 °C	7-13 °C
Pleistocene temperatuurrange	10-13 °C	13-16,5 °C	12-20 °C	0-2 °C
Geschat aantal soorten	35	125	140	220
Flora meest gerelateerd aan de flora in:	ZO-Amerika	Z-Afrika	ZW-Europa NW-Afrika	NW-Europa
Aantal soorten in Gerelateerde flora	350	550	450	450
Afstand tot meest Gerelateerde flora	4000 km	2500 km	1600 km	300 km (Shetland eilanden), 600 km Noorwegen)
Stroming (richting van verspreiding)	Hoofdstroom mee: Westwind drift	Hoofdstroom tegen: Westwind drift	Hoofdstroom tegen: N. Atlantic drift	Hoofdstroom tegen: N. Atlantic drift
Benodigde reistijd (13 km/dag)	Ca. 300 dagen	?	?	?
Invloed van Pleistoceen	Waarschijnlijk Geen	Waarschijnlijk geen	Waarschijnlijk geen	160-200 soorten pas verschenen sinds 10.000 jaar
Enkele opvallende soorten	<i>Macrocystis pyrifera</i> <i>Laminaria pallida</i> <i>Durvillea antarctica</i> <i>Irdaea laminariodes</i> <i>Rhodoglossum revolutum</i>	<i>Macrocystis pyrifera</i> <i>Laminaria pallida</i> <i>Gigartina striata</i> <i>Gymno Laurencia obtusa</i> <i>gongrus</i> <i>gregarius</i> <i>Halopteris funicularis</i>	<i>Fucus spiralis</i> <i>Laurencia pinnatifida</i> <i>Gelidium spinulosum</i> <i>Ascophyllum nodosum</i> <i>Caulacanthus ustulatus</i> <i>Cystoseira abies-marina</i>	<i>Fucus spiralis</i> <i>Fucus vesiculosus</i> <i>Fucus distichus</i> <i>Palmaria palmata</i> <i>Mastocarpus stellatus</i> <i>Laminaria spec</i> <i>Alaria esculenta</i>

4.1.6 Soortengroepen

Omdat de levensomstandigheden in het litoraal sterk verschillen van die in het sublitoraal, hetgeen tot uitdrukking komt in de zonering, zoals beschreven in de inleiding (hoofdstuk 1) worden er twee **soortengroepen** onderscheiden:

- Litorale zeewieren
- Sublitorale zeewieren

Per soortengroep wordt in de volgende paragrafen nader ingegaan op de algemene aspecten die van belang zijn voor de biogeografie, waarbij voor iedere soortengroep ingezoomd zal worden op een voor deze groep representatieve soort.

4.2 Litorale zeewieren

4.2.1 Algemeen

De litorale zone kenmerkt zich door sterk wisselende levensomstandigheden. De getijdenbeweging brengt grote schommelingen in temperatuur, vochtigheid en het zoutgehalte met zich mee. Zeewiersoorten die in de litorale zone voorkomen moeten dus een hoge weerstand hebben tegen deze wisselende omstandigheden. Een soort die zich hier goed heeft aangepast is het Blaaswier *Fucus vesiculosus*.

4.2.2 Blaaswier (*Fucus vesiculosus*)

Keuze en status soort

Omdat deze soort een zeer algemeen voorkomende soort is die vaak het grootste bestanddeel vormt van wiervegetaties langs de kusten van de Noordzee, is deze soort gekozen als representatieve soort voor de litorale wieren. Bovendien is er veel onderzoek aan deze soort verricht, waardoor veel literatuur beschikbaar is.

In de Noordzee is het Blaaswier *Fucus vesiculosus* een typische soort van de getijdenzone van het hard substraat. De grootste dichtheden worden bereikt in het eulitoraal.

Fucus vesiculosus behoort tot de bruinwieren van de orde *Fucales*, familie *Fucaceae*. De planten kunnen in de Nederlandse wateren tot 50 cm hoog worden en zijn vrij regelmatig dichotoom vertakt. De typische vorm heeft drijfbazen paarsgewijs ter weerszijden van de middennerf en in de vork van de dichtome vertakking. Deze typische vorm kan, in samenhang met milieufactoren (bijvoorbeeld expositie), echter sterk in uiterlijk variëren. Hierdoor wordt een groot aantal variëteiten van *Fucus vesiculosus* onderscheiden, waaronder *F. vesiculosus* var. *linearis*, *F. vesiculosus* var. *evesiculosus* en *F. vesiculosus* var. *compressus*.

Verspreiding

De noordelijke grens van *Fucus vesiculosus* is het Zuidarctische gebied, de zuidelijke grens in de oost Atlantische Oceaan is Noord-Afrika en de zuidelijke grens in Noord-Amerika is North-Carolina. In Nederland is deze soort zeer algemeen in het Deltagebied en het Waddengebied. Uit deze verspreiding blijkt, dat *Fucus vesiculosus* zowel bij hoge temperaturen als bij lage temperaturen kan voorkomen. Het feit dat hij tot ver in de Oostzee wordt aangetroffen (soms tot op een diepte van 10 m) toont tevens dat deze soort voorkomt in gebieden met zeer verschillende zoutgehalten. Dit blijkt ook uit het voorkomen van *Fucus vesiculosus* in de Westerschelde, Nieuwe Waterweg en het aangrenzende westelijk havengebied (Lüning 1985). Qua zouttolerantie wordt voor de verspreiding van *Fucus vesiculosus* in de Nederlandse estuaria een ondergrens van 2 g/l Cl⁻ gegeven (Den Hartog 1967). De Boer & Wolff (1996) vermelden echter nog het voorkomen van Blaaswier bij een zoutgehalte van 1 g/l Cl⁻.

Levensstrategie

Fucus vesiculosus is een meerjarige plant die de zogenaamde K-strategie volgt. Dit betekent dat deze soort zijn energie vooral steekt in levensprocessen die nodig zijn om te kunnen overleven. Algemene eigenschappen van een K-strategie zijn reeds beschreven in § 1.5.2.

Voortplanting en groei

Fucus vesiculosus plant zich in de eerste plaats vegetatief voort door middel van fragmentatie. Bij deze manier van voortplanting raken delen van de ouderplant los en groeien uit tot nieuwe planten. Dit kan in de directe omgeving van de ouderplant gebeuren, maar ook kunnen de losgeraakte delen over grote afstanden getransporteerd worden door middel van de zeestroming.

Daarnaast plant deze soort zich voort door middel van geslachtelijke voortplanting. *Fucus vesiculosus* is een tweehuizige soort. De vrouwelijke eicellen en mannelijke spermatozoïden komen vrij en versmelten tot een zygote, die weer uitgroeit tot een volwassen plant. Het aantal receptacula (de voortplantingsorganen) dat gevormd kan worden door *Fucus vesiculosus* is enorm. Het grootste aantal receptacula dat op één enkele plant van *Fucus vesiculosus* werd aangetroffen is 3269 (Knight & Parke 1950). Hieruit kunnen tijdens één groeiseizoen meer dan een miljoen eicellen en spermatozoïden vrijkomen.

Planten van *Fucus vesiculosus* zouden eerst 15-20 cm lang moeten zijn, voordat deze zich kunnen voortplanten (Knight & Parke 1950). De groeisnelheid is dus van belang voor de voortplanting en daarmee de snelheid van verspreiding van deze soort. Afhankelijk van onder andere de expositie op een locatie kan het ongeveer 2 tot 7,5 maanden duren voordat een jonge plant uitgroeit tot een volwassen plant die groot genoeg is om zich voort te kunnen planten.

Levenscyclus

In de levenscyclus van *Fucus vesiculosus* komt slechts één fase voor, namelijk de diplonte levenscyclus. De diploïde planten produceren haploïde gameten. Deze gameten komen vrij en nadat de eicellen bevrucht zijn, kiemen deze weer tot dezelfde diploïde fase. Het vrijkomen van gameten vindt vooral plaats tijdens het voorjaar en de zomer (Knight & Parke 1950).

Dispersie

Fucus vesiculosus kan zich over een zeer grote afstand (honderden km's) verspreiden door de aanwezigheid van drijfblazen. Deze drijfblazen zorgen er namelijk voor dat *Fucus vesiculosus* een eigen drijfvermogen heeft en daardoor voor zijn transport niet afhankelijk is van drijvende substraten. De locaties waar losgeslagen of afgebroken delen van *Fucus vesiculosus* terecht kunnen komen, is sterk afhankelijk van de stroomrichting. De snelheid van verspreiding hangt vooral af van de stroomsnelheid.

Overig

Dat dammen een barrière kunnen vormen voor de verspreiding van *Fucus vesiculosus* blijkt uit monitoringsgegevens van Paalvast (2001). Hij beschreef de veranderingen in de verspreiding van een aantal mariene en brakwatersoorten in het Hartelkanaal na het doorgraven van de Beerdam in november 1997. Door deze ingreep is het Hartelkanaal veranderd van een "dode arm" van een getijdenrivier met een complete gradiënt van zoet naar zout. Als gevolg van het doorgraven van de Beerdam en de daarmee gepaard gaande verhoging van het zoutgehalte had het Blaaswier zich in november 2000 circa 2500 m verder stroomopwaarts langs het Hartelkanaal verspreid.

4.3 Sublitorale zeewieren

4.3.1 Algemeen

Sublitorale zeewieren komen voor in de zone die altijd onder water staat, waardoor de temperatuur en het zoutgehalte minder sterk variëren dan in de litorale zone. Hoewel de temperatuur en het zoutgehalte van invloed zijn op het voorkomen van wieren in de sublitorale zone, is het lichtaanbod de belangrijkste factor die de aanwezigheid bepaalt. Doordat dat water vaak troebel is, is het lichtaanbod in deze zone namelijk over het algemeen beperkt. Aangezien zeewieren voor hun groei afhankelijk zijn van licht, zullen ze zich zodanig aan moeten passen, dat ze optimaal gebruik kunnen maken van dit beperkte lichtaanbod. Eén van deze aanpassingen is het vergroten van het oppervlak van de thalli (het plantelichaam). Zo kunnen bijvoorbeeld het Suikerwier *Laminaria saccharina* en het Japans bessenwier *Sargassum muticum* in het sublitoraal van de Nederlandse kust afmetingen bereiken van meerdere meters (Meijer 1988). Een andere aanpassing van zeewieren aan het beperkte lichtaanbod is een geringe lichtbehoefte voor de fotosynthese.

Sublitorale wiersoorten die over het algemeen een lage lichtbehoefte hebben, zijn de struikwieren, waaronder *Ceramium sp.* en *Polysiphonia sp.* Verondersteld wordt, dat

zeewieren van deze geslachten zich over het algemeen pas in een later stadium van de successie kunnen vestigen en gunstige omstandigheden (waterkwaliteit) indiceren (Van Berchum & Meijer 1995). Deze geslachten zijn in Nederland vrij algemeen, maar omdat er veel verschillende variëteiten van deze soorten bestaan die moeilijk te determineren zijn en mogelijk zelfs als afzonderlijke soorten beschouwd zouden moeten worden, zijn deze wieren niet geschikt als voorbeeldsoort voor de sublitorale zeewieren (mondelinge mededeling Prud'homme van Reine).

4.3.2 Japans bessenwier (*Sargassum muticum*)

Keuze en status soort

Indien geografische barrières eenmaal overwonnen zijn, zijn sommige soorten in staat om zich enorm snel te verspreiden. Een goed voorbeeld van zo'n soort is het Japans bessenwier *Sargassum muticum*. Momenteel is het Japans bessenwier een vrij algemeen voorkomende soort in Nederland. In een aantal andere Europese landen heeft deze soort zich zelfs zodanig sterk uitgebreid, dat deze soort overlast veroorzaakt en er maatregelen genomen worden om verdere verspreiding te voorkomen (zie ook § "overig"). Omdat veel zeewiersoorten in Europa terecht komen door introductie door de mens en de extreem snelle verspreiding van Japans bessenwier goed gedocumenteerd is, is deze soort gekozen als voorbeeldsoort voor de sublitorale zeewieren. Een bibliografie van deze soort met daarin meer dan 300 referenties is opgesteld door Critchley *et al.* (1990).

Sargassum muticum behoort tot de bruinwieren van de orde *Fucales*, familie *Sargassaceae* (Stegenga & Mol 1983). De plant kan tot enkele m's lang worden en heeft een aantal assen die dicht bezet zijn met blaadjes, drijfblazen en receptacula. De receptacula zijn langwerpige kegelvormig en staan in de regel op dezelfde as als een drijfblaas.

Verspreiding

Het Japans bessenwier *Sargassum muticum* is oorspronkelijk afkomstig uit Japan en omgeving. Deze soort waarschijnlijk met de import van Japanse oesters meegekomen naar Engeland, vanwaar hij zich vervolgens snel verspreid heeft langs de Westeuropese kusten. Na de eerste vondst in Engeland bij Bembridge in 1973 werd het Japans bessenwier in 1975 als aanspoelsel aan de kust van Normandië gevonden. In Noord-Frankrijk (Nauw van Calais) spoelde het in 1976 aan, in 1977 werd de soort voor het eerst in Nederland aangetroffen (Prud'homme van Reine 1977a,b) en in 1981 ook in Noord-Spanje. De wereldwijde verspreiding kan opgedeeld worden in drie grote regio's: het Verre Oosten, de Pacifische Kust van Noord-Amerika en Europa (Critchley *et al.* 1990). In Nederland komt deze soort zeer algemeen voor in de Grevelingen en de Oosterschelde en komt in mindere mate ook voor in het Waddengebied op Texel en Terschelling (Critchley *et al.* 1987).

Het voorkomen van Japans bessenwier blijft vrijwel beperkt tot de sublitorale zone, omdat dit wier in de litorale zone erg gevoelig is voor uitdroging in de zomer en bevriezing in de winter (Norton 1977). In laboratoriumexperimenten is gekeken naar de

tolerantie van Japans bessenwier voor verschillende temperaturen en zoutgehalten. Hieruit bleek, dat deze soort zoutgehalten tussen 9‰ Cl⁻ en 20‰ Cl⁻ kan overleven (Norton 1977) en hoewel de soort voor kan komen bij temperaturen tot -1 °C, heeft Japans bessenwier een voorkeur voor warmere wateren. De groeisnelheid nam namelijk binnen de geteste temperatuurrange (5-25 °C) toe met het verhogen van de temperatuur. Temperaturen beneden -9 °C waren letaal.

Levensstrategie

Sargassum muticum is een meerjarige plant, die gewoonlijk pas in het tweede jaar fructificeert. Het is een snelle vestiger en groeier, waardoor hij een sterk concurrerend vermogen heeft met andere zeewieren, maar tevens een hemicryptofyt (hij overleeft de winter als hechtschijf met daarop een kort asje, waaruit lange zijassen kunnen ontspruiten) (persoonlijke mededeling Prud'homme van Reine).

Voortplanting en groei

De zeer snelle verspreiding van Japans bessenwier kan voor een deel verklaard worden door de voortplantingsstrategie van deze soort. Japans bessenwier is namelijk een éénhuizige soort, die door zelfbevruchting een groot aantal zygoten kan vormen. Uit een laboratoriumexperiment is gebleken, dat uit één receptaculum 470 eicellen of spermatozoïden vrij zouden kunnen komen (Norton 1981c), terwijl het aantal receptacula in het reproductieve seizoen op kan lopen tot 26000 receptacula per gram vegetatieve biomassa (Arenas & Fernández 1998). Uitzonderlijk is, dat de vrijgekomen zygoten al na 3 maanden zelf fertiel kunnen worden, terwijl de meeste andere zeewiersoorten dat pas in het tweede levensjaar worden (Norton 1976).

In Noord-Spanje bleek, dat er een positieve relatie bestaat tussen de lengte van de plant en de reproductiecapaciteit (Arenas & Fernández 1998). Jaarlijkse verschillen in de reproductiecapaciteit van de soort werden toegewezen aan veranderende omgevingsfactoren, zoals de temperatuur van het water en nutriëntenconcentraties.

De groeisnelheid van embryo's van *Sargassum muticum* is afhankelijk van de temperatuur. In het laboratoriumexperiment om de temperatuurtolerantie van *Sargassum muticum* vast te stellen (zie § "verspreiding") bleek de groeisnelheid namelijk te variëren van 0,1 millimeter bij 5 °C tot 1,0 millimeter bij 25 °C (Norton 1977).

Levenscyclus

De plant is diploïd en produceert gameten onder reductiedeling. Aangezien de eerste delingen al plaatsvinden, terwijl de zygote nog in de moederplant zit, komen de plantjes vrij als jonge embryo's (Stegenga & Mol 1983). Nadat deze embryo's zich op geschikt substraat hebben vastgehecht, groeien ze uit tot een volwassen plant. Japans bessenwier plant zich met name voort in het voorjaar en de zomer (Arenas & Fernández 1998).

Dispersie

Zygoten van *Sargassum muticum* worden niet eerder losgelaten door de ouderplant, voordat zij uitgegroeid zijn tot redelijk ontwikkelde embryo's. Hierdoor zijn de embryo's

tijdens het vrijkomen redelijk groot en zwaar en zinken ze vrij snel (met een gemiddelde snelheid van 0,6 mm/s) naar de bodem (Norton 1980). In de praktijk worden jonge plantjes dan ook niet veel verder dan 1,3 km van de moederplant aangetroffen ((Deysher & Norton 1982 in: Lüning 1985). Voordeel is echter wel dat ze zich hierdoor ook kunnen vestigen in vrij snel stromend water (Norton 1980). Jonge plantjes met enig drijfvermogen zouden meer dan één km van de ouderplant aangetroffen kunnen worden en zouden mogelijk gedurende lange tijd in het plankton kunnen overleven. De potentiële tijd dat deze jonge plantjes zouden kunnen blijven drijven is drie maanden (Farnham *et al.* 1981). De afstand tot de ouderplant waarop ze een nieuwe populatie zouden kunnen vormen is echter gelimiteerd door de snelle afname van het vermogen om zich aan hard substraat vast te hechten. Dit vermogen gaat namelijk binnen 49 dagen na het vrijkomen van de ouderplant vrijwel geheel verloren (Norton 1981b).

Dat *Sargassum muticum* zich binnen korte tijd toch over grote afstanden kan verspreiden, komt door de aanwezigheid van drijfblazen. Net als *Fucus vesiculosus* heeft deze soort hierdoor een eigen drijfvermogen en kan onafhankelijk van drijvende substraten over grote afstanden door de zeestroming meegevoerd worden. Omdat losgeslagen delen van planten van *Sargassum muticum* receptacula bevatten die tijdens hun transport door middel van de zeestroming fertiel kunnen worden, kunnen er na enkele dagen tot weken nog steeds jonge embryo's vrijkomen (Norton 1981b). Dit blijkt ook uit de waarneming, dat aanspoelsels van *Sargassum muticum* vaak fertiel zijn en soms zelfs jonge embryo's bevatten (Stegenga & Mol 1983). Langs de Noordwest Amerikaanse kust heeft deze soort zich op deze manier met een gemiddelde snelheid van 60 km/jaar verspreid en langs de Engelse Zuidkust met een gemiddelde snelheid van 30 km/jaar (Farnham *et al.* 1981).

Overig

Net als bij *Fucus vesiculosus* is er ook een voorbeeld in Nederland, waarbij de afsluiting van een watersysteem een barrière vormde voor de verspreiding van *Sargassum muticum*. In 1971 werd namelijk de Grevelingen afgesloten van invloeden van de Noordzee en hoewel *Sargassum muticum* al sinds 1977 werd aangetroffen in Nederland kwam er tot 1979 geen *Sargassum muticum* voor in de Grevelingen. Toen (ter bestrijding van de toenemende eutrofiëring) in de Grevelingen in 1979 de verbinding met de Noordzee echter deels werd hersteld (door middel van het openstellen van een sluis) duurde het niet lang voordat *Sargassum muticum* was doorgedrongen tot in de Grevelingen.

Na de eerste waarneming in 1980 duurde het slechts vier jaar voordat *Sargassum muticum* vrijwel overal in de Grevelingen voorkwam en in zijn verdere verspreiding gelimiteerd werd door de beschikbaarheid van hard substraat (Critchley *et al.* 1987).

Omdat de lange slierten van *Sargassum muticum* soepel en taai zijn kan, dit zeewier grote overlast veroorzaken (Prud'homme van Reine 1977). Wanneer zo'n sliert bijvoorbeeld in de motor van een bootje terecht komt, kan de motor vastlopen of zelfs in brand vliegen. Ook bedrijven waar men zeewater gebruikt (bijvoorbeeld als koelwater of voor drinkwaterbereiding of zoutwinning) ondervinden hinder van dit zeewier. Zo

kunnen inlaatroosters bijvoorbeeld verstopt raken. Om deze overlast tegen te gaan, worden tegenwoordig verschillende maatregelen getroffen. Voor een uitgebreid overzicht van verschillende referenties betreffende de verwijdering van *Sargassum muticum* wordt verwezen naar Critchley *et al.* (1990).

4.4 Samenvatting en conclusies zeewieren

4.4.1 Samenvatting

De eigenschappen en de relevante informatie met betrekking tot de biogeografie van de onderzochte soorten zijn samengevat in onderstaand overzicht.

Soortengroep	litorale zeewieren	sublitorale zeewieren
Voorbeeldsoort	<i>Blaaswier Fucus vesiculosus</i>	<i>Japans bessenwier Sargassum muticum</i>
Verspreidingsgebied		
Nederland	zeer algemeen in het Deltagebied en het Waddengebied	zeer algemeen in het Grevelingenmeer en de Oosterschelde; komt in mindere mate voor in de Waddenzee op Texel en Terschelling
Wereldwijd	Noordelijke grens is het Zuidarctische gebied; zuidelijke grens in de Oost-Atlantische oceaan is Noord-Afrika, in Noord-Amerika North Carolina	drie grote regio's: Het Verre Oosten, de Pacifische Kust van Noord-Amerika en Europa
Levensstrategie		
levensvorm	meerjarig, tweehuizige soort	meerjarig, hemicryptofyt, eenhuizige soort
r-K-strategie	voornamelijk K-strateeg	snelle groeier en vestiger
reproductie	productie van een groot aantal receptacula; echter reproductie pas als planten 15-20 cm groot zijn	zelfbevruchting, embryo's worden pas losgelaten wanneer ze uitgegroeid zijn tot redelijk ontwikkelde embryo's; Deze kunnen na 3 maanden zelf fertil worden
overig	onbekend hoe lang voortplantingsorganen van drijvende planten vitaal blijven	binnen 49 dagen na het vrijkomen van de ouderplant verliezen jonge plantjes het vermogen om zich vast te hechten op het substraat

Dispersie		
waarmee	lange afstanden door drijvende planteden die drijfblazen bezitten	lange afstanden door drijvende planteden die drijfblazen bezitten
waardoor	zeestroming	geïntroduceerd door de mens, zeestroming
hoever	drijvende planteden tot honderden km's (Farroer eilanden 300-600 km), kennisleemte	als <i>Fucus vesiculosus</i> ?->kennisleemte
tijdschaal	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en geschikte bestemmingen t.o.v. stromingen in de Noordzee; na doorgraven van de Beerdam binnen 3 jaar 2500 m verder stroomopwaarts in het Hartelkanaal	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en geschikte bestemmingen t.o.v. stromingen in de Noordzee; In Amerika 60 km/jaar, in Engeland 30 km/jaar, hele Grevelingen binnen 4 jaar
Overig	-	de lange slierten zijn soepel en taai en veroorzaken veel overlast. Hierdoor worden verschillende maatregelen genomen om <i>Sargassum muticum</i> te verwijderen

4.4.2 Kennisleemten

Net als bij de hogere planten is weinig kennis beschikbaar over hoe lang voortplantingsorganen van drijvende zeewieren vitaal kunnen blijven en zijn geen concrete gegevens in de literatuur gevonden over drijvende zeewieren op een grote afstand uit de kust. Om meer inzicht te krijgen in de dispersiecapaciteit van zeewieren zou ook hier genetisch onderzoek meer duidelijkheid kunnen bieden. Zo zou bijvoorbeeld gekeken kunnen worden naar de verwantschap van zeewieren aan weerszijden van grote watermassa's, zodat meer bekend wordt over de uitwisseling tussen populaties. Tot nu toe wordt dit soort onderzoek slechts in beperkte mate uitgevoerd.

Er bestaat nog geen duidelijkheid over de hypothese of verspreiding van zeewieren over grote afstanden mogelijk is door middel van transport van sporen.

4.4.3 Conclusies

- Vanwege de temperatuurfactor, die een belangrijke invloed heeft op de geografische verspreiding van zeewieren, bereiken sommige zeewieren hun biogeografische grens in de Noordzee.

- Uit het feit dat vulkanische eilanden in het midden van de Atlantische oceaan begroeid zijn met zeewieren is af te leiden, dat zeewieren zich over enkele honderden tot duizenden km's kunnen verspreiden.
- Sommige zeewieren hebben een eigen drijfvermogen door de aanwezigheid van drijfblazen, andere zijn voor hun transport door middel van de zeestroming afhankelijk van drijvende substraten waarop ze zich vast moeten hechten.
- De tijdfactor van de verspreiding is afhankelijk van stroomsnelheden en de afstand van de kust.
- Het afsluiten van een watersysteem door middel van een dam kan een barrière vormen voor de verspreiding van zeewieren.
- Aanspoelsels van wieren zijn vaak in goede conditie, zodat wieren zich snel voort kunnen planten indien nieuw substraat aangeboden wordt.
- De hier besproken wiersoorten hebben een grote tolerantie voor verschillende temperaturen en zoutgehaltes. Gezien hun dispersiemogelijkheden zouden ze in de gehele Noordzee voor kunnen komen.

4.5 Literatuur zeewieren

- Arenas F., Fernández C. 1998. Ecology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the North Coast of Spain III. Reproductive ecology. *Botanica Marina* 41, 209-216.
- Critchley A.T., Nienhuis P.H., en Verschuure K. 1987. Presence and development of populations of the introduced brown alga *Sargassum muticum* in the South West Netherlands. *Hydrobiologia* 151/152, 245-255.
- Critchley A.T., Farnham W.F., Yoshida T., Norton T.A. 1990. A bibliography of the invasive alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Fucales; Sargassaceae). *Botanica Marina* 33, 551-562.
- De Boer K., Wolff W.J. 1996. Tussen zilt en zoet. Voorstudie naar de betekenis van estuariene gradiënten in het Waddengebied. Vakgroep Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Groningen. In opdracht van Rijkswaterstaat Directie Noord-Holland. 94pp.
- Den Hartog C. 1959. The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* 1, 1-241. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Den Hartog C. 1967. Brackish water as an environment for algae. *Blumea*. XV(1), 30-43.
- Farnham W.F., Murfin C., Critchley A.T., Morrell S.L. 1981. Distribution and control of the brown alga *Sargassum muticum*. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 10, 277-282.
- Jones N.S., Kain J.M. 1967. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. *Helgoländer Wiss. Meeresunters* 15, 460-466.
- Knight M., Parke M. 1950. A biological study of *Fucus vesiculosus* L. and *Fucus serratus* L. *Mar. Biol. Ass. U.K.* 29(2), 439-514.
- Leys H.N., Van Rijswijk B. 1963. Waar spoelen drijvende voorwerpen aan? *De Levende Natuur* 66, 232-236.
- Lucas J.A.W. 1950. The algae transported on drifting objects and washed ashore on the Netherlands coast. *Blumea* 6, 527-543.
- Lüning K. 1985. Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York.

- Mathieson A.C. 1992. Transport of seaweeds by tagged migratory fish populations. *Botanica Marina* 35, 419-422.
- Meijer A.J.M. 1988. Suikerwier (*Laminaria saccharina*), ecologisch profiel. In opdracht van Dienst Getijdewateren van Rijkswaterstaat. Bureau Waardenburg. Rapportnummer 88.19.
- Meijer A.J.M. & A.C. van Beek 1988. De levensgemeenschappen op harde substraten in de getijdezone van de Oosterschelde; typologie, kartering, relaties met substraat, oppervlakteberekeningen, gevolgen van dijk aanpassingen. Bureau Waardenburg. Rapportnummer 88.15.
- Norton T.A. 1976. Why is *Sargassum muticum* so invasive? *British Phycological J.* 11, 197-198.
- Norton T.A. 1977. The growth and development of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26, 41-53.
- Norton T.A. 1980. Sink, swim or stick: the fate of *Sargassum muticum* propagules. *British Phycological J.* 15, 197-198 (abstract).
- Norton T.A. 1981b. The varied dispersal mechanisms of an invasive seaweed, *Sargassum muticum*. *Phycologia* 20 (Suppl.) 110.
- Norton T.A. 1981c. Gamete expulsion and release in *Sargassum muticum*. *Botanica Marina* 24, 465-470.
- Prud'homme van Reine W.F. 1977a. Japans bessenwier aan onze kust. *Het Zeepaard* 37, 58-63.
- Prud'homme van Reine W.F. 1977b. De reis van een bruinwier rond de wereld. *Gorteria* 8, 212-216.
- Prud'homme van Reine W.F. 1977. Japans bessenwier heeft, na Engeland en Frankrijk, de Nederlandse kust bereikt. *De Levende Natuur* 80, 210-213.
- Riberia M.A., Boudouresque C.F. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. *Prog. In Phycological Res.* 11, 217-268.
- Stegenga H., Mol I. 1983. Flora van de Nederlandse zeewieren. Uitgave K.N.N.V.
- Ter Hofstede 2000. De introductie van nieuwe soorten in de Noordzee. Een ecologische graadmeter volgens de GONZ-systematiek? Rijksuniversiteit Groningen (RUG).
- Van Berchum A.M., Meijer A.J.M. 1995. Ecoprofiel struikwieren. Watersysteemverkenningen; in opdracht van Rijkswaterstaat.
- Van den Hoek C. 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 41, 261-272.



M. acrobethos

5 Macrobenthos

In 5.1 komen algemeen geldende verschijnselen voor de hoofdgroep macrobenthos ter sprake. Het gaat daarbij om het brede spectrum van ongewervelde diersoorten waarbij de volwassen vorm mobiel kan zijn, zoals bij krabben, inktvissen en zeesterren, of meer aan één plaats gebonden is, zoals bij ingegraven tweekleppigen en vastzittende zeeanemonen. In de hoofdstukken 5.2 t/m 5.7 komen de verschillende soortengroepen aan bod. Hoofdstuk 5.8 bevat de samenvatting / conclusies / kennislacunes en hoofdstuk 5.9 de literatuurlijst.

Voor algemene opmerkingen betreffende schaal, geografische verspreidingsgebieden en levensstrategie wordt verwezen naar de inleiding. Ook de vraag waarom een organisme ergens voorkomt wordt daar behandeld.

5.1 Inleiding macrobenthos

5.1.1 Macrobenthos in relatie tot het studiegebied

Afbakening studiegebied

De begrenzing voor ongewervelden is conform hetgeen in § 1.4.3 'studiegebied – algemeen' werd gedefinieerd. Evenals bij planten wordt bij estuaria voornamelijk ingegaan op organismen in minimaal polyhaliene (saliniteit 18-30 ‰) omstandigheden.

5.1.2 Schaal

Door het arbeidsintensieve karakter van macrobenthosonderzoek moet vaak een afweging worden gemaakt tussen de gewenste nauwkeurigheid per locatie (aantal replica's, monstergrootte) en het bemonsteren van meerdere locaties. Daardoor is de ruimtelijke schaal van onderzoek vaak te klein om de resultaten naar andere gebieden te kunnen extrapoleren.

Resultaten van macrobenthosonderzoek zijn met name geldig voor de ruimtelijke schaal waarop zo'n studie wordt verricht. Daardoor lijken conclusies soms tegenstrijdig te zijn als studies met elkaar worden vergeleken die worden uitgevoerd op een verschillende schaal. Zo zal de dispersie van een soort op een kleine schaal minder snel beperkend zijn voor de rekrutering dan op een grotere schaal. Het is dus van groot belang om de ruimtelijke schaal te betrekken bij de interpretatie van resultaten.

Voor tijdschalen geldt dit evenzo. Zo vonden Beukema *et al.* (1995) dat lokale trends in macrobenthos gecorrigeerd dienen te worden voor regionale trends (bijvoorbeeld een koude winter in West Europa), alvorens het mogelijk is om conclusies te trekken over lokale effecten.

5.1.3 Dispersie

Dispersie gaat in op de transportcapaciteit van soorten. Het is een functie van de levensstrategie van een soort. Zo mag verondersteld worden dat het type larve - als onderdeel van een reproductieve strategie - zich in de evolutie zodanig ontwikkelt dat een optimale handhaving in de typische habitat van die soort ontstaat.

Box

Supply-side ecology

Voor een goed beeld van de totstandkoming van mariene populaties en gemeenschappen is het noodzakelijk om de variatie in larvale aanvoer in beschouwing te nemen. Dit inzicht is al lang bekend in de visserijwereld (Hjort 1914), maar ook in de benthische ecologie (Thorson 1966).

Niettemin concentreert veel marien ecologisch onderzoek zich meestal op processen als competitie, predatie en verstoring, die zich afspelen in het levensstadium nadat vestiging heeft plaatsgevonden, de zogenaamde post-settlement processen. De onbekendheid van processen die zich in het larvenstadium afspelen (pre-settlement stadium) kan worden verklaard vanuit problemen om op een adequate manier larven te verzamelen. Deze onbekendheid leidde in bepaalde sectoren van de mariene ecologie zelfs tot een soort dogma waarbij de aanvoer van larven van ondergeschikt belang werd gezien voor de structuur van mariene gemeenschappen.

Recente verbeteringen om larven te vangen (met larval traps) hebben het weliswaar mogelijk gemaakt om de larvale aanvoer te onderzoeken, maar de toepassing hiervan staat nog in de kinderschoenen. Dat is jammer, want hiermee wordt het mogelijk om theorieën te toetsen die verklaren hoe de aanvoer van larven de populatiedynamiek en interacties binnen gemeenschappen beïnvloeden. Deze benadering wordt in het engels "supply-side ecology" genoemd. De term is afkomstig van de ecooloog Jonathan Roughgarden (Lewin 1986).

Het (hernieuwde) inzicht dat de aanvoer van larven van belang is voor de dynamiek van gemeenschappen is met name in de jaren '80 ontstaan.

Dat sommigen daarvoor meenden dat variatie in de aanvoer van larven niet van belang was, kwam niet geheel uit onwetendheid. Door logistieke redenen (bereikbaarheid, kosten) werd in het verleden veel marien ecologisch onderzoek verricht aan gemeenschappen in de getijdenzone. Zo deed de bekende ecooloog Joseph Connell in de jaren '50 al onderzoek aan zeepokken in west Schotland. Ongelukkigerwijs was juist bij deze diersoort de larvale influx zó groot dat er bij zijn onderzoekslocaties altijd een verzadigingsniveau van larven in het water aanwezig was. Dientengevolge waren het de post-settlement processen die tot variatie in de populatie leidden.

Was de vestiging echter laag dan werd de demografie bepaald door de grillen en nukken van de mate van vestiging. Dit kon niet alleen worden afgeleid uit de literatuur maar ook uit mathematische modellen: hierin speelt vestiging een sleutelfactor indien de dichtheid van larven onder het verzadigingsniveau blijft (Lewin 1986).

Het bovenstaande is voornamelijk gebaseerd op mariene ecosystemen in een litorale omgeving en ondiepe wateren. Hier is de aanvoer van larven vaak zo groot dat de seizoensmatige variatie wordt overheerst door ruimtelijke beperkingen. Een van de weinige demografische studies in veel diepere wateren (~400 m) toont juist aan dat vestiging van larven de belangrijkste factor is voor de uiteindelijke dichtheid (Grigg 1988). Voor de onderhavige studie is het van belang om ook voor tussenliggende dieptes (de ondiepe kustwateren en de wat diepere Noordzee) te weten wat overheerst: de vestiging van larven dan wel post-settlement processen.

In de Nederlandse situatie wordt een *supply-side ecology* benadering gehanteerd door Verhagen(1983) en in de review van Heip *et al.* (1995).

Of een soort nog op marginale locaties (ten opzichte van haar areaal) kan komen hangt niet alleen af van de transportmogelijkheden, maar wordt ook bepaald door de **omvang van een bronpopulatie** en het **reproductieve succes** daarvan. Een toename in het aanbod van diasporen verhoogt namelijk de kans dat een soort ergens kan verschijnen. Bij een laag aanbod zal het **toeval** een belangrijke rol spelen. Het opduiken van een soort op een locatie waar deze jarenlang ontbrak is een bekend verschijnsel in de mariene ecologie en wordt een *freak event* genoemd. Zo'n gebeurtenis kan worden geïnterpreteerd als een toevallige combinatie van (bijvoorbeeld larvale) beschikbaarheid en het juiste stromingspatroon.

Dispersie krijgt de laatste jaren steeds meer aandacht bij de verklaring van het voorkomen en de gemeenschapsstructuur van volwassen individuen van mariene organismen. In de box "Supply-side ecology" wordt hier nader op ingegaan.

Sommige soorten kennen geen pelagische fase. De verbreiding wordt daarmee grotendeels bepaald door de mobiliteit van de volwassen dieren. Omdat de verschillende levensfasen (larve, juveniel, adult) qua dispersie(type) meestal sterk verschillen worden ze hieronder apart behandeld.

Larvale levensfase

Type larve

De bevruchting bij bentische organismen kan zowel uit- als inwendig zijn. Dit staat los van het larventype dat vervolgens ontstaat.

Ontwikkeling: planktotroof-lecithotroof-direct. Een voortplantingsstrategie kan zijn het produceren van larven die zich met materiaal in de waterfase kunnen voeden (*planktotroof*). Dergelijke larven houden het daar lang uit - zolang het juiste voedsel aanwezig is - alvorens vestiging plaatsvindt. In ondiepe shelfzeeën heeft 80% van de soorten een planktotrofe ontwikkeling (Mileikovski 1974). Van dergelijke larven kunnen relatief grote aantallen geproduceerd worden, een eigenschap die bijdraagt aan een grote dispersiecapaciteit.

Er zijn ook larven die over hun eigen voedselvoorraad beschikken in de vorm van een hoeveelheid dooier. Deze *lecithotrofe* larven worden goed uitgerust door het ouderdier, maar de levensduur is daarmee eindig. Bovendien betekent de productie van deze hoogenergetische nakomelingen dat het aantal relatief klein is. Lecithotrofie gaat meestal gepaard met een beperkte dispersie.

Voorts is er de *zg. directe ontwikkeling*: larven ontwikkelen zich geheel in een eikapsel en komen daaruit als een volledig ontwikkeld juveniel tevoorschijn. Er is dus geen pelagische fase. Er zijn ook soorten (met een interne bevruchting) waarbij de 'larven' zich volledig in het ouderdier ontwikkelen (levendbarend of *vivipaar*). Deze kunnen zich onmiddellijk na het verlaten van het ouderdier vestigen. De mortaliteit wordt daardoor beperkt maar de dispersie blijft gering.

Het type larven vertoont vaak een relatie met de breedtegraad. Onder polaire omstandigheden is de zomer veelal te kort voor een larvale ontwikkeling in de zee. Daarom hebben soorten daar vaak grote eieren en broedgedrag (Thorson 1959, Yonge

& Thompson 1976). In de tropen geldt het omgekeerde en overheersen planktotrofe larven. Onder de gematigde omstandigheden van de Noordzee komen alle typen voor. Welke dat zijn hangt samen met de gemiddelde habitat, de taxonomische achtergrond en de grootte van een soort: zo kunnen borstelwormen en stekelhuidigen soms levenbarend zijn, krabben en kreeften hebben pelagische larven, maar vlokreeftjes bebroeden hun jongen. Omdat kleine soorten grote en (dus) weinig eieren hebben en relatief vaak broedgedrag vertonen is hun dispersiecapaciteit via larven en juvenielen in het algemeen klein (Chia 1974).

Benthisch vs. pelagisch. Naast voedsel- en ontwikkelingstype is het bij dispersie nog van belang of larven kunnen worden gekarakteriseerd als benthisch (levend aan de bodem) dan wel pelagisch (in de waterfase). Pelagische larven worden per tijdseenheid in het algemeen over een grotere afstand getransporteerd dan benthische. In de inleiding werd onder "Terminologie-verplaatsing" al gewezen op selectief getijdentransport. Zo vertonen larven van de strandkrab een verticale migratie en kunnen ze zo beïnvloeden hoe ze verplaatst worden door getijstroom (Queiroga *et al.* 1997). Larven van de Japanse oester (*Crassostrea gigas*) vertonen een zodanig zwemgedrag dat ze stroomopwaarts verplaatst worden (Crisp 1984). Zelfs over de levenswijze van algemene soorten is nog veel onbekend. Zo stond de Wapenworm (*Scoloplos armiger*) bekend als een soort waarvan de larven zich onmiddellijk kunnen ingraven nadat ze uit hun eicoon komen (Wolff 1973). Plate & Husemann (1991) toonden echter aan dat deze soort zich ook door middel van pelagische larven kan voortplanten

Larvale levensduur en zeestromingen

Larven die een pelagische fase doormaken worden gedurende enige tijd door zeestromingen meegevoerd. Sommige larven kunnen wel een jaar in het plankton verblijven (*teleplanisch*) en zo in beginsel zelfs de Atlantische Oceaan oversteken (Scheltema 1971), maar bij de meeste soorten is deze periode veel korter. In gematigde gebieden bedraagt de ontwikkelingstijd van larven in het plankton meestal zo'n 2 tot 6 weken (Thorson 1961, Scheltema 1986). Crisp (1974) houdt het op 1 tot 3 weken.

Larven met een (extreem) korte levensduur komen voor een groot deel terecht in de omgeving van de ouderdieren. Zolang de ruimte niet limiterend is, is dat op de korte termijn gunstig: de geschiktheid van het lokale biotoop is door de ouderlijke aanwezigheid immers reeds bewezen. Het nadeel van een kort transport komt tot uiting indien de ruimte wel limiterend is en als zich lokaal een dusdanig grote verstoring voordoet dat alle individuen van die soort verdwijnen. De bronpopulatie is dan weg en het is denkbaar dat er tientallen jaren voorbijgaan alvorens een nieuwe populatie zich vestigt.

De verblijftijd van larven in het plankton is van belang om de geografische verspreiding van een soort op een globale schaal te verklaren. In hoeverre speelt dit verschijnsel ook op een regionale schaal (> 100 km)? Hierover worden weinig directe uitspraken in de literatuur gedaan, maar er kunnen wel aanwijzingen worden gevonden. Zo zou de zeeoor (*Haliotis*) langs de Engelse zuidkust ontbreken door de korte levensduur van de

larve (30 uur). Aangenomen wordt dat die tijd te kort is om vanuit Frankrijk het Kanaal over te steken (Peck, pers. meded. in Earl & Farnham 1983).

Watermassa

De Zuidelijke Noordzee staat bekend als goed gemengd, maar dat betekent niet dat larven homogeen verdeeld zijn over dit gebied. De menging houdt in dat er (meestal) geen sprake is van stratificatie, maar voorkomt niet dat er verschillende watermassa's aanwezig zijn. Een bekend voorbeeld is de kusttrivier (§ 1.5.2). Organismen die in een watermassa's getransporteerd worden zullen in het algemeen daartoe beperkt blijven. Tevens kunnen stromende watermassa's een barrière vormen voor dispersie, met name tegen de stroom in, maar ook in een richting die daar loodrecht op staat.

Methoden: problemen en mogelijkheden

Om de mate van verspreiding van larven na te gaan is het wenselijk om de vestiging van de larven te registreren. Dit is echter wel lastig. Bij macrobenthosonderzoek worden veelal bodemonsters gezeefd over 0,5 of 1 mm, een maaswijdte die veel te grof is voor de kleinste stadia van de meeste macrobenthossoorten. De 'zeef-rekruten' die op dergelijke zeven gevonden worden vormen een slechte indicatie voor vestiging. Het aantal zeefrekruten is namelijk niet alleen afhankelijk van vestiging maar ook van de groei en sterfte in de eerste fase direct daarna. De groei is voor de meeste soorten sterk afhankelijk van de temperatuur. Daarom kan het, in het gestratificeerde deel van de Noordzee, waar de bodemtemperatuur in de zomer laag blijft, maanden duren voordat de eerste zeefrekruten worden gevonden. In de gemengde zuidelijke Noordzee en kustwateren is de watertemperatuur hoger en kunnen zeefrekruten al enkele weken na vestiging op de zeef achterblijven (Künitzer 1992).

Vestigingspatronen kunnen een indicatie zijn voor de manier waarop larven zich verspreiden. Bij teleplanische larven zal de vestiging van nieuwe individuen relatief laag zijn maar constant en onafhankelijk van de dichtheid van ouderdieren. Juvenielen kunnen echter ook lokaal algemeen zijn en geclusterd voorkomen. Dit kan duiden op het omgekeerde: larven met een extreem korte levensduur die zich vestigen in de omgeving van het ouderdier. Omdat geclusterde vestigingspatronen ook het gevolg kunnen zijn van habitatheterogeniteit is het optreden van een oudereffect vooral duidelijk in een homogene omgeving. In geïsoleerde gemeenschappen, zoals bij diepwaterbronnen in de oceaan, kan het vestigingspatroon daarmee een aanwijzing vormen voor de larvale levensduur (Grigg 1988). In de Noordzee en kustwateren zijn locaties meestal niet zo geïsoleerd dat uit het vestigingspatroon zonder meer blijkt waar larven vandaan komen.

Op een kleine schaal kunnen uit *tabula rasa* studies (rekolonisatie van 'defaunated areas') ook lessen getrokken worden over de rol die levensstadia spelen in het bereiken van een plek (e.g. Santos & Simon 1980). Nadat een groot deel van de populatie van de Tere dunschaal (*Abra tenuis*) na een koude winter uit de Waddenzee was verdwenen, vertoonde dit schelpdier een sterk geaggregeerd verspreidingspatroon (Dekker & Beukema 1993). Als oorzaak suggereren deze auteurs een oorsprong vanuit enkele overgebleven en geïsoleerde ouderdieren in combinatie met de specifieke

levensstrategie: *A. tenuis* slaat het (pelagische) larvenstadium over en post-larven graven zich onmiddellijk in nadat ze uit het ei komen.

Voor soorten waarbij dispersie over 100 m van een ouderdier al een probleem is mag verwacht worden dat dispersie op een locale of regionale schaal ook beperkend is.

Ruimtelijke patronen op een lokale schaal kunnen ook een aanwijzing vormen voor de aantallen larven die zich vestigen. Zo vonden Gaines en Roughgarden (1985) in Californië een duidelijke gradiënt in vestiging: hoge vestiging offshore en lage vestiging bij de kust. Omdat de groei in beide gebieden even goed was leek het verschil niet aan habitatkwaliteit toe te schrijven. De onderzoekers verklaren het verschil doordat de offshore rotsen als het ware een 'vestigingsschaduw' werpen op de locaties bij de kust. Dit type conclusies is echter moeilijk te beoordelen. Als ze niet gebaseerd zijn op langdurig onderzoek kan er toeval in het spel zijn. De vestigingsschaduw kan bovendien het gevolg zijn van extra sterfte in de waterfase.

Op een regionale schaal vormt de uitbreiding van geïntroduceerde soorten een belangrijke aanwijzing voor het belang van de combinatie van zeestromen en larvale fase (Armories 2001).

Indien populaties genetische verschillen vertonen dan is dat een indicatie voor het optreden van isolatie. Door het ontbreken van uitwisseling treedt *genetic drift* op: een geleidelijke verandering van de genetische constitutie. In een grote populatie verloopt de drift traag. Naarmate de populatie kleiner is zullen toevalsprocessen een belangrijkere rol spelen en verloopt de drift sneller, maar er zijn ook relatief weinig immigranten nodig om deze drift tegen te gaan: uit de populatiegenetica blijkt dat een uitwisseling van ongeveer 15 individuen per generatie hiertoe volstaat.

Er is een toename van het onderzoek te bespeuren waarbij genetische technieken worden gebruikt om uitspraken te doen over verwantschappen van populaties. In de jaren '80 ging het daarbij meestal om isosymtechnieken. De laatste jaren zijn meer verfijnde DNA technieken in zwang zoals *RAPDanalyse* (e.g. Porter *et al.* 2001). Aan de hand van de variatie binnen en tussen populaties kunnen uitspraken gedaan worden over de mate van uitwisseling en daarmee over de beperkingen en mogelijkheden van een soort in relatie tot dispersie.

Juveniele en adulte levensfase

De levenswijze van juveniele en volwassen macrofauna kan ook bijdragen aan de dispersiecapaciteit van een soort. Een extreem voorbeeld vormen inktvissen, waarbij de juveniele en volwassen dieren van de meeste soorten een groot deel van hun leven zwemmend doorbrengen.

Endofauna

Veel in het sediment ingegraven schelpdieren, wormen en andere endofauna kunnen zich weliswaar nog vrij bewegen, maar op een ruimtelijke schaal vanaf honderden meters of kleiner kunnen deze organismen als vastzittend worden beschouwd. Endofaunasoorten zijn voor hun dispersie dus voornamelijk aangewezen op de verspreiding door middel van larven. Wel kan er in een juveniel stadium sprake zijn van actieve migratie, bijvoorbeeld bij bivalven die zich met behulp van een slijmdraadje in de waterfase kunnen laten meevoeren. Een bijzondere wijze van dispersie wordt vertoond bij een aantal soorten polychaeten (borstelwormen) zoals Nereididae (zeeduizendpoten). Hierbij ontwikkelen één of beide geslachten in de voortplantingstijd zg. *epitoke* individuen. Deze begeven zich ten behoeve van de voortplanting in de waterfase. Bij sommige soorten ontwikkelt slechts een deel epitook en laat dit los van de rest van het dier om vervolgens het vrije water in te zwemmen (Hartmann-Schröder 1996). Het verblijf in de waterfase betekent een vorm van dispersie.

Epifauna

Dieren die leven op het sedimentoppervlak (epifauna) kennen meestal een veel grotere bewegingsvrijheid: van langzaam kruipende zeesterren tot snel wandelende krabben. Veel kreeftachtigen kunnen zich over tientallen kilometers verplaatsen en vertonen duidelijke trek. Sommige kreeftachtigen, zoals zwemkrabben, maken daartoe bovendien gebruik van selectief getijdentransport.

Sessiele fauna

Voor vastzittende epifauna is dispersie vrijwel alleen mogelijk tijdens het larvale levensstadium. Er zijn uitzonderingen waarbij dispersie plaatsvindt in een jeugdig of volwassen stadium: losgeslagen organismen kunnen rollend over de bodem op andere locaties arriveren. Soms bereiken organismen een zodanige afmeting dat ze inclusief hun vestigingssubstraat door de stroming worden meegevoerd ('rafting'). Ook komt het voor dat sessiele organismen vastgehecht aan drijvende voorwerpen met zeestromingen getransporteerd worden.

In alle gevallen kan de mens bijdragen aan transport, zoals in ballast water (Carlton 1985). Maar ook andere organismen kunnen van belang zijn: het voorkomen van veel brakwatersoorten in binnendijkse wateren, die veelal goed van elkaar geïsoleerd zijn, laat zien dat zij over grote dispersiemogelijkheden moeten beschikken. In dat verband opperen De Boer & Wolff (1996) de mogelijkheid dat (trek)vogels daarbij een rol spelen.

5.1.4 Keuze voorbeeldsoorten

Evenals bij de andere soorten werd tijdens de definitiestudie gekozen voor een indeling in soortengroepen op basis van milieutype. Er werden zes **soortengroepen** onderscheiden waarbij rekening werd gehouden met de afstand tot de kust (wad/estuariën – kustzone - offshore) en de ondergrond (zand/slib² vs hard substraat). In het stadium van de definitiestudie werd dit:

- Wad/estuariën litoraal
- Wad/estuariën sublitoraal
- Hard substraat litoraal
- Hard substraat sublitoraal
- Noordzee kustzone
- Noordzee offshore

Volgens de in de definitiestudie gemaakte afspraak werd binnen elke soortengroep één voorbeeldsoort gekozen. Gezien de taxonomische en ecologische diversiteit binnen het macrobenthos kon met deze in totaal zes soorten natuurlijk geen representatief beeld van deze groep worden geschetst. Enerzijds was een representatief beeld ook niet mogelijk gezien de beperkte tijd die beschikbaar was voor deze groep. Anderzijds wordt getracht door het geven van voorbeelden in het hoofdstuk algemeen toch nog wat meer informatie over de betreffende soortengroep te geven.

Tabel 5.1 geeft aan welke criteria een rol hebben gespeeld bij de soortkeuze. Een verdere toelichting wordt gegeven bij de betreffende soortengroep en er wordt in voorkomende gevallen gemeld waarom andere soorten niet werden gekozen. Een voorwaarde voor de keuze was uiteraard de beschikbaarheid van informatie. Daarnaast werd rekening gehouden met beleid. Bij mariene organismen is er echter nog niet veel soortspecifiek beleid. Zo bevat de Habitatrichtlijn geen mariene evertetraten (Via Natura #7, feb. 2001) en biedt daarom geen directe aanknopingspunten voor de selectie van soorten. De rode lijst van benthische evertetraten van de Trilaterale Waddenzee (Von Nordheim *et al.* 1996) bevat in het algemeen geen soorten waarover voldoende bekend is om daarmee een andere keuze voor deze studie te rechtvaardigen. Wel is er de Amoebebenadering op basis van soorten (Ten Brink *et al.* 1991). Algemeenheid of juist zeldzaamheid werd ook meegenomen als zijnde van belang in respectievelijk ecologie en beleid. Onder bijzonderheid staat nog een karakteristiek waarmee rekening werd gehouden teneinde een zo divers mogelijk scala aan voorbeeldsoorten te krijgen. *A priori* stond niet goed vast wat het effect van een bepaalde keuze zou zijn in relatie tot de informatie die dat op zou leveren in relatie tot dispersie.

² Indien meer categorieën onderscheiden waren zou in de Noordzee een nadere indeling op basis van zand- en slibgebieden wellicht nuttig zijn geweest omdat dit een afspiegeling vormt van de waterbeweging en daarmee wellicht ook van dispersiepatronen.

Tabel 5.1. Soortkeuze. betekenis +++,++,+: info: veel tot weinig informatie beschikbaar, beleid: belangrijk tot onbelangrijk, alg.: algemeen tot niet algemeen.

Soortengroep	Voorbeeldsoort	info	beleid	alg.	bijzonderheid
wad/estuaries litoraal	Nonnetje <i>Macoma balthica</i>	+++	++	+++	hoge totaalscore
wad/estuaries sublitoraal	Gewone garnaal <i>Crangon crangon</i>	++	+	+++	mobiele soort
hard litoraal	Purperslak <i>Nucella lapillus</i>	++	+++	+	directe ontw.
hard sublitoraal	Zeeanjer <i>Metridium senile</i>	+	++	++	asexuele reproductie
Noordzee kustzone	Halfgeknotte strandschelp <i>Spisula subtruncata</i>	++	++	++	voorkomen in banken
Noordzee offshore	Noordkromp <i>Arctica islandica</i>	++	+++	+	hoge leeftijd

5.2 Wad/estuaries litoraal

5.2.1 Algemeen

Type larven in estuaria

In brakke wateren zullen soorten zijn aangepast om verliezen in de richting van suboptimale saliniteiten tegen te gaan. Wolff (1973) vergeleek het larvale ontwikkelingstype van diersoorten in verschillende wateren. In de Noordzee en de monding van de Zeeuwse Delta was het percentage soorten zonder pelagische larven respectievelijk 30 en 34 %. In het brakke deel van het estuarium was dit percentage met 44% aanmerkelijk hoger. Vooral het hoge aandeel soorten met niet-pelagische larven en een vorm van broedzorg van de eieren was opvallend hoog. Een voorbeeld is de Tere dunschaal (*Abra tenuis*), een tweekleppige die in de Waddenzee uitsluitend hoog in de getijdenzone voorkomt (Dekker & Beukema 1993).

Larvale retentie in estuaria

Naarmate de verblijftijd van het water in een estuarium langer is, is het voor larven makkelijker om export te vermijden. Daarnaast zijn de larvale periode en het zwemgedrag van belang. Roegner (2000) onderzocht een estuarium met een korte verblijftijd (de getijamplitude kwam overeen met de diepte). Er bleek een grote netto export van larven (*Mya arenaria*, *Macoma balthica* en *Mytilus edulis*) te zijn en hij concludeerde dat het estuarium voor de vestiging vooral afhankelijk was van import van ontwikkelde larven. In dit type estuarium werd de variatie in de import van larven waarschijnlijk dan ook vooral bepaald door fysische processen in de kustzone ('meso scale' vlg. Roegner). In de Westerschelde en Eems-Dollard is de ontwikkeling in het estuarium zelf van groter belang.

Migratie na vestiging

Na de eerste vestiging van larven treedt er vervolgens vaak nog een migratie van juvenielen op. Schelpdieren kennen daarna vaak een tweede migratie van juvenielen.

Om verplaatsing van de relatief zware individuen door de waterkolom mogelijk te maken wordt daarbij gebruik gemaakt van een slijmdraadje. Migratie van juvenielen treedt bij veel soorten op: Naast het Nonnetje (5.2.2) ook bij de Kokkel (*Cerastoderma edule*), de Amerikaanse zwaardschede (*Ensis americanus*) en bij het Wadslakje *Hydrobia ulvae* (Armories 1992). Juvenielen van de Strandgaper (*Mya arenaria*) kunnen zich rollend over de bodem verplaatsen door (bed-load transport) (Emerson & Grant 1991), ook voor de Kokkel (*Cerastoderma edule*) is dit bekend (Meixner 1979 in Günther 1992).

Vrouwtjes van de Wadpier (*Arenicola marina*) vertonen broedzorg. Daarna is er een larvale en ook hier een postlarvale migratie (Farke & Berghuis 1979). In het najaar kunnen ook grote aantallen juveniele zeeduizendpoten (*Nereis diversicolor*) en slijkgarnalen (*Corophium* sp.) de hoger gelegen gebieden langs de rand van het estuarium met de ebstroom verlaten (Dankers en Binsbergen 1984).

Een overzicht van deze transportmechanismen voor benthische evertrebraten staat in Günther 1992.

Dispersie - afstand en snelheid

De ontwikkeling van de verspreiding van de polychaete worm *Marenzelleria* cf. *wireni* na de introductie in 1982 in het Forth estuarium en in 1983 in het estuarium van de Eems geeft een goed beeld van de dispersie van een estuarien organisme. Met de stroom mee duurde het 5 jaar voordat de soort vanuit het Forth estuarium in het Humber estuarium zat (350 km). Vanuit de Eems zat de soort twee jaar later in het Elbe estuarium (150 km) en nog vijf jaar later in west Jutland 250 km verderop. Tegen de stroom in ging het transport trager. Pas in 1991 zat *M. cf. wireni* op het Balgzand (150 km) en nog vier jaar later zat de soort 150 km verder in het Deltagebied. Dit komt neer op 50-75 en 20-40 km/jaar respectievelijk met de stroom mee of daar tegenin. Bij de tegenstroomse verspreiding kan de mosselcultuur overigens ook een rol hebben gespeeld (Essink 1999).

5.2.2 Nonnetje (*Macoma balthica*)

Keuze en status soort

Macoma is een van de meest wijdverbreide en algemeenste (en een van de meest stabiele) macrozoöbenthossoorten langs de randen van de Noordzee (Beukema 1993).

Er is zeer veel onderzoek naar dit schelpdier gedaan en er bestaat dan ook veel literatuur over. Er is een ecoprofiel beschikbaar (Steur *et al.* 1996).

Het nonnetje is een Amoebesoot en dient als voedsel voor veel vogelsoorten die in de Vogelrichtlijn staan.

Het Nonnetje neemt een belangrijke plaats in de voedselketen in. Op droogvallende platen wordt deze soort gegeten door steltlopers, zoals de Kanoetstrandloper. Tijdens hoogwater vormen ze een prooi voor krabben en garnalen. Platvissen prederen op de sifonuiteinden van het nonnetje.

Andere belangrijke soorten in de soortengroep wad/ estuarien litoraal zijn de Kokkel (*Cerastoderma edule*), Mossel (*Mytilus edulis*) en de Wadpier (*Arenicola marina*). Over

de Wadpier bestaat veel minder informatie dan over het Nonnetje. De schelpdieren Kokkel en Mossel zijn van groot belang voor de visserij en als zodanig voor het schelpdierenbeleid. De Kokkel vertoont extreem sterke schommelingen in jaarklassen waardoor zij een minder geschikt studieobject is. Natuurlijke mosselbanken ontbreken in de getijdenzone van de Waddenzee al jaren en het effect van de mosselcultures betekent mogelijk een verstoring van de natuurlijke dispersie.

Belang larvale fase

De ontwikkeling van leeftijdsklassen bij *Macoma balthica* in het intergetijdengebied in de westelijke Waddenzee is gedurende bijna dertig jaar bestudeerd. Hieruit blijkt dat post-recruitment processen van belang zijn voor de temporele en ruimtelijke variatie in dichtheid (Van der Meer *et al.* 2001). Gedoeld wordt op processen zoals dichtheidsafhankelijke groei en overleving door voedselgebrek, competitie en predatie, die zich afspelen na de eerste bemonstering van een jaarklasse. Van belang is echter dat de variatie in dichtheid in een nog veel sterkere mate blijkt te worden bepaald door de jaarlijkse variatie in recruitment. Dat betekent overigens niet dat het belang van pre-recruitment geheel overeen komt met het belang van de larvale aanvoer. De pre-recruitmentfase vormt namelijk de combinatie van het larvale stadium en de periode na de eerste en tweede vestiging.

Geografische verspreiding

Macoma balthica kent een Arctisch-boreale verspreiding. Zij komt via de noordkust van Azië voor tot in de noord Pacific. Tussen *Macoma* langs de oost en west Atlantische kust bestaat zoveel verschil dat het waarschijnlijk gaat om verschillende zij het nauwverwante soorten (Beukema & Meehan 1985, Meehan & Carlton 1988). Dat betekent dat de transatlantische stromen blijkbaar een barrière vormen voor een goede uitwisseling.

In Nederland komt het Nonnetje algemeen voor in de getijdenwateren van het Deltagebied, de Waddenzee en de kustzone. In het getijloze Verse Meer en het Grevelingenmeer is de soort minder algemeen. Ook op een lokale schaal zijn er aanwijzingen voor genetische differentiatie: uit onderzoek van Luttkhuizen (NIOZ, in prep.) blijkt dat het morfologische verschil in de schelp tussen de *Macoma* populatie in de Waddenzee en de Noordzee een genetische basis heeft.

Habitatvereisten

Het Nonnetje is typisch voor het intergetijdengebied en de ondiepe kustzone (tot 25 m diepte). De soort heeft een voorkeur voor fijne sedimenten. In estuaria dringt de soort door tot een zoutgehalte van 2,7 ‰.

Levensstrategie

Op basis van de mortaliteit (weliswaar 99.9% in het eerste jaar maar slechts 50% per jaar bij de oudere dieren) en voortplanting (zie onder) houdt *Macoma* het midden tussen een r- en een K-strateeg.

Leeftijd

Macoma wordt meestal niet ouder dan 5-6 jaar.

Voortplantingsstrategie

Bij een maximale grootte en conditie (body mass index) kan *Macoma* tot een derde van haar lichaamsgewicht (exclusief schelp) in de voortplanting (gametenproductie) stoppen. Het aantal eieren per individu kan oplopen tot 100.000 (Beukema *et al.* 2001). Overigens zijn deze eieren relatief groot en energierijk in vergelijking met die van de Kokkel en de Mossel. Ter vergelijking, het maximum aantal eieren van deze twee soorten bedraagt respectievelijk 50.000 en 12 miljoen (Verwey 1983). Een groot deel van de eieren gaat verloren: op de 1000 tot 10.000 eieren weet slechts één zich tot een *Macoma* rekrut te ontwikkelen (Beukema *et al.* 1997).

Larvale dispersie en vestiging

De larven verblijven twee tot vijf weken in het plankton en worden daarbij meegevoerd met de stroom. In de Waddenzee vestigt *Macoma* zich vervolgens in de dieper gelegen delen van de getijdenzone op plaatsten met fijn sediment en lage stroomsnelheid. Dit gegeven moet bezien worden in het licht van de heersende hydrodynamiek. In de Westerschelde is het lage intergetijdengebied waarschijnlijk te dynamisch om vestiging mogelijk te maken (Bouma *et al.* 2001). Door passieve resuspensie belanden rekruten in dit gebied daardoor hoger in de getijdenzone. De lage dichtheid van *Macoma* in stagnante wateren zoals het Grevelingenmeer zou wel eens verband kunnen houden met het tegenovergestelde van dynamiek: het ontbreken van een medium waarmee larven naar potentiële habitatplekken worden gevoerd.

Postlarvale dispersie

Tot tweemaal toe na vestiging vindt een migratie plaats: Onmiddellijk na de eerste vestiging in het late voorjaar op het lage wad vindt een herverdeling plaats door een kustwaarts transport van 'post-larven' (Günther 1991).

Op de meer geëxponeerde gedeelten met relatief grof zand verschijnt *Macoma* pas aan het eind van de eerste winter. Deze individuen worden aangevoerd door getijdenstromen over een afstand van 5 a 10 km van januari tot en met april. De aantallen van locale *Macoma* populaties in de westelijke Waddenzee worden grotendeels bepaald door deze secundaire broedval. Het transport vindt plaats doordat de juvenielen (lengte 2-8 mm) een slijmdraad maken waarmee de ebstroom ze makkelijk kan vervoeren (Beukema en de Vlas 1989). Op deze manier komen ze ook in de Noordzee terecht.

Toepassing

Het Nonnetje kent een duidelijk migratiepatroon. Bij natuurontwikkeling kan daarmee rekening worden gehouden. Gezien het algemene voorkomen van de soort, zowel in estuaria als in de kustzone, zal de aanvoer van (post)larven op zich niet snel beperkend zijn. Van groter belang voor de vestiging van deze soort is dat het transportmedium (waterbeweging) aan de juiste voorwaarden voldoet. In stagnant water, maar ook bij een te grote hydrodynamiek komt *Macoma* niet goed tot ontwikkeling.

5.3 Wad/estuariaen sublitoraal

5.3.1 Algemeen

Type larven/larvale retentie in estuaria

In het brakke deel van een estuarium is er een transport van water aan het oppervlak richting zee maar aan de bodem staat er een tegengestelde reststroom. Teneinde zich in het brakke deel te handhaven moeten soorten dus aangepast zijn om transport naar respectievelijk zee of zoet water te vermijden. Bovendien zijn veel larven gevoeliger voor zoutfluctuaties dan de volwassen vorm (diverse auteurs in Wahl 1985). In § 5.2.1 werd al gewezen op het lage percentage soorten met pelagische larven.

Gedrag larven

Het gedrag van larven kan ook bepalend zijn voor de verspreiding. De polychaete worm *Pygospio elegans* is weliswaar zeer tolerant voor lage saliniteit, maar omdat de larven richting het licht zwemmen (positief fototroop) concentreren ze zich in de bovenste waterlaag en blijft de soort in het brakke gebied schaars. De Zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*) daarentegen heeft grote semi-pelagische larven die door hun gewicht bij de bodem blijven. De verspreiding van deze soort tot in vrijwel zoet water, duidt dan ook op een rivierwaarts transport zover de stroom aan de bodem dat mogelijk maakt (Wolff 1973).

Belang aantallen larven aan de hand van Mosselbanken

Volgens Boddeke (1978) veroorzaakte de sterke toename van de mosselcultuur in de westelijke Waddenzee in de jaren '50 een rijkere broedval in de omgeving en de ontwikkeling van wilde mosselbanken. Zeker omdat er de laatste jaren nauwelijks natuurlijke mosselbanken in de Waddenzee te vinden zijn, zouden de sublitorale mosselpercelen in de westelijke Waddenzee dus wel eens een relatief belangrijke bron van larven kunnen vormen. In combinatie met het stromingspatroon zou de positie van de percelen daarmee bepalend kunnen zijn voor de plaats waar veel larven terechtkomen. Dat er binnen een jaar soms duidelijke verschillen zijn in de mate van broedval van de mossel in verschillende delen van de Waddenzee, bijvoorbeeld tussen Ameland en Rottum, kan mogelijk worden teruggevoerd op variatie in het transport van het merendeel der larven die uit de westelijke Waddenzee afkomstig zijn (de Vlas mond. meded.). Verschillen in vestigingspatronen - afhankelijk van de positie van de ouderpopulatie - zouden in dat geval tot uiting komen op een schaal van enkele tientallen kilometers.

5.3.2 Gewone garnaal (*Crangon crangon*)

Keuze en status soort

In vergelijking met de andere gekozen soorten is er over de ecologie van de Garnaal relatief weinig bekend, zeker gezien het commerciële belang van deze soort (zie onder). Dit komt omdat de soort in benthosmonsters meestal in te lage dichtheden voorkomt, terwijl in vistrekken de maaswijdte vaak te groot is voor het vangen van garnalen. Dat

betekent dat de garnaal eigenlijk alleen representatief bemonsterd wordt indien daarvoor speciale fijnmazige netten worden ingezet. Er is een ecoprofiel beschikbaar (Boddeke 1989).

De garnaal is zowel commercieel als ecologisch een belangrijke soort. Enerzijds dient de garnaal als belangrijk voedsel voor veel vissoorten. Anderzijds is zij ook weer een belangrijke predator op schelpdieren en jonge platvis.

De garnaal is een Amoebesoort.

Daarnaast werd de garnaal als voorbeeldsoort gekozen om ook iets te weten te komen over de dispersie bij een mobiele soort.

Geografische verspreiding

Van zuid Noorwegen tot Marokko, ook in het westelijk deel van de Oostzee, de Middellandse Zee en de Zwarte Zee. Langs de Amerikaanse oostkust leeft *Crangon septemspinosa*, maar het onderscheid met *C. crangon* is onduidelijk.

Van Denemarken tot België is de soort bijzonder algemeen in de kustzone. In Nederland ook in de Waddenzee en de Zeeuwse Delta. Er worden commercieel interessante dichtheden bereikt, omdat estuaria fungeren als kraamkamer en omdat nutriënten worden aangevoerd die een hoge productie mogelijk maken (Boddeke 1978).

In het Nederlandse deel van de Noordzee blijft de garnaal strikt beperkt tot de kustzone. Voor de Hollandse kust tot ongeveer 25 km uit de kust. Toen het kustwater zich begin jaren '70 door menselijke activiteiten wat verder uit de Zuid-Hollandse kust bevond begaf ook de garnaal zich wat verder uit de kust (Boddeke 1978). De hoogste dichtheden bevinden zich echter vlak onder de kust. Daan *et al.* (1997) vonden ter hoogte van Scheveningen een duidelijke zeewaartse afname in de dichtheid van de garnaal tussen 5 en 15 km uit de kust. Ten noorden van de Waddeneilanden blijft de garnaal beperkt tot hooguit 15 km uit de kust. Maar ook de watertemperatuur speelt een rol. Onder invloed van een strenge winter kan de hoofdmacht van de garnalen zich tot op 100 km van de kust begeven, in zachte winters op slechts 10 km.

Habitatvereisten

De Gewone garnaal is een soort van zand en slibbodems, alwaar zij zich kan ingraven. De soort is niet erg kieskeurig qua voedsel (opportunist). De soort heeft een hoge tolerantie voor lage saliniteit. Met name juvenielen dringen in estuaria door tot 5-11 ‰. Veel van dergelijke kraamkamers, waar de garnaal in betrekkelijke veiligheid kan opgroeien, zijn verloren gegaan (o.a. Lauwersmeer, Zuiderzee, Haringvliet, Grevelingen, Veerse Gat).

Levensstrategie

De Garnaal is weinig kieskeurig, zowel qua voedsel als qua vestigingsgebied. Ook komt de soort in hoge dichtheden voor in het zwaar vervuilde deel van de Westerschelde bij de Belgische grens. Deze eigenschappen wijzen op een opportunistische strategie. De hoge rekrutering (zie voortplanting), het relatief lage aantal eieren per vrouwtje en de in potentie hoge leeftijd van drie jaar wijzen echter op het tegendeel. Geconcludeerd moet worden dat een r-K karakterisering niet goed opgaat voor de Garnaal, en dat zij eigenschappen van beide strategieën in zich verenigt.

Voortplanting

In de zomer draagt de Gewone garnaal gedurende vier weken eieren met zich mee en in de winter tot 13 weken. De garnaal produceert zomer- ($\varnothing$ 0,37 mm) en wintereieren ($\varnothing$ 0,43 mm). Vervolgens worden de eieren afgezet en begeven de larven zich in de waterfase. Gedurende het hele jaar worden er larven geproduceerd en er is een minimum in de larvenproductie in de periode oktober-december. De larven uit wintereieren zijn 2,44 mm lang, die uit zomereieren 2.14 mm.

De rekrutering is hoog: in de zomermaanden leveren 300-700 eieren in vier maanden één consumptiegarnaal (>52 mm) op.

Larvale dispersie

Afhankelijk van de aanwezigheid van een geschikt opgroeigebied kunnen garnaallarven soms over tientallen kilometers getransporteerd worden alvorens een geschikt opgroeigebied te vinden (Boddeke 1988). Het verschil in lengte tussen zomer en winterlarven komt overeen met het verschil in viscositeit van het zeewater in de betreffende periode, zodat het zweefvermogen van beide vormen vergelijkbaar is.

Vestiging

Garnalen groeien op tot een lengte van 5 tot 7 mm alvorens de bodem op te zoeken. Omdat het in de winter langer zal duren voordat deze lengte wordt bereikt, zou verwacht mogen worden dat de dispersie in de winter groter is.

Postlarvale dispersie

De kleinste stadia groeien op vlak langs de laagwaterlijn: op een diepte van slechts 0,5 m bij laagwater. Naarmate de dieren groter worden begeven ze zich in dieper water.

Omdat garnalen zich voor de Hollandse kust direct ter plekke vestigen is hier sprake van een snelle dispersie. Voor de Waddeneilanden en Zeeuwse stromen beperkt de dispersie zich meer tot de geulen binnengaats, voordat de herfst/wintertrek naar zee begint. In het voorjaar vindt weer een trek van zee naar de kust plaats.

Overigens heeft *C. crangon* het sinds 1953 zeker 15 jaar uitgehouden in de Schelphoekkreek, een afgesloten polyhalien water (Heerebout 1974), dus alhoewel migratie in zee een belangrijke rol lijkt te spelen is dit geen absolute voorwaarde voor het voltooien van de levenscyclus.

Toepassing

De Gewone garnaal vertoont in het algemeen een duidelijk migratiepatroon. Bij natuurontwikkeling kan daarmee rekening worden gehouden. Gezien het algemene voorkomen van de soort, zowel in estuaria als in de kustzone, zal de aanvoer van larven op zich niet snel beperkend zijn. Het gedrag van deze garnaal is erop gericht dat de soort gebonden blijft aan de (voedselrijke) kust. Bij migratie speelt variatie in het zoutgehalte waarschijnlijk een belangrijke rol. Omdat bij een eiland in de Noordzee dergelijke gradiënten ontbreken, is het maar zeer de vraag of deze - voor het ecosysteem zo belangrijke soort - in enige aantallen van betekenis bij zo'n eiland zal verschijnen.

5.4 Hard substraat litoraal

5.4.1 Algemeen

Harde substraten, zeker in Nederland zijn vaak geïsoleerde elementen in het milieu. Dijken en veenbanken in het Deltagebied en in de Waddenzee kunnen worden beschouwd als lijnvormige elementen en scheepswrakken zijn op een ruimtelijke schaal van de Noordzee puntvormig. Op een geologische tijdschaal hebben deze structuren bovendien een tijdelijk karakter. Dit betekent dat de organismen die hier kunnen groeien over speciale mechanismen moeten beschikken om deze elementen te bereiken. Eenmaal gevestigd zullen ze moeten zien te voorkomen dat hun reproductieve output verloren gaat in het overige deel van de Noordzee en kustwateren waar de bodem bestaat uit een zandige en slibrijke bodem.

Levenstrategie

Dat harde substraten in het algemeen zeldzamer zijn dan zandige is niet alleen voor de Nederlandse situatie van toepassing. In dit verband merkt Obrebski (1979) op dat larvale dispersie bij hardsubstraatsoorten juist relatief belangrijk blijkt te zijn: de meeste soorten op het (zeldzame) hard substraat hebben planktonische larven, terwijl bij soorten van het meer algemene zachte substraat de larvale fase relatief vaak verloren is gegaan.

Een bekende en algemene soort van het harde substraat in het litoraal is de Alikruik (*Littorina littorea*). Deze slak is een voorbeeld van een soort die zich weet te handhaven door de productie van een groot aantal eieren, ongeveer 100.000 eieren per vrouwtje per jaar. De concentratie eieren in het plankton kan daardoor oplopen tot wel zes per liter (Matthiesen *et al.* 1995).

Eenmaal gevestigd kan de uitbreiding van een soort soms ook zonder larven geschieden. De Groene golfbrekeranemoon (*Diadumene luciae*) is te vinden boven in de getijdenzone tussen basaltblokken. De soort vestigt zich maar zelden, maar zodra populaties aanwezig zijn, weten ze zich snel te verspreiden door deling (Shick & Lamb 1977). De Paardeanemoon (*Actinia equina*) komt wat lager in de getijdenzone voor. Deze zeeanemoon is levendbarend en de jonge anemonen ontstaan vaak parthenogenetisch (Gashout & Ormond 1979). Beide soorten vertonen dus een vorm van asexuele voortplanting met een zeer geringe dispersie. Wellicht is een dergelijke voortplantingsstrategie de enige die haalbaar is bij soorten met een erg beperkte habitatrange.

Dispersie

Evenals bij het macrobenthos van zacht substraat zijn er indicaties dat dispersie op kan treden over een afstand van tientallen kilometers. Bij *Polydora ciliata*, een borende polychaete worm uit het intergetijdengebied, is een geografisch geïsoleerde populatie bekend die voor zijn voortbestaan afhankelijk is van een populatie die 70 km 'stroomafwaarts' leeft (Lagadeuc & Brylinski 1987).

Veel soorten van het harde substraat zijn een handje geholpen door de mens. In de loop der tijd zijn er zowel met maricultuurmateriaal als door middel van ballastwater vele

organismen in de Nederlandse kustwateren terechtgekomen (Reise *et al.* 1999, Wolff 1999, Nehring in press). Een voorbeeld is de Japanse oester (*Crassostrea gigas*).

5.4.2 Purperslak (*Nucella lapillus*)

Keuze en status soort

De soort is typisch voor de getijdenzone. Er zijn ecoprofielen beschikbaar (Waardenburg 1988 en Van Moorsel 1996).

Deze slak staat met verwante soorten erg in de belangstelling omdat de voortplanting wordt aangetast door kleine concentraties TBT (tributyltin), een verbinding die onder andere wordt toegepast in anti-fouling middelen.

Mede hierdoor is de Purperslak in Nederland tegenwoordig een zeldzame soort. Het beleid heeft de Purperslak dan ook opgepakt als Amoebesoort.

Geografische verspreiding

De Purperslak komt voor langs de oost- en westkust noord Atlantische Oceaan. In Europa van Portugal tot Rusland en in de Noordzee op de rotskusten van Engeland, Schotland en Noorwegen en van Denemarken tot België op kustmatige harde substraten. In de (internationale) Waddenzee alleen op de zuidpunt van Texel. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in het Deltagebied. Bij de Westkapelse zeedijk zat in 2001 een populatie van vele duizenden individuen (pers. obs.).

Habitatvereisten

Op hard substraat onder in de getijdenzone. Prefereert een saliniteit van tenminste 20-28‰.

Levensstrategie

Op basis van hoge leeftijd en voortplanting (klein aantal nakomelingen) kan de Purperslak beschouwd worden als K-strateeg.

Leeftijd en groei

Na 2,5 jaar volwassen, leeftijd 6 tot >10 jaar.

Voortplanting

De Purperslak zet tot 300 eikapsels af. Uit elk kapsel komen na ongeveer 4 maanden 10 tot 30 volledig ontwikkelde slakjes.

Dispersie

Door de directe ontwikkeling zonder planktonfase is de dispersie in het algemeen bijzonder klein. Dit bevordert het ontstaan van genetische verschillen.

Een nieuwe populatie zou zich kunnen vestigen indien er een eikapsel loslaat, met de stroom wordt meegevoerd en vervolgens op een lege habitatplek aanspoelt.

Zowel juveniele als adulte exemplaren kunnen samen met substraat migreren, bijvoorbeeld op Riemwier (*Hymanthalia elongata*) hetgeen zo nu en dan in grote

hoeveelheden in Nederland aanspoelt. Dit wier groeit alleen in het westelijk deel van het Kanaal, zo'n 500 km van Nederland verwijderd (Wolff 1998).

Een bijzondere vorm van antropogene verspreiding wordt gerapporteerd door Bloklander (1943). Hij vond een levende Purperslak op een drijvende mand. Ook transport met maricultuurmateriaal valt niet uit te sluiten.

Toepassing

De Purperslak is een goed voorbeeld van een soort die niet snel op nieuwe habitatplekken zal verschijnen vanwege zijn beperkte dispersiecapaciteit. Tegelijkertijd biedt deze beperkte dispersie wel goede mogelijkheden voor het ontstaan van een nieuwe populatie indien de soort eenmaal aanwezig is. Indien gewenst kan de mens een handje helpen om het transport naar nieuwe locaties te bespoedigen. Een voorbeeld waar zoiets toepasbaar is, is in de getijdenzone van het harde substraat op een (vliegveldeiland in zee.

5.5 Hard substraat sublitoraal

5.5.1 Algemeen

Qua aanpassingen van soorten aan het geïsoleerde voorkomen van harde substraten in de Noordzee geldt hetgeen in § 5.4.1 reeds werd gesteld. Niet alleen de door de mens geïntroduceerde scheepswrakken hebben een geïsoleerd karakter, dit geldt eveneens voor natuurlijke afzettingen van grind zoals de Klaverbank en een gebied als de Texelse stenen. Ook voor potentiële infrastructurele projecten op de Noordzee, zoals windturbineparken en een vliegveldeiland in zee, is de bereikbaarheid van speciaal belang.

Aantallen larven – de Platte oester

In de inleiding werd al genoemd dat bereikbaarheid van een habitatplek niet alleen afhangt van de dispersiecapaciteit, maar ook van de grootte van de ouderpopulatie en het reproductieve succes daarvan. Aan de hand van oesters ontstaat een goed beeld van de enorme aantallen eieren die soms worden geproduceerd om het voortbestaan te optimaliseren. De Platte oester (*Ostrea edulis*) produceert weliswaar tot 1 miljoen eieren per ouder, maar omdat deze soort een interne bevruchting kent en broedgedrag van dooierrijke eieren is dit aantal zelfs nog laag in vergelijking met ander soorten oesters die wel 100 miljoen eieren per ouder produceren (Yonge & Thompson 1976). Vervolgens is de sterfte bijzonder groot. In de planktonfase sterft 10% van de larven per getijdencyclus, de kans op het vinden van een geschikt substraat is klein en ook direct na de vestiging is de mortaliteit hoog. In de Oosterschelde, een zeer geschikt gebied voor oesters (zeker indien de mens collecteurs plaatst), schatte Korringa voor een normaal jaar dat slechts 1 op de 40.000 larven als juveniel het najaar haalt. Geïsoleerde oesters hebben bovendien een kleine overlevingskans. Pas indien meerdere oesters zich in dusdanige aantallen vestigen dat ze op en bij elkaar terechtkomen kan het begin van een oesterbank ontstaan waarvan de stabiliteit en vestigingsmogelijkheden dusdanig zijn dat vooruitzichten wat gunstiger worden. Korringa (1946) benadrukte al dat de

aanwezigheid van voldoende larven een voorwaarde is voor de vorming van oesterbanken.

Dispersie - genetische verschillen

Genetische diversiteit, die ontstaat door isolatie, biedt een goede indruk van de ruimtelijke schaal waarop dispersie zich afspeelt. Diverse studies in lagunes en estuaria wijzen op het bestaan van genetische verschillen tussen populaties van soorten op kleine schaal. Bij *Botryllus schlosseri*, een kolonievormende zakpijp die ook in Nederlandse estuaria voorkomt, werden al genetische verschillen ontdekt over een afstand van 8-21 m (Yund & Neil 2000). De zeevinger (*Alcyonidium*), een mosdiertje, kon op de ruimtelijke schaal van een lagune al een eigen populatie ontwikkelen (Porter *et al.* 2001). Goldson *et al.* (2001) vergeleken twee andere soorten mosdiertjes met verschillende typen larven. Bij *Cellepore hyalina*, een soort met lecithotrofe larven, trad al genetische differentiatie op een schaal van 10 m op. De Harige vliescelpoliep (*Electra pilosa*), een soort met langlevende planktotrofe larven, had een genetische differentiatie op een veel grotere schaal (tientallen kilometers). Deze duidde op dispersie met stromingen in het kustwater en een beperking van de uitwisseling door fronten.

Postlarvale dispersie

Er zijn ook vormen van dispersie in het volwassen stadium. In de Oosterschelde kunnen losliggende Japanse oesters (*Crassostrea gigas*) zich verspreiden, doordat ze begroeid raken met het exotische bruinwier Wakame (*Undaria pinnatifida*) dat vervolgens zó groot wordt dat het met oester en al wegdrijft (pers. obs.)³. Deze vorm van dispersie, van normaal gesproken vastzittende organismen, staat bekend onder haar Engelse benaming: rafting.

5.5.2 Zeeanjelier (*Metridium senile*)

Keuze en status soort

De keuze van deze Zeeanjelier is gebaseerd op de volgende overweging:

Er is een ecoprofiel van (Steur & Seys 1989). Op hard substraat, met name in de Noordzee, vormt de Zeeanjelier vaak de meest dominante soort. Scheepswrakken en poten van boorplatforms zijn vaak voor een groot deel door deze zeeanemoon bedekt. Ook in Groot Brittannië is *M. senile* een van de meest algemene en wijdverbreide zeeanemoonsoorten.

Ecofenotypen en genetische diversiteit

Rond Groot Brittannië worden bij de Zeeanjelier twee variëteiten onderscheiden: een grote (> 15 cm) vorm *Metridium senile dianthus* en een kleine (< 2 cm) *M. senile pallidus*. De eerste komt vooral voor van ondiep water tot 100 m diepte, de laatste is meer typerend voor de getijdenzone en op plaatsen met variatie in saliniteit. In Nederland komt *M. senile dianthus* vooral voor op scheepswrakken en andere plaatsten

³ De Oesterdief (*Colpomenia peregrina*) - een ander wier - dankt haar soortnaam aan dit verschijnsel.

met een flinke stroming, zoals op de kop van strekdammen. *M. senile pallidus* is algemeen in het Grevelingenmeer. Op dezelfde locaties verschillen deze variëteiten genetisch niet van elkaar en moeten worden gezien als ecofenotypen: vormen die worden bepaald door de habitatcondities (Bucklin 1985); door een betere voedselbeschikbaarheid en een andere hydrodynamische omstandigheden groeit de *dianthus* vorm verder uit dan *pallidus*. Kleine zeeanjelieren die getransplanteerd werden naar een plaats met betere omstandigheden bereikten binnen een half jaar (5,5 mnd) een grootteverdeling die vergelijkbaar was met grote, van nature aanwezige zeeanemonen.

Het genetische verschil tussen populaties wordt dan ook sterker bepaald door de mate van geografische scheiding dan door habitat of vorm. Genetische variatie kan het beste verklaard worden door geografische variatie en *genetic drift*, in combinatie met kolonisatie van habitats door weinig individuen die vervolgens asexueel uitgroeien.

De genetische samenstelling van populaties aan beide zijden van de Atlantische oceaan duiden op een zeer beperkte uitwisseling (*gene-flow*) (Bucklin 1985).

Geografische verspreiding

Circumpolair, in de Atlantische Oceaan: van de Golf van Biskaje tot Noorwegen en IJsland, Noord Amerika, Kanaal, Noordzee en Oostzee.

Nederland: Noordzee, Waddenzee, Oosterschelde, Grevelingenmeer, westelijk deel Westerschelde.

Habitatvereisten

Harde ondergrond (stenen, rotsen, scheepswrakken e.d.). De soort verlangt (enige) stroming voor het vergaren van voedsel in de vorm van plankton door middel van vele fijne tentakels. Zoutgehalte minstens 22‰. Diepte: van de laagwaterlijn tot minstens 100 m (Manuel 1981).

Levensstrategie

Metridium senile is een K-soort. De soort stopt veel energie in handhaving van het genotype als zij eenmaal gevestigd is. Dit blijkt uit de grote afmeting die bereikt kan worden (in uitstaande toestand tot 30 cm hoog, basis diameter minstens 15 cm, Manuel 1981) en uit de mogelijkheid tot overleving na fragmentatie (pedale laceratie - zie onder voortplanting). Hierdoor kan de soort zich uitbreiden ook al is de dispersie klein.

Geslachtelijke voortplanting

Zeeanjelieren zijn van gescheiden geslacht. De dieren zijn geslachtsrijp vanaf een diameter van enkele cm's. In Californië wordt gepaaid in augustus-september, maar er zijn aanwijzingen dat dit in de Atlantische oceaan in juni plaatsvindt (Bucklin 1982). Bij Flensburg in de Oostzee lijkt seksuele voortplanting volledig te ontbreken (Wahl 1985). De reproductieve output stijgt naarmate de grootte van een anemoon toeneemt (Bucklin 1987). Indien de omstandigheden het toelaten is het voor het produceren van een maximale hoeveelheid larven voor een individu dus gunstig om zo groot mogelijk te worden.

Ongeslachtelijke voortplanting

Pedale laceratie: na verplaatsing of beschadiging van de zeeanemoon blijven delen van de voet over die uitgroeien tot nieuwe zeeanemonen. Zo kunnen plaatselijk klonen (herkenbaar aan dezelfde kleur) ontstaan van in eerste instantie kleine zeeanemonen. De regeneratie vanuit een fragment kan in drie weken plaatsvinden. De reproductieve output van deze individuen is in het begin weliswaar klein, maar de totale output van de hele kloon (met hetzelfde genotype) kan op termijn groter zijn dan van een individu zonder ongeslachtelijke voortplanting.

Dispersie

De Zeeanjelier kent vier verschillende manieren van verplaatsing.

Het belang van de verspreiding en vestiging door larven is slecht bekend. Bucklin (1987) vond de grootste toename van juvenielen in juli en augustus, dus vóórdat het paaien plaatsvond. Het probleem bij deze soort is dat nieuwe individuen ook ontstaan door pedale laceratie (zie boven). Daardoor kunnen allerlei versturende factoren, zoals predatie en uitdroging, ook tot nieuwe exemplaren leiden.

Wahl (1985) vermeldt ook het loslaten van Zeeanjelieren (als reactie op predatie of zuurstofloosheid) en het vervolgens meevoeren met de stroom naar een nieuwe omgeving. Dit verschijnsel werd ook waargenomen bij de kunstmatige riffen die in 1992 bij Noordwijk werden geplaatst: binnen één en twee maanden na plaatsing van de riffen werden al zulke grote Zeeanjelieren aangetroffen (diameter respectievelijk 25 en 50 mm) dat deze rollend over de zeebodem gearriveerd moeten zijn (Van Moorsel 1993a).

Het transport via drijvende voorwerpen lijkt kwantitatief onbelangrijk, maar kan toch een rol spelen bij de eerste introductie van populaties (Wahl 1985).

Op een kleine ruimtelijke schaal speelt tenslotte nog het volgende verschijnsel: hoewel *M. senile* als zeeanemoon normaal gesproken vastzit aan het substraat is zij *hemi-sessiel* (Wahl 1985), omdat zij ook tot een beperkte kruipende voortbeweging in staat is (netto: 5-8 cm week⁻¹). Na pedale laceratie kunnen de jonge anemonen zich na twee tot drie weken ook al verplaatsen (Wahl 1985).

Toepassing

Gezien de snelle verschijning en het algemene voorkomen op allerlei objecten in de Noordzee lijkt dispersie bij de Zeeanjelier geen beperkende factor te zijn.

5.6 Noordzee kustzone

5.6.1 Algemeen

De kustzone van de Noordzee kent relatief veel verstoring. Door stormen, koude winters en zuurstofloosheid in warme zomers (Von Westernhagen & Dethlefsen 1983) kan lokaal sterfte optreden, maar overleven soorten op het niveau van de metapopulatie.

Naarmate de schaal van de verstoring groter is, is mobiliteit steeds belangrijker als bijdrage aan herstel.

Tweekleppigen vertegenwoordigen in de kustzone een belangrijk deel van het macrobenthos, zeker in termen van biomassa. Zij vertonen een aanzienlijke ruimtelijke variatie. Lokale concentraties worden aangeduid als banken. Er is ook een grote temporele variatie. In dit verband spreekt Oosterbaan (1991) van “de grote vijf”: verschillende soorten van de geslachten *Abra*, *Cerastoderma*, *Ensis*, *Mactra* en *Spisula* die jarenlang dominant kunnen zijn in de kustzone, maar dan ook weer jaren vrijwel kunnen ontbreken. Dit betekent dat het voor de lange termijn (>10 jaar) onmogelijk is om ontwikkelingen te voorspellen.

Levensstrategie

De kustzone van de Noordzee wordt gekenmerkt door grote zandverplaatsingen. Dit betekent dat alleen soorten overleven die daaraan zijn aangepast, door zich snel in- of uit te graven (K-strategen). Een andere strategie is na een verstoring een snelle kolonisatie (r-strategen) uit te voeren.

Dispersie – larven en juvenielen

De in het algemeen weinig gedifferentieerde samenstelling van de benthische fauna in de kustzone van de continentale Noordzee (Holtmann *et al.* 1996) wordt wel verklaard vanuit de vergelijkbare milieuomstandigheden die daar heersen. Armories (2001) suggereert echter dat er ook sprake zou kunnen zijn van één grote benthische gemeenschap waarbij soorten in het algemeen planktonische larven hebben met een ‘wide range of dispersal’ (*i.e.* minstens ~250 km). Beide verklaringen sluiten elkaar overigens niet uit.

Armories (2001) vergelijkt genoemde orde van grootte voor dispersie met de getijdenstromingen in de kustzone van de Noordzee en concludeert dat een larvale dispersie over tientallen kilometers per week niet ongewoon zou kunnen zijn.

De dispersie van een soort in de kustzone van de zuidelijke Noordzee wordt fraai geïllustreerd door de uitbreiding van de Amerikaanse zwaardschede (*Ensis americanus*), een soort die eind jaren '70 van de vorige eeuw werd geïntroduceerd. In noordelijke richting, met de stroom mee, breidde de soort zich 100-125 km per jaar uit. Naar het westen, tegen de reststroom in, bedroeg de uitbreiding 60-75 km per jaar (Armories 2001). De larven van deze soort bevinden zich 10-29 dagen in het plankton, daarna kunnen exemplaren met een schelpenlengte tot 55 mm zich nog verplaatsen door *byssus-drifting*. Veel tweekleppigen zijn overigens in staat tot deze secundaire dispersiemogelijkheid.

Dat veel soorten alleen bij de kust hoge dichtheden bereiken hoeft niet (alleen) het directe gevolg te zijn van een habitatvoorkeur, bijvoorbeeld een geringe diepte. Het zou ook verband kunnen houden met de verspreiding van larven die in de kusttrivier ‘gevangen’ blijven. Zeker benthische larven zullen door de stroming aan de bodem (§ 1.5.2) in de richting de kust getransporteerd worden.

In de kustzone boven de Waddeneilanden is er bij een aantal soorten schelpdieren boven de eilanden een hogere dichtheid dan voor de zeegaten (Leopold 1996). Enerzijds kan dit verband houden met een habitatvoorkeur: een te grote stroom en/of een te grof sediment wordt vermeden. Beukema & de Vlas (1989) benadrukken echter dat de verspreiding van *Macoma balthica* in de zeegaten met name tot stand komt door migratie van juvenielen van het wad richting de zee door middel van 'thread drifting'. Een directe verklaring voor het verspreidingspatroon van deze soort kan dus ook gezocht worden in dispersie in combinatie met de hydrodynamiek. De gesignaleerde correlatie tussen milieu en dichtheid blijft aanwezig, maar de interpretatie verloopt minder in termen van een selectiemechanisme.

Dispersie - adulten

De migratie van keeftachtigen en voortbeweging van andere vrijlevende organismen mag bekend worden verondersteld. Een speciale manier van verplaatsing vertoont de Ruwe Zeerasp (*Hydractinia echinata*) een hydroïdpoliep die vastzit op de schelp die door heremietkreeften wordt meegetorst.

Een bijzondere vorm van dispersie in het volwassen stadium is rollend transport over de zeebodem. Voor zeeanemonen werd in dit in § 5.5.2 al behandeld. Tijdens een onderzoek naar de begroeiing van kunstmatige riffen op 8 km uit de kust bij Noordwijk hoopten zich in het najaar aan de voet van deze structuren kluwens hydroïden op tot een hoogte van een halve meter (Van Moorsel 1993a). Dergelijke kluwens doen denken aan een mariene tegenhanger van de in § 3.4.1 genoemde steppenrollers. De hydroïden waren grotendeels afgestorven, maar wel begroeid met het mosdier *Electra pilosa*. In de kluwens bevonden zich diverse andere diersoorten, zoals krabben en vooral vlokreeftjes (Gammaridea). Vlokreeftjes vertonen broedzorg en hebben weinig jongen, zodat hun dispersiecapaciteit in het algemeen gering is. Door zich op te houden in hydroïdkluwens, kunnen dergelijke organismen zich toch over naar schatting tientallen kilometers, verplaatsen.

5.6.2 Halfgeknotte strandschelp (*Spisula subtruncata*)

Keuze en status soort

De Halfgeknotte strandschelp, hier verder aangeduid onder de naam *Spisula*, is een algemene tweekleppige uit de Nederlandse kustwateren. Zij kan voorkomen in de vorm van banken met een dichtheid van duizenden exemplaren per m². De biomassa kan oplopen tot 250 g asvrij drooggewicht per m². Zij vormt daarmee een belangrijke voedselbron voor de Zwarte Zee-eend en de Eidereend (Leopold 1996, Leopold *et al.* 1998), maar ook voor platvissen. *Spisula* is geen Amoebesoot. De bovengenoemde eenden die op *Spisula* foerageren staan wel in de Vogelrichtlijn (Via Natura #7, feb. 2001), zodat de soort vanuit die optiek wel interessant is voor het beleid. Daarnaast is *Spisula* als exportartikel ook vanuit commercieel oogpunt van belang.

Geografische verspreiding

Spisula komt voor van Noorwegen tot Marokko, alsmede in de Middellandse en Zwarte Zee (Tebble 1976). In Nederland vormt *Spisula* banken in het kustwater, bijvoorbeeld

ten noorden van de Waddeneilanden, bij Petten en in de Voordelta. Zij komt nauwelijks voor in de Waddenzee, wel in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer.

Habitatvereisten

De soort vereist zandige sedimenten en komt in het algemeen niet dieper voor dan 20 m. Wolff (1973) vond de soort alleen bij een zoutgehalte van >27‰.

Hoewel de soort momenteel erg algemeen is in de Nederlandse kustzone (Holtman *et al.* 1996, Leopold 1996, Leopold *et al.* 1998) is dit niet altijd het geval geweest. Zo vonden Eisma (1966) en Wolff (1973) in de jaren 60 veel minder *Spisula*.

Levensstrategie

Bij een lage zeewatertemperatuur kan *Spisula* massaal afsterven (Leopold *et al.* 1998) en de leeftijd van *Spisula* bedraagt meestal niet meer dan enkele jaren. Ook gezien het sterk wisselende voorkomen in ruimte en tijd kan de soort in vergelijking met andere schelpdieren gezien worden als r-strategie.

Voortplanting

Spisula is een voorbeeld van een algemene soort waarvan toch weinig bekend is over de voortplanting. De soort plant zich waarschijnlijk voort in de winter/het vroege voorjaar (Jørgensen 1946 in Wolff 1973).

Dispersie en vestiging

Ook over deze aspecten van de levenscyclus van *Spisula* is weinig bekend. Het pelagische larvenstadium schijnt "vrij lang" te duren (Wolff 1973). Zowel ten noorden van de Waddeneilanden als bij Petten zijn juvenielen gevonden aan de rand van banken met adulten, op een wat grotere diepte (Leopold *et al.* 1998). Als deze juvenielen afkomstig zijn van de adulte exemplaren in de buurt dan zou dat op een geringe dispersie (ordegrootte 10 km) wijzen. Tegen een geringe dispersie pleit echter het grillige patroon waarbij schelpenbanken, voornamelijk bestaande uit één leeftijdsklasse, lijken te ontstaan op locaties waar banken jarenlang ontbraken. Mogelijk ontstaan dit soort banken vanuit een 'wolk' larven, die bijeen blijft in de kusttraverse en zo tientallen kilometers aflegt alvorens vestiging plaatsvindt. De ruimtelijke schaal van *Spisula* banken in de Nederlandse kustzone is inmiddels goed bekend. Er is echter een goede analyse van het temporele patroon van deze banken, in combinatie met planktononderzoek, nodig om te kunnen beoordelen welke rol dispersie daarbij speelt.

Toepassing

Omdat de vestiging van *Spisula* zo'n grillig karakter heeft, zowel ruimtelijk op de korte termijn, als op de lange termijn, is het weinig zinvol voor deze soort een MPA (Marine Protected Area) vast te leggen, tenzij zo'n gebied een groot deel van de kustzone omvat. Een maatregel in de vorm van het "aanleggen" van een bank - door het enten van adulten - is wellicht uitvoerbaar, maar de kans is groot dat dit ter plekke alleen gedurende enkele jaren effect sorteert.

5.7 Noordzee offshore

5.7.1 Algemeen

Als het verspreidingsgebied van een soort beperkt blijft tot de diepere Noordzee is het lastig om te weten te komen of daar een bepaald dispersiepatroon aan ten grondslag ligt. In de diepere Noordzee is de waterfase gestratificeerd en aan de bodem blijft de temperatuur laag. Daarom is het mogelijk dat een dergelijke verspreiding puur op habitatkwaliteit (viz. temperatuur) is gebaseerd. Anderzijds kan een gelaagde opbouw van de waterkolom ervoor zorgen dat larven in een waterlaag 'gevangen' blijven.

Dispersie - adulten

Migratie van dieren zoals krabben mag bekend worden verondersteld. De dispersie van rondkruipend epibenthos kan aanzienlijk zijn en strekt zich mogelijk uit tot een meer dan lokale schaal. Een voorbeeld wordt gevormd door de Kleine slangster (*Ophiura albida*) in de noordelijke Noordzee. Deze groeit terplekke zó langzaam dat de aanwezige volwassen exemplaren mogelijk afkomstig zijn door migratie vanuit de ondiepe kustwateren (Künitzer 1992).

Bij de Klaverbank, een grindbank op de Noordzee, werd waargenomen dat een kolonie Dodemansduim (*Alcyonium digitatum*) zó groot was dat deze met het substraat loskwam van de bodem (Van Moorsel & Waardenburg 1990). Deze manier van dispersie door volwassen exemplaren (*rafting*) kwam in § 5.5.1 ook al ter sprake.

5.7.2 Noordkromp (*Arctica islandica*)

De Noordkromp is een tweekleppig schelpdier, herbivoor, en leeft ingegraven vlak onder het zeebodemoppervlak. Het dier heeft een grote schelp: de maximale schelphoogte in de Noordzee is ruim 10 cm, de breedte 12-13 cm.

Keuze en status soort

De Noordkromp is typisch voor de diepere Noordzee (alleen > 30 m diep). Er zijn ecoprofielen beschikbaar: een eerste versie door De Bruyne (1990) en een meer uitgebreide versie door Witbaard (1995). Doordat er langs de Amerikaanse oostkust veel op deze soort wordt gevist, is er uit dat gebied relatief veel informatie over de Noordkromp.

De Noordkromp kan qua biomassa sterk domineren in de levensgemeenschap (80 tot >90% is niet ongewoon). In de Fladen Gronden (noordelijke Noordzee) vormt *Arctica* 67% van de totale biomassa van het macrobenthos (De Wilde *et al.* 1986). In de baai van Kiel (Oostzee) wordt de productie geschat op ongeveer 40% van de totale geschatte jaarlijkse productie door de benthische gemeenschap (Brey *et al.* 1990).

A. islandica vertoont een lage sterfte in het volwassen stadium en wordt dan ook oud: een leeftijd van 100 jaar is eerder regel dan uitzondering. Omdat er nauwelijks aanwas is door juvenielen, een lage groei en het lang duurt voordat het volwassen stadium wordt bereikt, is er weinig variatie tussen de jaren in populatiegrootte of -structuur. Deze bijzondere eigenschappen maken de Noordkromp tevens kwetsbaar voor commerciële

exploitatie (Kennish & Lutz 1995). De soort wordt dan ook bedreigd door de boomkorvisserij.

De Noordkromp is een Amoebesoot. Ze wordt bij "behoud en herstel van langlevende en langzaam voortplantende soorten" specifiek genoemd bij een van de ecosysteendoelen van de Noordzee (Bisseling *et al.* 2001).

Geografische verspreiding

Arctica islandica komt zowel in het oosten als het westen van de Atlantische oceaan voor. Zowel in Amerika als in Europa wordt de soort alleen gevonden in gebieden met koud bodemwater. Zuidelijk tot de Golf van Biskaje en in de Noordzee alleen dieper dan 30 m, in het deel waar stratificatie optreedt (ten noorden van Friese Front).

Verschillen in uiterlijke verschijningsvorm tussen Noordkrompen ten noorden en ten zuiden van de Doggersbank zouden op afzonderlijke populaties kunnen duiden. Er zijn ook aanwijzingen voor genetische verschillen tussen populaties van de Oestergronden, de Fladen Gronden en de Zweedse Westkust (Witbaard pers. comm.).

Habitatvereisten

Arctica islandica zit met name in (zeer) fijn sediment, maar werd ook aangetroffen op de grindrijke Klaverbank (Van Moorsel 1993b). Het is een soort van koud water (0-16°C). Zowel in de Noordzee als bij Amerika vormt de 16°C zomerisotherm de zuidgrens (Mann 1990). Het meest algemeen is *Arctica* tussen 10 en 100 m diepte, maar ook op 482 m wordt de soort nog gevonden (de Bruyne 1990). In IJsland komt de soort voor in de getijdenzone, en in Schotland en noord Noorwegen direct onder de laagwaterlijn. Dit duidt erop dat temperatuur een belangrijker effect heeft op de verspreiding dan diepte. De soort is niet strikt marien: in de Oostzee verdraagt zij nog een zoutgehalte van 16‰. *A. islandica* kan zuurstofloze condities bijzonder goed doorstaan.

Levensstrategie

Met haar hoge leeftijd kan de Noordkromp worden beschouwd als een typische K-strateeg. Als de soort na jaren volwassen is, kan de reproductieve inspanning (de ratio tussen gonadenproductie en totale productie) oplopen tot 80%.

Leeftijd en groei

Na 7,5 maand kan een schelpenlengte van 1,5 tot 6,5 mm bereikt worden. Tussen het 3^e en 7^e jaar is de groei relatief snel: ongeveer 5 mm per jaar. Vanaf een lengte van 50 mm daalt de groei tot 1 mm per jaar en vanaf 85 mm tot hooguit 0,3 mm per jaar. De groei vindt voornamelijk plaats in voorjaar en vroege zomer, en hangt sterk van de omstandigheden af.

Voortplanting

Arctica islandica is van gescheiden geslacht. Na 5-10 jaar en bij een lengte van ongeveer 50 mm worden de individuen reproductief. Het uitstoten van de gameten vindt plaats gedurende vier tot vijf maanden. De maximale voortplanting vindt plaats van juli t/m september tijdens de periode van verstoren van de thermische stratificatie.

Dispersie

Tijdens de dispersie van larven ontwikkelen zij zich van een trochophoralarve tot een veligerlarve. Bij een grootte van 110 μm ontwikkelt zich een schelpje. De metamorfose vindt plaats bij een lengte van 200 μm (Landers 1972). Afhankelijk van de temperatuur duurt de totale ontwikkeling van de larven 32 tot 62 dagen (Landers 1972, Lutz *et al.* 1982ab). In de Øresund is een dichtheid van larven gevonden van 100 (okt) – 80 (feb) m^{-3} .

Larven vertonen een reactie op druk en temperatuur. Bij een toename van de hydrostatische druk bleken larven (160-196 μm) naar boven te zwemmen en na een afname van de druk naar beneden (Mann & Wolff 1983). Hierdoor kunnen ze er voor zorgen op een bepaalde hoogte in de waterkolom te blijven. De zomerthermocline vormt een effectieve barrière voor larvale dispersie gedurende de zomermaanden. De functionele reproductieve periode van deze soort valt dan ook in de late herfst en wintermaanden en niet in de zomer (Mann 1981).

De reden dat er op de Fladen Gronden een populatie is met een eigen genetische constitutie kan samenhangen met de manier waarop dit gebied van de omgeving is geïsoleerd door waterstromen die er omheenlopen (Fig. 7.1 in Witbaard 1997).

Een verspreiding via juvenielen is bij dit schelpdier niet beschreven. Volwassen exemplaren zijn in ieder geval niet mobiel.

Vestiging

Bij ongeveer 250 μm vestigen de larven zich op de bodem. De afwezigheid van juvenielen op de meeste locaties in de Noordzee duidt op een onregelmatige broedval of hoge mortaliteit in het juveniele stadium. Kennish & Lutz (1995) melden in Amerika ook het ontbreken van aanwas door juvenielen. In de Kieler Bucht (Oostzee) wordt het omgekeerde gevonden: een maximaal aantal juvenielen in maart-juni en een dichtheid tot 1000 m^{-2} (Øresund).

Toepassing

Door de extreem hoge leeftijd van *Arctica islandica* dienen maatregelen ter bescherming van deze soort vooral gericht te zijn op het voorkómen van verstoring van adulten. De rekrutering van de soort is meestal laag (weinig juvenielen). Dat betekent dat toevalsprocessen, waarschijnlijk mede bij dispersie, in sterke mate bepalen of ergens op korte termijn juveniele Noordkrompen te verwachten zijn. Gezien de levensstrategie van deze soort is het mogelijk dat het – afhankelijk van de grootte van een gebied - tien of meer jaren duurt voordat *Arctica* zich ergens vestigt.

5.8 Samenvatting & conclusies ongewervelden

5.8.1 Samenvatting

In tabel 5.2 wordt een aantal eigenschappen van de voorbeeldsoorten samengevat.

Tabel 5.2. Samenvatting voorbeeldsoorten

Soortengroep	wad/estuariën litoraal	wad/estuariën sublitoraal	hard substr. litoraal	hard substr. sublitoraal	Noordzee kustzone	Noordzee offshore
Voorbeeldsoort	Nonnetje <i>Macoma balthica</i>	Gewone garnaal <i>Crangon crangon</i>	Purperslak <i>Nucella lapillus</i>	Zeeanjer <i>Metridium senile</i>	Halfgeknottede strandschelp <i>Spisula subtruncata</i>	Noordkromp <i>Arctica islandica</i>
Fylum/tax. groep	Mollusca tweekleppige	Crustacea garnaal	Mollusca slak	Cnidaria zeeanemoon	Mollusca tweekleppige	Mollusca tweekleppige
Verspreiding O. Atl.	Arct.-Boreaal	z. Noorwegen- Marokko	Rusland- Portugal	Noorwegen- G. v. Biskaje	Noorwegen- Marokko	Arct.-Boreaal
Verspreiding NL	m.n. in getijden- gebieden en kustzone	estuaria (Waddenzee) en kustzone	m.n. lokaal in Zeeland	estuaria, kustzone, Noordzee	m.n. in kustzone	Noordzee > 30 m diep
Levenswijze	endofauna ingegraven	epifauna mobiel	epifauna hemi-sessiel	epifauna hemi-sessiel	endofauna ingegraven	endofauna ingegraven
Levensstrategie	r-K	r-K	K	K	r	K
Reproductie	gem. aantal eieren	rekrutering hoog	klein aantal eieren	asexueel	?	repr. inspann. adulten hoog
dispersie larven	++	++	-	?	++	++
dispersie juvenielen	++	++	+	+	?	-
dispersie adulten		++	+	++	cf. -	-
tijdschaal vestiging	snel	snel	zeer traag	traag	snel	traag
ruimteschaal dispersie	lokaal	lokaal	incidenteel lokaal	lokaal?	lokaal	lokaal/ regionaal

Bij alle soortengroepen en voorbeeldsoorten van het macrobenthos kunnen dispersieprocessen van groot belang zijn om het vóórkomen te verklaren. Een beperkte dispersie leidt tot isolatie.

Bij het transport van pelagische larven spelen zowel de oorsprong, richting en snelheid van waterstromen een rol.

Veel soorten kennen ook transport in een juveniel stadium. Zelfs transport van normaal gesproken ingegraven of vastzittende adulte individuen komt voor. Vooral bij soorten met een beperkte larvale dispersie (directe ontwikkeling) zullen dergelijke processen, ondanks hun onregelmatige karakter, juist van groot belang zijn voor het bereiken van potentiële habitats.

Dispersie is niet alleen afhankelijk van levensstrategie en transportmechanismen, maar ook van de dichtheid van een ouderpopulatie en haar reproductieve succes. Bij een lage dichtheid van diasporen wordt het toeval steeds belangrijker, hetgeen tot gevolg heeft dat het langer kan duren alvorens een populatie zich vestigt.

Aan de hand van de gekozen voorbeeldsoorten (soorten waarover voldoende informatie beschikbaar was) blijkt dat dispersieprocessen in de zuidelijke Noordzee zich vaak

afspelen over een afstand in een orde van grootte van enkele tientallen kilometers per jaar.

Bij de meeste soorten komen verschillende populaties voor en bij de helft van de zes keuzesoorten (*Crangon*, *Macoma* en *Metridium*) bestaat er zelfs twijfel over de status van de soort ten opzichte van verwanten in Amerika. Genetische verschillen kunnen het belang van dispersie aantonen.

Iedere soort heeft zijn eigen karakteristieken qua reproductief potentieel, type voortplanting en dispersiemogelijkheden. Het is daarom niet goed mogelijk om te generaliseren voor taxonomische groepen of levensgemeenschappen. Een soortgerichte benadering blijft noodzakelijk. Deze studie laat zien dat voor een aantal algemene of bekende soorten voldoende kennis aanwezig is om uitspraken te doen over het belang van dispersie.

5.8.2 Kennisleemten

Voor de meeste macrobenthossoorten ontbreekt echter de benodigde kennis om goede uitspraken over dispersie te doen. Door methodologische oorzaken is nog weinig bekend over de verspreiding en vestiging van macrobenthossoorten via larven. De levensstrategie van een soort en het type larve vormen wel een duidelijke indicatie voor de dispersie, maar voor een gedetailleerd beeld moet ook de duur van de larvale fase bekend zijn.

5.8.3 Conclusies

- Vroeger bestond de neiging om de aanwezigheid van soorten vooral te verklaren vanuit lokale habitatfactoren. Tegenwoordig ontstaat steeds meer het besef dat voor het voorkomen van soorten ook de bereikbaarheid van belang is. Het belang van dispersiemechanismen krijgt daardoor meer aandacht.
- Bij de bestudering van afzonderlijke soorten blijken dispersiemechanismen vaak verder te gaan dan de "traditionele" larvale fase. Soorten die door een ingegraven of vastzittende levenswijze veelal volledig afhankelijk lijken te zijn van larven voor hun dispersie kunnen in het juveniele en/of volwassen stadium over additionele mechanismen beschikken die juist van belang zijn om nieuwe gebieden te bereiken. Deze mechanismen zijn zeer divers: zowel drijvend (vastgehecht aan wieren en drijvende voorwerpen), pelagisch (tread- en byssusdrifting - in het juveniele stadium van veel schelpdieren), demersaal (ook zwevend, maar bodemgebonden - in de vorm van rafting) als bentisch (rollend over de bodem als individu of in kluwens hydroiden). Daarnaast is er het meer kunstmatige, maar daarom niet minder belangrijke, antropogene transport. Hoewel deze mechanismen misschien niet altijd even representatief zijn voor de gemiddelde dispersie van een individu kunnen zij toch een belangrijke bijdrage leveren aan de kolonisatie van lege habitatplekken.
- De snelheid waarmee geïntroduceerde soorten zich uitbreiden levert duidelijke aanwijzingen op over de afstand waarop dispersie zich kan afspelen.

- De toepassing van genetische technieken biedt een steeds beter inzicht in de genetische uitwisseling tussen populaties en daarmee in de dispersiemogelijkheden.

Bij natuurontwikkeling in zee volstaat het niet altijd om alleen te voorzien in de juiste habitatfactoren.

- Zo is het twijfelachtig of de aanleg van een geïsoleerde ondiepe zandbank in de offshore zone leidt tot de ontwikkeling van een Spisulabank, omdat de 'planktonwolken' met larven die daarvoor nodig zouden kunnen zijn daar mogelijk ontbreken. De optie om te enten met volwassen exemplaren heeft voor de lange termijn alleen zin als er bij de afmeting en de vorm van de bank rekening wordt gehouden met de afstand waarover larven zich verplaatsen. Voor veel soorten gaat het daarbij om tientallen kilometers. Voor soorten waarbij de dispersieafstand groter is dan de afmeting van een MPA (marine protected area's – beschermde gebieden) zullen veel diasporen buiten zo'n gebied terechtkomen.
- Een soort met veel langlevende larven (r-strategen) zal zich veelal zonder hulp binnen enkele jaren op een nieuwe habitatplek manifesteren, mits die locatie binnen het bereik van de larven valt. Op de Noordzee is de afbakening van verschillende watermassa's daarbij van belang.
- Soorten met een in het algemeen geringe dispersie, zoals levendbarende en andere soorten zonder larvale fase en soorten die zich door deling voortplanten, kunnen erbij gebaat zijn geholpen te worden bij de initiële kolonisatie.
- De eerste vestiging van zeldzame soorten is relatief sterk afhankelijk van toevalsfactoren. De mens kan, indien gewenst, het toeval een handje helpen. Te denken valt daarbij vooral aan K-soorten (zeekreeft, oester).
- Bij natuurontwikkeling in zee en het creëren van beschermde gebieden is het belangrijk om dispersiemogelijkheden bij de ruimtelijke en temporele schaal te betrekken. Dit vraagt vaak een soortgerichte benadering.

5.9 Literatuur ongewervelden

- Armories, W., 1992. Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83: 197-206.
- Armories, W., 2001. What an introduced species can tell us about the spatial extension of benthic populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209: 289-294.
- Beukema, J.J. 1993. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. *Helgol. Meeresunters.* 47 (3) 287-304
- Beukema, J.J. & J. de Vlas 1989. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52 (2) 193-200
- Beukema, J.J., J. Drent & P.J.C. Honkoop 2001. Maximizing lifetime egg production in a Wadden Sea population of the tellinid bivalve *Macoma balthica*: A trade-off between immediate and future reproductive outputs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001 209: 119-129.

- Beukema, J.J., K. Essink & H. Michaelis, 1995. The geographic scale of synchronized fluctuation patterns in zoobenthos populations as a key to underlying factors. Abstr. Arhus ICES Symp. Changes in the North Sea ecosystem and their causes: Århus 1975 revisited, 11-14 juli 1995.
- Beukema, J.J. & B.W. Meehan 1985. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*. Mar. Biol. 90 (1) 27-33
- Beukema, J.J., P.J.C. Honkoop, R. Dekker 1997. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. pp. 23-34 in: S. Baden, L. Pihl, J.O. Stromberg, I. Svane, R. Rosenberg & P. Tiselius (eds.). Recruitment, colonization and physical-chemical forcing in marine biological systems. Proc. 32. European Marine Biology Symp., Lysekil (Sweden), 16-22 August 1997. Hydrobiologia 1998.
- Bisseling, C.M., C.J.F.M. van Dam, A.C. Schippers, P. van der Wielen & W. Wiersinga, 2001. Met de natuur in zee. Rapportage project "Ecosysteendoelen Noordzee", kennisfase. Expertisecentrum LNV Wageningen.
- Bloklander, A.E.M.H., 1943. Drijvend materiaal (slot). Het Zeepaard 3 (4) 2-4.
- Boddeke, R., 1978. Changes in the stock of Brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in the coastal area of the Netherlands. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 172: 239-249.
- Boddeke, R., 1989. Beschrijving van de populaties van de garnaal (*Crangon crangon* L.) langs de Nederlandse kust en in de estuaria. Ecoprofiel NW3* natuur, in: ecologisch profiel vissen, RWS DGW, pp. 24.
- Bouma, H., J.M.C. Duiker, P.P. de Vries, P.M.J. Herman and W.J., 2001. Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. J. of Sea Res. 45: 79-93
- Brey, T., W.E. Arntz, D. Pauly & H. Rumohr. 1990. (*Cyprina*) *islandica* in Kiel Bay (western Baltic): Growth, production and ecological significance. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 136 (3) 217-235.
- Bucklin, A., 1982. The annual cycle of sexual reproduction in the sea anemone *Metridium senile*. Can. J. Zool. 60: 3241-3248.
- Bucklin, A., 1985. Biochemical genetic variation, growth and regeneration of the sea anemone, *Metridium*, of British shores. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 65 (1) 141-157.
- Bucklin, A., 1987. Adaptive advantages of patterns of growth and asexual reproduction of the sea anemone *Metridium senile* (L.) in intertidal and submerged populations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 110 225-243.
- Carlton, J.T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 23: 313-371.
- Chia, F.S., 1974. Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates. Thalassa Jugoslavica 10 (1/2) 121-130.
- Crisp, D.J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. pp. 177-265 in: Grant, P.T. & A.M. Mackie (eds), 1974. Chemoreception in marine organisms. Academic Press, N.Y.
- Crisp, D.J. (1984) Overview of research on marine invertebrate larvae, 1940-1980. In: Costlow, J.D. & R.C. Tipper Marine biodeterioration: an interdisciplinary study. Spon, London, pp. 103-126 (+bibliography)
- Daan, R., M.J.N. Bergman & J.W. van Santbrink, 1997. Macrobenthos op Loswal Noord na 35 jaar stortingen van havenslib en op Loswal Noordwest voor aanvang van stortingen. NIOZ-report 1997-3, Texel, Netherlands.

- Dankers, N. & M. A. Binsbergen, 1984. Zeeduizendpoten (*Nereis diversicolor*) trekken ook. De Levende Natuur 84 (1) 14-15.
- De Boer, K. & W.J. Wolff, 1996. Tussen zilt en zoet. Voorstudie naar de betekenis van estuariene gradiënten in het Waddengebied. Rapp. Vakgroep Mar. Biologie RU Groningen.
- De Bruyne, R.H., 1990. Ecologisch profiel van de noordkromp *Arctica islandica* (Linné, 1758). RIVO rapp. MO 90-207, IJmuiden.
- Dekker, R. & J.J. Beukema, 1993. Dynamics and growth of a bivalve, *Abra tenuis*, at the northern edge of its distribution. J.mar. biol. Ass. U.K. 73: 497-511.
- De Wilde, P.A.W.J., E.M Berghuis & A. Kok 1986. Biomass and activity of benthic fauna on the Fladen Ground (northern North Sea). Neth. J. Sea Res. 20 (2-3) 313.323
- Earll, R. & W. Farnham 1983. Chapter 7 Biogeography. pp. 165-208. in: Earl, R. & D.G. Erwin (eds) 1983. Sublittoral ecology. The ecology of the shallow sublittoral benthos. Clarendon press, Oxford
- Eisma, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast. Neth. J. Sea Res. 3 (1) 107-163.
- Emerson, C.W. & J. Grant 1991. The control of soft-shell clam (*Mya arenaria*) recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. Limnol. Oceanogr. 36 (7) 1288-1300
- Farke. H. & E.M. Berghuis, 1979. Spawning, larval development and migration behaviour of *Arenicola marina* in the laboratory. Neth. J. Sea Res 13 (3/4) 512-528.
- Goldson, A.J., R.N. Hughes & C.J. Gliddon, 2001. Population genetic consequences of larval dispersal mode and hydrography: case study with bryozoans. Mar. Biol. 138 (5) 1037-1042.
- Günther, C.P. 1991. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 76 (1) 73-79.
- Günther, C.-P., 1992. Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales?. Neth. J. Sea Res. 30 (1) 45-56.
- Hartmann-Schröder, G., 1996. Annelida, Borstenwurmer, Polychaeta. Tierwelt Deutschlands 58, G. Fischer Verlag, pp. 645.
- Heerebout, G.R., 1974. Distribution and ecology of the Decapoda natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Neth. J. Sea Res 8: (1) 73-93.
- Heip C.H.R., N.K. Goosen, P.M.J. Herman, J. Kromkamp, J.J. Middelburg & K. Soetaert 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 33: 1-149.
- Hjort 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer 20: 1-228
- Holtmann, S.E., A. Groenewold, K.H.M. Schrader, J. Asjes, J.A. Craeymeersch, G.C.A. Duineveld, A.J. van Bostelen, J. van der Meer, 1996. Atlas of the zoobenthos of the Dutch Continental Shelf. Ministry of Transport, Public Works and Water Management, North Sea Directorate, Rijswijk, pp. 244.
- Kennish, M.J. & R.A. Lutz, 1995. Assessment of the ocean quahog, *Arctica* J. Shellfish Res. 14 (1) 45-52
- Korringa, P., 1946. The decline of the natural oysterbeds. Basteria 10 (3/4) 36-41.
- Künitzer, A., 1992. Does settlement influence population dynamics of macrobenthos? A case study in the central North Sea. pp. 285-291 in: Colombo, G., I. Ferrari & V.U.

- Ceccherelli. Marine eutrophication and population dynamics. Proc. 25th Eur. mar. biol. symp. 10-15 sept 1990, Ferrara, Italia.
- Lagadeuc, Y. & J.M. Brylinski, 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. Cah. Biol. Mar. 28: 537-550.
- Landers, W.S. 1972. Early development in the ocean quahog, *Arctica islandica* (L.). Proc. Natl. Shellfish Assoc. 1973 63, p. 3
- Leopold, M.F. 1996. *Spisula subtruncata* als voedselbron voor zee-eenden in Nederland. BEON rapp. 96-2.
- Leopold, M.F., M.A. van der Land & H.C. Welleman, 1998. *Spisula* en zee-eenden in de strenge winter van 1995/96 in Nederland. BEON rapp. 98-6.
- Lewin, R., 1986. Supply-side ecology. Science, 234: 25-27.
- Lutz, R.A.; J.G. Goodsell, R. Mann & M. Castagna 1982a. Early life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Linne). J. Shellfish Res. 2 (1) 101
- Lutz, R.A., R. Mann, J.G. Goodsell & M. Castagna 1982b. Larval and early post-larval development of *Arctica islandica*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 62 (4) 745-769.
- Mann, R. 1990. Larval ecology of *Arctica islandica* on the inner continental shelf of the eastern United States. J. Shellfish Res. 1989. 8 (2) p. 464
- Mann, R. 1981. Reproduction in *Arctica islandica* and its relationship to the oceanography of the Middle Atlantic Bight. J. Shellfish Res. 1(1) 119.
- Mann, R. & C.C. Wolf 1983. Swimming behaviour of larvae of the ocean quahog *Arctica islandica* in response to pressure and temperature. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13 (2-3) 211-218
- Manuel, R.L., 1981. British Anthozoa. Synopsis of the British Fauna (New Series) # 18, Academic Press London.
- Meehan, B.W. & J.T. Carlton 1988. Unravelling a complex interoceanic dispersal history of the bivalve *Macoma balthica*. Ann. Meet. of the National Shellfisheries Association, Los Angeles, 12 Feb 1989. J. Shellfish Res. 7 (3) 561
- Matthiessen, P. Waldock, R. Thain, J.E. Waite, M.E. & S. Scrope-Howe 1995. Changes in periwinkle (*Littorina littorea*) populations following the ban on TBT-based antifoulings on small boats in the United Kingdom. Ecotoxicol. Environ. Saf. 30 (2) 180-194
- Mileikovsky, S.A., 1974. Type of larval development in marine bottom invertebrates: an integrated ecological scheme. Thalassia Jugoslavica 10 (1/2) 171-179.
- Nehring, S., in press. Biological invasions into German waters: an evaluation of the importance of different human-mediated vectors for nonindigenous macrozoobenthic species. In: Leppäkoski, E., S. Olenin & S. Gollasch (eds), 2007. Invasive aquatic species of Europe: Distributions, impacts and management. Kluwer, Monographiae Biologicae 1.
- Obrebski, S. 1979. Larval colonizing strategies in marine benthic invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1, 239-300.
- Oosterbaan, A., 1991. De grote vijf van de Hollandse kust. Natura 1991 (4) 86-87.
- Plate, S. & E. Husemann (1991) An alternative mode of larval development in *Scoloplos armiger* (O.F. Müller, 1776) (Polychaeta, Orbiniidae). Helgol. Meeresunters. 45: 487-492.
- Porter, J.S., P.E.J. Dyrinda, J.S. Ryland & G.R. Carvalho, 2001. Morphological and genetic adaptation to a lagoon environment: a case study in the bryozoan genus *Alcyonidium*. Mar. Biol. 19: 575-585.

- Queiroga, H., Costlow, J.D. & M.H. Moreira, 1997. Vertical migration of the crab *Carcinus maenas* first zoea in an estuary: implications for tidal stream transport. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 149: 121-132.
- Reise, K., S. Gollash & W.J. Wolff, 1999. Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresunters.* 52: 219-234.
- Roegner, G.C. 2000. Transport of molluscan larvae through a shallow estuary. *J. Plankton Res.* 22 (9) 1779-1800.
- Santos, S.L. & J.L. Simon (1980) Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: larval or adult recruitment? *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2: 235-241
- Scheltema, R.S., 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.* 140: 284-322.
- Scheltema, R.S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.* 39: 290-322.
- Shick, J.M. & A.N. Lamb, 1977. Asexual reproduction and genetic population structure in the colonizing sea anemone *Haliplanella luciae*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 153, 604-617.
- Steur, C. & J. Seys 1989. Ecologisch profiel bodemdieren. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- Steur, C., J. Seys & J. Eppinga, 1996. Ecologisch profiel van het Nonnetje (*Macoma balthica*). Watersysteemverkenningen 1996, Rapp. RIKZ 96.022.
- Tebble, N., 1976. British bivalve seashells. A handbook for identification. The British Museum (Natural History).
- Ten Brink, B.J.E, S.H. Hosper & F. Colijn, 1991. A quantitative method for description & assessment of ecosystems: the AMOEBA-approach. *Mar. Poll. Bull.*
- Thorson, G., 1959. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1-45.
- Thorson, G., 1961. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. *Oceanography* 76: 647-657.
- Thorson, G. 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res.* 3: 267-293
- Van Moorsel, G.W.N.M. 1993a. Monitoring kunstriffen Noordzee 1992. Bureau Waardenburg, Culemborg, rapp. nr. 93.02.
- Van Moorsel, G.W.N.M., 1993b. Long-term recovery of geomorphology and population development of large molluscs after gravel extraction at the Klaverbank (North Sea). Bureau Waardenburg, Culemborg, rapp. nr 92.16.
- Van Moorsel, G.W.N.M. & H.W. Waardenburg 1990. Impact of gravel extraction on geomorphology and the macrobenthic community of the Klaverbank (North Sea) in 1989. Bureau Waardenburg, Culemborg, rep. nr 90.28.
- Van Moorsel, G.W.N.M., 1996. Ecologisch profiel Purperslak (*Nucella lapillus*). Watersysteemverkenningen. Bureau Waardenburg, Culemborg, rapp. nr 96.01.
- Verhagen, J.H.G. 1983. A distribution and population model of the mussel (*Mytilus edulis*) in Lake Grevelingen. pp. 373-383 in: Laukenroth W.K., G.V. Skogerboe & M. Flug (eds), *Analysis of ecological systems: state-of-the-art in ecological modelling*. Elsevier Scientific, Amsterdam
- Verwey, J. 1983. § 5.5 The blue mussel *Mytilus edulis* & § 5.6 The cockle *Cerastoderma edule*. pp. 4/114-4/116 in: Wolff, W.J. (ed.), 1983. *Ecology of the Wadden Sea*,

- Geomorphology, Hydrology / Flora and Vegetation / Invertebrates. Balkema Rotterdam, pp. 2050.
- Von Nordheim, H., O.Norden Andersen & J. Thissen, 1996. Red lists of biotopes, flora and fauna of the trilateral Wadden Sea area, 1995. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- Von Westernhagen, H. & V. Dethlefsen, 1982. North Sea oxygen deficiency 1982 and its effects on the bottom fauna. *Ambio* 12 (5) 264-266.
- Waardenburg, H.W., 1988. Purperslak (*Nucella lapillus*) ecologisch profiel. Bureau Waardenburg, Culemborg rapp. 88.18.
- Wahl, M., 1985. *Metridium senile*: dispersion and small scale colonization by the combined strategy of locomotion and asexual reproduction (laceration). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 271-277.
- Witbaard, R., 1995. Ecoprofiel Noordkromp: een overzicht van de ecologie en biologie van *Arctica islandica*. Watersysteemverkenningen (WSV). NIOZ, pp. 68.
- Witbaard, R., 1997. Tree of the sea. The use of the internal growth lines in the shell of *Arctica islandica* (Bivalvia, Mollusca) for the retrospective assessment of marine environmental change. Ph.D. thesis, R.U. Groningen, pp.149.
- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt (PhD thesis). *Zool. Verh.* 126: 1-242.
- Wolff, W.J., 1998. 'De zee zal ons een zorg zijn...'. Inaugurele rede RU Groningen, 10 feb. 1998.
- Wolff, W.J., 1999. Exotic invaders of the meso-oligohaline zone of estuaries in the Netherlands: why are there so many?. *Helgoländer Meeresunters.* 52: 393-400.
- Yonge, C.M., T.E. Thompson, 1976. Living marine molluscs. Collins, London.
- Yund, P.O. & P.G. O'Neil, 2000. Microgeographic genetic differentiation in a colonial ascidian (*Botryllus schlosseri*) population. *Mar. Biol.* 137 (4) 583-588.



6 Vissen

6.1 Inleiding

Algemeen

Vissen stellen eisen aan het milieu van een locatie om te kunnen leven of deze als migratieroute te gebruiken. Binnen deze studie gaat het alleen om de eisen ten aanzien van migratie (een synoniem voor verplaatsing). Verplaatsing is een voorwaarde voor het overleven van elke vissoort. Het is noodzakelijk en/of gewenst om de meest uiteenlopende redenen. In het algemeen is verplaatsing van belang bij het foerageren, paaien, opgroeien en overwinteren, want deze processen kunnen zich veelal niet voltrekken op dezelfde locatie dus wil een vis zich vaak verplaatsen. Sprekende voorbeelden hiervan zijn de diadrome vissen die zich over grote afstanden verplaatsen. Eisen en randvoorwaarden die (vrijwel) alle vissoorten stellen worden hieronder genoemd en summier besproken. Daarna worden per soortengroep de meer specifieke aspecten besproken en voor zover mogelijk met meer detail toegelicht aan de hand van de gekozen soorten.

Indeling en keuze soorten

Er zijn vijf vissoortengroepen onderscheiden waarbinnen zes soorten nader zijn uitgewerkt:

- Marien pelagisch en demersaal met als keuzesoort Haring
- Marien bentisch met als keuzesoort Stekelrog
- Estuarien met als keuzesoort Bot
- Anadroom (paai in zoet water) met als keuzesoorten Zeeforel en Spiering
- Katadroom (paai in zee) met als enige soort Paling

Tabel 1 (zie bijlage 1) geeft een totaal-overzicht van de soorten per soortengroep met daarbij enige ecologische kenmerken.

De indeling van vissen (inclusief de rondbekken) in de vijf genoemde groepen is gebaseerd op de belangrijkste biologische eigenschappen in het kader van het onderzoek en een aantal praktische redenen;

Ten aanzien van groepen:

- Voorkomend in het gebied
- Aansluitend bij algemeen gebruikelijke terminologie
- Onderscheid in verplaatsingsmogelijkheden, -technieken en -afstanden
- Beperkt aantal

Ten aanzien van de soorten binnen de groepen:

- Ecologische relevantie
- Beleidsrelevantie
- Hoeveelheid kennis over de soort
- Representativiteit voor groep
- (Her)kolonisationsnelheid (bijv. r- en K-strategen)
- Beperkt aantal

Het argument 'beperkt aantal' is gekozen vanwege het feit dat onderhavig onderzoek een overzicht moet geven, maar dat zich een enorme diversiteit voordoet waardoor een volledig overzicht niet haalbaar zou kunnen zijn, hetgeen ook is gebleken.

Zoals te verwachten zal een indeling die niet puur en alleen op verplaatsingsaspecten is gebaseerd niet geheel scheidend kunnen werken binnen het rapport. In de tekst wordt dan ook verwezen naar aspecten die elders worden behandeld.

Afbakening studiegebied

De begrenzing voor vissoorten is conform hetgeen in de algemene inleiding hoofdstuk 1 § 1.4.3 'studiegebied' werd gedefinieerd. Bij diadrome vissoorten wordt verondersteld dat de kwaliteit de rivieren die uitkomen op de Noordzee goed genoeg is om een volledige levenscyclus door te maken.

6.2 Verplaatsingen van vissen in relatie tot externe factoren

6.2.1 Het medium water

Vrijwel alle vissoorten kunnen niet lang leven zonder water, omdat ze vooral door hun kieuwen ademen. Er zijn uitzonderingen (longvissen, slijkspringers en ei-stadia van vele eierleggende tandkarpers), maar die komen niet in het onderzoeksgebied voor en worden ook niet verwacht. Een aantal soorten kan tijdelijk zonder water als directe leefomgeving en kiest hier zelfs voor. In het onderzoeksgebied betreft het alleen de Paling (trekt over land bij gebrek aan water; zie katadrome vissoortengroep) en de Steenslijmvis (*Lipophrys pholis*) die tijdelijk kan overleven in een drooggevalle rotspoeltje.

6.2.2 Zoutgehalte

De tolerantie van vissen voor verschillende zoutgehalten (en min of meer plotselinge wisselingen daarin) verschilt sterk tussen de vissoorten alsmede tussen verschillende stadia van een soort. Deze verschillen zijn een belangrijke basis voor het onderscheid tussen de vijf gekozen vissoortengroepen.

Als enige overeenkomst voor wat betreft het zoutgehalte kan opgemerkt worden dat de vissoorten van de vijf groepen in het onderzoeksgebied niet hun gehele levenscyclus in zoet water kunnen doormaken. Van vele anadrome vissoorten zijn ook populaties bekend die zich wel kunnen handhaven in het zoete water zoals van Spiering de

zogenaamde IJsselmeerspiering en van Forel (*Salmo trutta*) de Beekforel (*Salmo trutta fario*). Dit is een ondersoort van Forel. De ondersoort die hier gekozen is als voorbeeldsoort voor de anadrome vissoortengroep is de Zeeforel (*Salmo trutta trutta*). Deze moet per definitie een deel van hun leven in zee doorbrengen. Naast anadrome en zoetwaterpopulaties van dezelfde vissoorten treedt ook vermenging op tussen dergelijke populaties doordat kruisingen plaats vinden.

Voor diadrome soorten is het van cruciaal belang voor hun levenscyclus dat migratieroutes tussen zoet en zout water en *vice versa* beschikbaar zijn (zie ook bij anadrome- en katadrome vissoorten).

Voor vele soorten geldt dat een brede zoutgehalterange getolereerd kan worden mits de gehalten niet te snel wisselen (Van Beek 1999). Elke vis zal invloed ondervinden van veranderingen in zoutgehalte alleen al middels fysiologische aanpassingen, maar ook zal de neiging tot verplaatsing ontstaan. Bij een structurele wijziging van bijvoorbeeld rivierafvoeren kan intrek verminderen (minder afvoer) of een gebied niet meer beschikbaar zijn voor zeevis door de in omvang toegenomen zoetwaterpluim (veel meer afvoer). Met name daar waar nieuwe of sterke veranderingen van zoetwaterafvoer of zoutindringing optreden zal het gebied een andere visstand krijgen alsmede een veranderde functie als migratieroute voor vis.

6.2.3 Eutrofiëring, saprobiëring en microverontreinigingen

Zoals algemeen bekend uit het zoete water kunnen directe en indirecte gevolgen van door de mens toegevoegde stoffen, ernstige gevolgen hebben voor de visstand, zoals verandering van soortensamenstelling en dichtheden, sterfte of wegtrekken door zuurstofarmoede en vergiftiging door toxische algen. Dergelijke verschijnselen treden ook in zee op. In de Duitse Bocht traden algenbloeien op (jaren 70-90) met mogelijk vissterfte tot gevolg en bovendien zullen vissen zo'n locatie/gebied mijden. De effecten betreffen ook 'verplaatsingen' van vissen en zijn daarom relevant voor deze studie.

De meeste stoffen komen via riviermondingen in zee terecht alwaar er een sterke verdunning optreedt. Vethaak (1993) heeft dergelijke vervuiling in verband gebracht met huidzweren bij Bot waarmee het aannemelijk wordt dat effecten kunnen optreden op migratie van vis. Door de aanwezigheid van, in de praktijk zelfs velerlei, natuurvreemde stoffen en/of stoffen met onnatuurlijke concentraties wordt de lokstroom anders van samenstelling waardoor vissen deze mogelijk niet herkennen en daardoor essentiële habitats niet kunnen bereiken. Met name voor de diadrome vissoorten betekent dit het uitsterven van lokale populaties en rassen (zie anadrome en katadrome vissoorten).

Voor haaien (Bruyne, de 1990) en de meeste andere soorten zijn geen directe relaties bekend tussen verontreiniging en effecten op soorten en ook niet op migratieroutes.

6.2.4 Stromingen

De waterstromen in de Noordzee zijn van cruciaal belang voor de verspreiding van organismen zoals vissoorten met pelagische stadia gecombineerd met geen of weinig zwemcapaciteit. Met name eieren en larvale stadia van vissen worden door waterstromen meegevoerd, ongewenst en gewenst, totdat het organisme sterk genoeg is om zich actief aan de stroming te onttrekken (harder zwemmen of vastmaken aan het substraat) of een geschikt habitat heeft gevonden. Met name platvissoorten, maar ook vele (jonge stadia van) andere soorten maken actief gebruik van stromingen om zich in een gewenste richting te verplaatsen onder andere door SGT (selectief getijden transport) (zie marien benthische en estariene groep).

De sterkte en richtingen van de zeestromen in de Noordzee en via de verbindingen met de Atlantische Oceaan (zie fig. 1.3 in hoofdstuk 1) zijn over langere perioden (afgelopen decennia) redelijk constant, waardoor deze factor geen sterk verschillende effecten zal hebben op de verspreiding van soorten. Over kortere perioden (weken tot jaren) kunnen aanzienlijke verschillen optreden, zoals de hoeveelheid water die door het Kanaal stroomt (mond. meded. H. van der Veer) hetgeen tot tijdelijke fluctuaties leidt voor de mogelijkheden tot passief transport met de stroom mee.

Daar waar horizontale stroming optreedt is ook altijd sprake van verticale waterbeweging (zoals door turbulentie). Dit voorkomt verticale stratificatie en is in het algemeen gunstig voor de temperatuur en zuurstofhuishouding van het water voor de vis (mond. meded. H. van der Veer en H. Witte). Ook het foerageren van meestromende vissen, met name juvenielen, wordt vergemakkelijkt, omdat door de turbulenties steeds ander water met daarin aanwezige voedseldeeltjes wordt aangevoerd.

6.2.5 Temperatuur

Temperatuur is een belangrijke variabele ten aanzien van het voorkomen en het verspreidingsgebied van zeevissen. Knijn *et. al.* (1993) geven vangsten in de Noordzee per soort per seizoen. Voor vrijwel elke vissoort wordt in elk seizoen en met name in de winter en de zomer een ander verspreidingsgebied weergegeven. Dit wordt versterkt als de dichtheden erbij worden betrokken en duidt op aanzienlijke seizoensgebonden migratie voor vrijwel alle soorten maar met sterke verschillen tussen de soorten. Voor bijvoorbeeld Schelvis lijkt er veel minder sprake van dergelijke migraties dan voor Grauwe poot (Knijn *et. al.* 1993).

De zeewatertemperatuur heeft van jaar tot jaar verschillende waarden en bovendien lijkt er een langzame maar gestage stijging van de gemiddelde temperatuur gaande, ook in de Noordzee. In het onderzoeksgebied hebben zich in de afgelopen decennia een aantal nieuwe zeevissoorten gevestigd en hebben soorten een grotere populatie gevormd mogelijk vooral als gevolg van mondiale opwarming, zoals Zeebaars, Zwarte grondel, enkele slijmvissoorten en lipvissoorten (mond. meded. H.W. Waardenburg). Daarnaast kunnen steeds meer zwervende exemplaren van zuidelijker soorten (tijdelijk) in de Noordzee leven.

De exoten die ook een populatie hebben opgebouwd, zoals de Zwarte grondel in de Grevelingen beperken zich tot nu toe tot een klein deel van de Noordzee waardoor hun impact op het gehele ecosysteem waarschijnlijk klein is zonder structurele gevolgen. Wel komen exemplaren van de Zwarte grondel vanuit de nieuwe populatie bijvoorbeeld in de Waddenzee terecht alwaar ze echter nog geen populatie hebben gevormd (mond. meded. H. Witte en H. van der Veer).

Lokale temperatuurverschillen, zoals verhoging van temperatuur door koelwaterlozing, kan voldoende zijn om ook in de winter voldoende hoge temperaturen te behouden zodanig dat een populatie van exoten langjarig in stand blijft (bijvoorbeeld van de gup bij de Hoogovens te IJmuiden in de jaren '70).

6.2.6 Visverplaatsingen met anthropogene oorzaak

De relatief intensieve visserij in het onderzoeksgebied zal in meerdere opzichten een belangrijke factor zijn bij verplaatsingen van individuele vissen tot en met de dispersie van vissoorten. Naast het wegvangen en verjagen van individuen zijn waarschijnlijk hele populaties verdwenen door visserij, maar daarmee komen tevens niches beschikbaar voor vestiging van organismen waaronder vissen (mond. meded. alle geïnterviewden). In de Tweede Wereldoorlog, toen er relatief weinig gevist werd, hebben vele soorten hun dichtheden en hun areaal weten uit te breiden.

Ten aanzien van het effect op K-strategen kan verondersteld worden dat de visserij op de Noordzee zo intensief is geweest dat vele van deze soorten gedecimeerd zijn, zoals de meeste roggen- en haaiensoorten.

Naast het vangen heeft de visserij ook andere versturende effecten die vissen verjaagd en daarmee naar andere locaties verplaatst. Het geluid van de scheepsmotoren blijkt zo'n factor te zijn (mond. meded. H. Heessen).

Allerlei vissoorten worden verspreid door de mens, ook zeevissen als Zeeforel, Houting, Atlantische Zalm en Atlantische steur.

Kweek en uitzettingen van vissoorten leveren een hogere dichtheid van soorten in gebieden ook waar het niet de bedoeling was door bijvoorbeeld ontsnappingen.

Ook de toegenomen handel in (vijver-, aquarium- en consumptie) vissoorten kan nieuwe soorten opleveren voor het gebied, zoals uitheemse steursoorten.

6.3 Mariene pelagische en demersale vissoorten

6.3.1 Algemeen

Inleiding

Tabel 1 geeft een overzicht van deze soorten (± 48 soorten in de Noordzee) met daarbij enige ecologische kenmerken. Deze vissen zwemmen vrij in de waterkolom (pelagisch) en een deel met name onder in de waterkolom, dicht bij de bodem, (demersaal) zoals Kabeljauw.

Geografisch verspreidingsgebied

Deze groep heeft een groot verspreidingsgebied evenals de meeste soorten hierbinnen. De Noordzee is voor vele soorten slechts een ondiep areaal binnen het verspreidingsgebied dat van de Oostzee tot ver westelijk op de Atlantische Oceaan reikt en van de poolcirkel tot de Atlantische kusten van Afrika.

Levensstrategie

Deze groep bevat met name eierleggende soorten met zowel bentische als pelagische eieren veelal met grote aantallen. Mede hierdoor worden de meeste soorten ingedeeld bij de r-strategen.

Verplaatsingen

De afstanden en snelheden die worden afgelegd zijn relatief groot. Met name de stroomrichting lijkt de dominante factor voor hun dispersie. De kleinere stadia (eieren en larven) gaan met de stroom mee, want zij kunnen niet anders. Uit merk-terugvangst experimenten blijkt dat grotere stadia (juvenielen en adulten) zich ook tegen de stroom in kunnen verspreiden. Ook blijkt dat van (alle) vissoorten ook een (klein) deel van de individuen gaat zwerven (*roaming*), waardoor ze in principe overal terecht kunnen komen, tot op vele honderden kilometers van waar ze begonnen. Dit in tegenstelling tot de neiging tot *homing* dat ook sterk optreedt bij verschillende vissoorten verdeeld over de onderscheiden groepen. Hierbij is sprake van een gerichte trek naar de plaatsen waar ze geboren zijn.

Van een aantal soorten, onder andere Kabeljauw en Haring, bestaan in de Noordzee min of meer gescheiden (sub)populaties die elk hun eigen migratieroutes/gebieden kennen maar ook individuen uitwisselen (Bergman *et al.* 1989).

6.3.2 Haring (*Clupea harengus*)

Keuze en status soort

Deze algemene soort is een typische bewoner van de vrije waterkolom. Overal in het studiegebied komt de soort voor tot en met de zoetere delen van estuaria hetgeen mede mogelijk is door hun hoge zouttolerantie (Van Beek 1999). De uitgestorven Zuiderzee-haring (haring kent vele rassen) zocht zelfs de meest zoete delen op om te paaien (Korringa 1973). De huidige Haring(rassen) van de Noordzee paaien in het zoute zeewater.

Haring is een van de meest (over)beviste soorten in de Noordzee en daarmee van groot en actueel belang (ICES 2001, chapter 2 North Sea Herring). Het recente beheer heeft de sterfte door visserij doen afnemen. Door de commerciële waarde is er relatief veel over de Haring bekend. Er is een ecoprofiel (Corten 1996).

Geografisch verspreidingsgebied

Haring kent vele ondersoorten, rassen en locale variëteiten (Bergman *et al.* 1989; Klinkhardt 1996; Corten 1996, 2001) die zowel een groot noord Atlantisch areaal bevolken als een enorm gebied van de noord Pacific (Klinkhardt 1996). De Noordzee beslaat slechts een fractie van het gehele verspreidingsgebied. Wel zijn enkele locale variëteiten vrijwel alleen in de Noordzee aanwezig en hebben daarbinnen weer min of meer afgebakende paai-, opgroei-, foerageer- en overwintergebieden. Het bestaan van verschillende variëteiten van haring met bijbehorende trekroutes en gewoonten is van groot belang voor dit onderzoek.

Levensstrategie

Haring zet bentische eieren op velerlei substraat van zand tot kiezel en allerlei wieren, meestal met 20.000-50.000 eieren per vis (Bergman *et al.* 1989). In de zuidelijke Noordzee wordt vooral in het voorjaar gepaaid en noordelijk daarvan in het najaar (Klinkhardt 1996). Heessen (RIVO) geeft als paaitijd het najaar voor de Haring in de zuidelijke (en westelijke) Noordzee en het voorjaar voor Haring in het Kattegat (schriftelijke communicatie).

Corten (1996) beschrijft voorjaarpaaiers in de Noordzee zoals in de mondingen van de Theems en Elbe evenals vroeger in de Zuiderzee en tot aan de Tweede Wereldoorlog ook aan de Schotse wetskust en riviermonden aldaar. Het decimeren van deze populaties heeft mogelijk te maken met klimaatsverandering waardoor het broed verminderde overlevingskansen heeft (Corten 1996).

Naast meerdere rassen die hun eigen specifieke paaitijd en paaigebieden blijken te hebben, blijkt het klimaat en de visserij een duidelijke invloed op paai- en andere leefgebieden te hebben (Corten 2001). Alleen al de 'natuurlijke' klimatologische fluctuaties blijken tot sterke veranderingen van paaigebieden te kunnen leiden binnen enkele jaren, terwijl Haring ook snel een zekere mate van plaatstrouw opbouwt binnen enkele jaren (Corten 2001).

Verplaatsingen

Heden paait de Noordzee haring vooral aan de Engelse en Schotse oostkust (Corten 1996). De larvale stadia worden door de zee- en getijdenstromen meegenomen (Bergman *et al.* 1989; Klinkhardt 1996; Corten 1996) en groeien op in de kustzone. Bij een lengte van ongeveer 10 cm verlaten ze deze om naar diepere delen te trekken (Bergman *et al.* 1989). Per jaar kan een Haring een afstand tot 3000 km afleggen (Klinkhardt 1996), maar wat daarbij de bepalende factoren zijn blijft een vraag. Wanneer de zwemcapaciteit voldoende is om aan de heersende stroomrichting te ontkomen kunnen factoren als voedselaanbod, de sterrenhemel, genetische factoren of andere externe en/of endogene factoren een sturende rol spelen bij de migratie (Klinkhardt 1996). Bij alle haringrassen is er in ieder geval een jaarlijkse migratie naar een paai-, opgroei- en een overwinteringsgebied (Klinkhardt 1996, afb 61, p 163).

Menselijke lichtbronnen kunnen 's nachts het samentrekgedrag en de zwemrichting beïnvloeden; zowel afschrikking als aantrekking is waargenomen (Klinkhardt 1996).

6.4 Mariene benthische vissoorten

6.4.1 Algemeen

Inleiding

Tabel 1 geeft een overzicht van deze soorten met daarbij enige ecologische kenmerken. Deze groep van ± 40 soorten bestaat uit de meeste platvissoorten (± 10 soorten in Noordzee), de meeste haaiensoorten (11 soorten in Noordzee) en roggen (10 soorten in Noordzee). Met name haaien en roggen onderscheiden zich als de meest duidelijke K-strategen van de andere groepen; ze zijn pas op latere leeftijd geslachtsrijp en ze krijgen relatief weinig jongen.

Ten aanzien van de platvissen kan gesteld worden dat estuaria belangrijke opgroeigebieden vormen, zoals voor de algemene en commercieel belangrijke soorten Schol, Tong en Schar, die daarmee deels eigenlijk binnen de estuariene vissengroep vallen (zie estuariene soorten).

Geografisch verspreidingsgebied

De groep van de mariene benthische vissoorten heeft een groot verspreidingsgebied evenals de meeste soorten hierbinnen. De Noordzee is voor veel soorten slechts een ondiep areaal binnen het verspreidingsgebied dat van de Oostzee naar ver westelijk op de Atlantische Oceaan reikt en van de poolcirkel tot en met de (Atlantische) kust van Afrika.

Levensstrategie

Deze groep bevat, afgezien van de platvissen en enkele kraakbeenvissoorten, vooral (eier)levendbarende soorten.

Het betreft de groep met waarschijnlijk de minst voorkomende soorten zoals roggen en haaien. De Vleet, een van de roggensoorten, is waarschijnlijk zelfs vrijwel geheel verdwenen uit de Noordzee. De visserij is daarbij een belangrijke factor waardoor slechts marginale aantallen/populaties van deze soorten over zijn in de Noordzee. Het voorkomen van een relatief geïsoleerde populatie van de Stekelrog ten oosten van Engeland (Walker 1998) kan te danken zijn aan de relatief diepe en steile delen aldaar waar niet gevestigd kan worden waardoor de roggen een refugium zouden kunnen hebben (mond. meded. H. van der Veer).

Verplaatsingen

Afgezien van de platvissen zijn de dispersie afstanden van soorten uit deze groep relatief klein (roggen maximaal enkele tientallen km per individu per jaar (Walker 1998)).

Voor haaien is de variatie tussen de soorten groter. De neiging tot homing is soms sterk (vanaf 19 km weer terugzwemmen naar vangstlocatie m.b.v. getijstroom (De Bruyne 1990)), dit duidt op standpopulaties hetgeen bijvoorbeeld voor de Hondshaai (demersale soort) is bevestigd (schrift. meded. H. Heessen). De Doornhaai bestrijkt mogelijk het hele zeegebied rondom de Britse eilanden en de Ruwe haai (demersale soort) is 's winters weggetrokken uit de Noordzee terwijl deze soort 's zomers in de Duitse Bocht gevangen wordt (schrift. meded. H. Heessen).

6.4.2 Stekelrog (*Raja clavata*)

Keuze en status soort

Deze tegenwoordig vrij zeldzame soort is een K-strateeg waardoor ze zeer gevoelig is voor massale sterfte zoals door de visserij waarschijnlijk opgetreden is. Het herstel van de populatie gaat traag en bovendien is de soort redelijk honkvast (Bergman *et. al.* 1989) waardoor herkolonisatie traag verloopt. Vroeger was deze soort onder andere langs de Nederlandse kust en in estuaria vrij algemeen maar tegenwoordig is het een ware zeldzaamheid als er een wordt aangetroffen. Vooral aan de zuidoostkust van Engeland (Walker 1998) zijn nog wel relatief veel exemplaren aanwezig. De Stekelrog is een goede indicator voor de algehele ecologische toestand van de Noordzee.

Geografisch verspreidingsgebied

De Stekelrog komt voor vanaf de kust tot 300 m diepte en van Noorwegen tot en met Zuid-Afrika, ook in de Oostzee, de Middellandse Zee en het westelijk deel van de Zwarte zee (Walker 1998). In de Noordzee komen ze vrijwel alleen ten zuidoosten van Engeland nog voor (Walker 1998).

Levensstrategie

Het is een eierleggende kraakbeenvis die ongeveer 140 tot 150 kapsels per jaar produceert. De jonge roggen zijn al 13 cm als ze uit het ei komen. Pas op een leeftijd van 9-12 jaar zijn ze geslachtsrijp en hebben dan een lengte van ongeveer 72 cm. De maximale lengte is 107 cm (Walker 1998). Het afzetten van de eieren vindt plaats in ondiepere kustwateren en estuaria in de lente (Walker 1998).

Verplaatsingen

De Stekelrog kent geen sterke dispersie. Uit merk-terugvangst experimenten blijkt dat een afstand van ongeveer 20 km per jaar voor een individu al ver is voor de algemene dispersie. Juvenielen blijven nog meer op hun plaats gedurende de eerste jaren van hun leven (Walker 1998). De seizoensgebonden paaimigratie, van de open zee naar de kust vindt plaats in de winter en het voorjaar. Hierbij kunnen de afgelegde afstanden wat groter zijn maar dan wel heel gericht, van en naar specifieke paai- en leefgebieden.

6.5 Estuariene vissoorten

6.5.1 Algemeen

Inleiding

Tabel 1 geeft een overzicht van deze soorten met daarbij enige ecologische kenmerken. Deze groep bestaat uit een 20-tal soorten. Deze groep omvat vooral soorten die benthische eieren afzetten. De Bot is de enige soort met pelagische eieren en de Puitaal en het Zeepaardje zijn de enige (eier)levendbarende soorten.

Veel soorten kunnen hun hele levenscyclus in een estuarium doorbrengen en doen dat ook met name in de Nederlandse situatie waarbij de Waddenzee ook als estuarien geldt.

Geografisch verspreidingsgebied

Deze groep als geheel heeft een groot verspreidingsgebied evenals de meeste soorten hierbinnen. De Noordzee is voor vele soorten slechts een ondiep areaal binnen het verspreidingsgebied dat van de Oostzee naar westelijke kusten van de Atlantische Oceaan reikt en van de poolcirkel tot en met de (Atlantische) kust en Afrika.

Levensstrategie

Het betreft met name r-strategen. Uitzonderingen zijn de levendbarende Puitaal, het eierlevendbarende Zeepaardje en nog een aantal eierleggende soorten met broedzorg.

Verplaatsingen

Hoewel veel soorten zich binnen het estuariene milieu ophouden wordt een deel van elke populatie met de zeestromen getransporteerd en kan zodoende vele honderden kilometers overbruggen.

De platvissoorten Bot, Schol, Tong en Schar en mogelijk vele andere vissoorten maken selectief gebruik van getijstroom; SGT (Rozemeijer 1999). Zodra de stroming de gewenste kant op gaat, begeven ze zich in de waterkolom om zich met de waterstroom mee te laten voeren.

6.5.2 Bot (*Platichthys flesus*)

Keuze en status soort

Deze nog steeds algemene soort is een r-strateg die haar eieren in de Noordzee afzet (Bergman *et al.* 1989) en massaal de estuaria intrekt, tot en met de vrijwel zoete delen, om op te groeien, ook in Nederland. Bot is een goede indicator voor veranderingen in doortrekmogelijkheden en de algehele ecologische toestand van estuaria (Bergman *et al.* 1989).

Geografisch verspreidingsgebied

Het verspreidingsgebied strekt zich uit van de Middellandse Zee en Zwarte Zee in het zuiden tot en met de Witte Zee en de Oostzee in het noorden, inclusief de tussen liggende kustgebieden van de Atlantische Oceaan (Bergman *et al.* 1989).

Levensstrategie

Deze euryhaline soort paait in de kustzone van de Noordzee op een diepte van 25-40 m en bij een zoutgehalte van 32-34 ‰, van februari tot april. Mogelijk zijn er ook populaties die in het zoete water paaieren (Bergman *et al.* 1989). De eieren en larven leven pelagisch. Zodra het larvale stadium is voltooid trekken ze estuaria binnen (Bergman *et al.* 1989).

Verplaatsingen

Zowel juveniele als volwassen stadia van Bot maken gebruik van de waterstromen. Larvale stadia stromen gewoon mee met de zeestromen waardoor ze netto verplaatsingen hebben tot vele honderden kilometers per jaar, van paai- naar opgroeigebieden, met name estuaria. Middels het selectief getijden transport bereiken

de transformerende larven en juvenielen exemplaren stroomopwaarts gelegen delen van rivieren, tot en met het traject met alleen zoet water.

Zodra de larven zich voldoende actief kunnen verplaatsen, begeven ze zich, vooral ten tijde van de juiste stroomrichting, in de waterkolom waar ze worden meegevoerd. Ook de volwassen Bot maakt op deze wijze gebruik van de stroming om zich te verplaatsen zoals naar paaigronden (Bergman *et al.* 1989).

6.6 Anadrome vissoorten

6.6.1 Algemeen

Inleiding

Tabel 1 geeft een overzicht van deze soorten met daarbij enige ecologische kenmerken. Deze groep bestaat uit een twaalfstal soorten, inclusief twee soorten Prikken.

Vele soorten kunnen hun gehele leven in het zoete water doorbrengen met zogenaamde standpopulaties ofwel 'land-locked'. In Nederland geldt dit bijvoorbeeld voor de Driedoornige stekelbaars en Spiering. De hier bedoelde vissen behoren tot de trekkende populaties die minimaal een deel van hun leven in zee doorbrengen om op te groeien. In het zoete water vindt de paai plaats, van alleen benedenstrooms, zoals bij de Spiering, tot ver stroomopwaarts zoals bij de Zalm.

Geografisch verspreidingsgebied

Deze groep heeft een groot verspreidingsgebied met name in het zoete water. In zee houden deze soorten zich vooral op in de kustzone. Zwervende exemplaren kunnen vele honderden kilometers afleggen en zich mengen met lokale populaties elders.

Levensstrategie

Het betreft allemaal eierleggende soorten die veelal grote aantallen eieren produceren.

Verplaatsingen

Hoewel een sterke homing wordt waargenomen, blijken er ook exemplaren te zijn die over kleine tot grote (enkele honderden km) afstanden gaan zwerven en zich mengen met een andere populatie.

Wanneer een populatie eenmaal geheel verdwenen is uit het stroomgebied van de Rijn, zoals van de Atlantische zalm en Atlantische steur, lijkt spontane terugkeer van de soort niet op te treden. Zwervende exemplaren kunnen dus waarschijnlijk geen nieuwe populatie stichten, zeker niet op korte termijn (tiental jaren).

6.6.2 Zeeforel (*Salmo trutta trutta*)

Keuze en status soort

Deze trekvissoort is altijd aanwezig gebleven in het stroomgebied van de Rijn en heeft daarmee een min of meer natuurlijk opgebouwde populatie behouden. Het is een van de meer kritische soorten die model staat voor het herstel van het ecosysteem van de grote rivieren met als belangrijke thema's waterkwaliteit en migreerbaarheid.

Geografisch verspreidingsgebied

Het verspreidingsgebied van de anadrome forel strekt zich uit van de kustzones en het achterland van noord Noorwegen tot en met Baskenland in het zuiden en daarnaast van IJsland, de Kaspische Zee en de Zwarte Zee (Elliott 1994).

Levensstrategie

Elliott (1994) beschrijft een grote mate van variabiliteit tussen de levenscyclussen van diverse zeeforelpopulaties. Naast zeeforel en beekforel onderkent hij ook het ecotype 'estuarine or slob trout'. Ook treedt vaak en binnen elke generatie een vermenging op tussen de deze verschillende foreltypen. Ten aanzien van de ondersoort, zeeforel, in Nederland kan de levensstrategie als volgt worden geschetst; geboren in beekjes en riviertjes van het stroomgebied van de Rijn en Maas trekken ze na één of enkele jaren naar zee alwaar ze in de kustzone opgroeien. Na enkele jaren trekken ze weer stroomopwaarts om te paaien. Vervolgens sterven de meeste zeeforellen, een deel maakt een tweede paaitrek (Vaate 1989; Elliott 1994) en mogelijk voltooit een fractie de derde paaitrek met succes.

Verplaatsingen

Het zwervgedrag van Zeeforel (Vaate 1989) maakt het mogelijk dat uitwisseling van genen tussen populaties blijft bestaan, maar zal waarschijnlijk niet kunnen leiden tot een snelle hervestiging.

6.6.3 Spiering (*Osmerus eperlanus*)

Keuze en status soort

Deze soort is altijd aanwezig gebleven in het stroomgebied van de Rijn, maar dan met name als zoetwaterstandvis, de zg. binnenspiering. Sinds de afsluitingen van de Zuiderzee en Haringvliet is de naar zee trekkende Spiering gedecimeerd, maar nog niet geheel verdwenen. Spiering is kwantitatief een erg belangrijke soort als voedsel voor velerlei grotere organismen: roofvissen, watervogelsoorten en zeezoogdieren als Zeehond, Bruinvis en misschien zelfs voor de Otter. Nederland ligt centraal in het verspreidingsgebied waarvan west Europa zelfs 50% van het oppervlakte uitmaakt (Siepel *et al.* 1993); internationaal is Nederland dus van groot belang voor de Spiering. Nieuwe estuariene gebieden kunnen weer een belangrijk leefgebied worden voor de anadrome Spiering.

Geografisch verspreidingsgebied

Het verspreidingsgebied van deze Spiering (er bestaan nog 9 soorten buiten de Noordzee) betreft de gehele Oostzee in het noordoosten tot en met de kustzone in de Golf van Biskaje in het zuidwesten (Siepel *et al.* 1993).

Levensstrategie

Bij de Vaate (1989) beschrijft de paai; van februari tot april, meestal 's nachts en in de buurt van de zoete zijde van riviermondingen, op enkele centimeters tot 17 m diepte. Eieren, tot 40.000 per wijfje, worden vastgehecht aan substraat, maar niet op slibbodem. Na 140-162 daggraden (gemiddelde temperatuur per dag maal aantal dagen) komen de eieren uit.

Vanuit het zoete water trekt de anadrome Spiering naar zee om daar op te groeien en na één of enkele jaren weer terug te gaan naar het zoete water om te paaien. De anadrome Spiering wordt, met een lengte tot ~30 cm, veel groter dan de binnenspiering.

Verplaatsingen

Spiering, ook de anadrome, kent diverse afzonderlijk te onderscheiden variëteiten (bijvoorbeeld op basis van gemiddelde aantal wervels (Vaate 1989)). Nog steeds wordt in de Waddenzee voor de Afsluitdijk relatief grote Spiering aangetroffen zoals die vroeger in de Zuiderzee als anadrome vorm aanwezig was, terwijl aan de andere zijde massaal de kleinere IJsselmeerspiering aanwezig is met een duurzame populatie (Vaate 1989). Ook bij de Haringvlietsluizen, af en toe aan de zoete kant, wordt de grotere anadrome Spiering nog wel eens aangetroffen. Hieruit mag blijken dat de soort een redelijke dispersie vertoont. Als meer estuariene situaties weer gecreëerd worden zal de dispersie mogelijk kunnen leiden tot hernieuwde aanwezigheid van anadrome Spieringpopulaties.

6.7 Katadrome vissoorten - de Paling (*Anguilla anguilla*)

Inleiding

Tabel 1 geeft een overzicht van deze soorten met daarbij enige ecologische kenmerken. Deze groep bestaat uit slechts één soort: de Paling of Aal. Van de 19 soorten Paling wordt één soort in Europa aangetroffen namelijk *Anguilla anguilla* (Tesch 1999).

Keuze en status soort

De Paling is in allerlei opzichten een zeer belangrijke soort. Zowel commercieel als ecologisch heeft deze soort vele functies en komt bovendien vrijwel overal voor, tot in de kleinste wateren diep landinwaarts.

Geografisch verspreidingsgebied

De Europese Paling wordt aangetroffen in de Atlantische Oceaan, Middellandse zee, Oostzee en Kaspische Zee en in aangrenzende streken tot ongeveer maximaal duizend kilometer landinwaarts. Voor gebieden grenzend aan de Atlantische Oceaan geldt dat in

het oosten, van en met IJsland de Europese Paling voorkomt en in het westen, in Noord Amerika de Amerikaanse paling *Anguilla rostrata* (Tesch 1999).

Levensstrategie

Hierover is veel bekend maar veel (belangrijke) informatie ontbreekt ook. Een belangrijke vraag, ook in het kader van onderhavig onderzoek, is waar, hoe en wanneer deze soort paait. De Sargassozee wordt vaak verondersteld als paaigebied, maar daar is nog nooit een bewijs van geleverd (Tesch 1999). Als glasaal (ongeveer 5-10 cm) trekken ze het zoete water in en groeien daar op. Na een aantal jaren (4-12? (Tesch 1999)) trekken de volwassen vissen (schieraal) weer naar zee bij een lengte van ongeveer 40 cm van de mannetjes en 60 cm van de vrouwtjes (Tesch 1999).

Verplaatsingen

Paling heeft in het zoete water een enorme verplaatsingcapaciteit waarbij barrières voor andere vissoorten geen probleem opleveren voor deze soort. Grote, lange, steile en vrijwel droge verbindingen tussen zoete wateren worden door Paling op eigen kracht overbrugd in tegenstelling tot alle andere vissoorten in het onderzoeksgebied. Hierbij kruipen de dieren zelfs over vochtig grasland en kunstmatige substraten. Hoe verplaatsingen zich in het zoete milieu tot stand komen is niet bekend. In het zoete water zijn en lijken allerlei factoren van invloed, zoals seizoen, licht, maanstand, luchtdruk, waterstanden, rivierafvoer, getij, temperatuur en zoutgehalte (Tesch 1999). In zee kunnen ze tot 60 km per dag migreren, maar hoe de verplaatsingsrichting wordt gestuurd is niet bekend. Het aardmagnetisch veld, waarop ook andere soorten zich oriënteren, speelt voor de Paling wellicht ook een rol (Tesch 1999).

6.8 Samenvatting en conclusies vissen

6.8.1 Samenvatting

De relevante informatie met betrekking tot de biogeografie van de onderzochte vissoorten zijn samengevat in het onderstaande overzicht. Deze informatie geeft vooral een beeld van de diversiteit aan biogeografische eigenschappen binnen de groep 'vissen'.

Soortengroep	marien pelagisch en demersaal	marien bentisch	estuarien	anadroom	anadroom	katadroom
Voorbeeldsoort	<i>Haring</i>	<i>Stekelrog</i>	<i>Bot</i>	<i>Zeeforel</i>	<i>Spierring</i>	<i>Paling</i>
Verspreidingsgebied						
	groot deel noordelijke Pacific en Atlantic inclusief gehele Noordzee	vanaf de kust tot 300 m diepte en van Noorwegen tot en met Zuid-Afrika, ook in de Oostzee, de Middellandse Zee en het westelijk deel van de Zwarte zee	de Middellandse Zee en Zwarte Zee in het zuiden tot en met de Witte Zee en de Oostzee in het noorden	de kustzones en het achterland van noord Noorwegen tot en met Baskenland in het zuiden en daarnaast van IJsland, de Kaspische Zee en de Zwarte Zee	de gehele Oostzee in het noordoosten tot en met de kustzone in de Golf van Biskaje in het zuidwesten	in de Atlantische Oceaan, Middellandse zee, Oostzee en Kaspische Zee en in aangrenzende streken tot ongeveer maximaal duizend kilometer landinwaarts
Levensstrategie						
	r-strategie, meerdere rassen en populaties, diverse typen en wisselende paaiplaatsen	K-strategie, afzonderlijke paaigebieden, pas na ± 10 jaar geslachtsrijp	K-strategie. Paai in zee, opgroei ook in brak (estuaria)	Anadroom, volwassen wordend in kustwater	Trek naar zee met name kust, na één of enkele jaren naar zoet water om te paaien	Katadroom, wordt volwassen in zoet water
Verplaatsingen						
	met waterstromen, gericht naar paaigebieden en zwerven	Dispersie < 20 km, gerichte trek tussen leef- en paaigebied, Zwerven	met waterstromen gericht naar paai- en opgroeigebied, zwerven	Juveniel met stroom naar zee, 'zwervend' in zee, gericht stroomopwaartse paaitrek, soms in andere rivieren	Juveniel naar zee, 'zwervend' in zee, gerichte paaitrek, soms naar andere estuaria	In zee kunnen tot 60 km per dag maar hoe gestuurd is niet bekend

6.8.2 Kennisleemten

In de bestaande literatuur is veel te vinden over de vissoorten, vooral over de vis op zich en hun habitats. De eisen aan habitats geven indirect relevante aanwijzingen voor (de eisen aan en) het gebruik van migratieroutes, maar de daadwerkelijk afgelegde weg komt beperkt in zicht. Grootschalige massale verplaatsingen zijn voor de meer voorkomende soorten wel bekend, maar verplaatsingen van kleinere delen van jaarklassen (o.a. van de groep die gaat zwerven) komen weinig aan bod, terwijl deze juist belangrijk kunnen zijn als het om (her)vestiging gaat.

Onderzoeksprogramma's gericht op migratieroutes van vissen zijn en worden met name uitgevoerd voor commerciële soorten en daarbij worden belangrijke aspecten in het kader van deze studie vaak niet meegenomen. Ten aanzien van de trekroutes van Paling door het onderzoeksgebied is vrijwel niets bekend, terwijl het een belangrijke soort is, de stand chronisch achteruit gaat en het onbekend is waardoor dit komt. Globale indicaties van trekroutes zijn min of meer toevallig bekend geworden uit vangstdata van Zweedse onderzoekers (mond. meded. W. Dekker) maar veel weten we dus nog steeds niet.

Al dan niet aanwezige genetische verschillen tussen populaties moeten als ecologisch relevant worden beschouwd, omdat het onderscheid mogelijk maakt tussen rassen, ecotypen en andere verdelingen van een soort. Het mondiale beleidsuitgangspunt 'behoud en verbetering van natuurlijke biodiversiteit' maakt genetische verschillen sowieso relevant om te onderkennen. Het genetisch onderzoek van soorten in een ecosysteem is echter pas recent goed op gang gekomen. De kennisleemte die aanwezig is over de genetica van vissoorten is misschien wel de belangrijkste binnen dit onderzoekskader.

6.8.3 Conclusies

- Verplaatsingen van organismen zijn onontbeerlijk voor het voortbestaan van alle genoemde vissoorten en prikken (rondbekken).
- Voor eieren, larven en juvenielen is transport met waterstromen (getijde- en zeestromen) van groot belang om de juiste opgroeigebieden te bereiken.
- Volwassen exemplaren verplaatsen zich ook actief, tegen de richting van de waterstroom in om bijvoorbeeld te paaien.
- Vele soorten komen voor met verschillende populaties die ook genetisch kunnen verschillen en bovendien eigen verplaatsingspatronen hebben. De keuze van 'soort' als laagst te onderscheiden biologische eenheid in een biogeografisch kader doet niet volledig recht aan de diversiteit aan verplaatsingspatronen waarmee rekening gehouden moet worden.
- Het kwantitatieve aspect van migratie is belangrijk: hoeveel, hoe snel, waar wel en waarheen en is er al dan niet sprake van hervestiging van een nieuwe duurzame populatie. Het kwalitatieve karakter van de literatuur en kennis over migratieroutes en hervestiging heeft deze vragen vrijwel onbeantwoord gelaten.

- Nader onderzoek is noodzakelijk om:
 - Verschillen in verplaatsing (o.a. door genetische verschillen) binnen een soort beter in beeld te krijgen;
 - De kwantiteit (in ruimte en tijd) van verplaatsingen te bepalen;
 - Het ontstaan en handhaven van nieuwe populaties beter te begrijpen. Hierbij zullen dan ook de overige ecologische en populatie-dynamische (r- en K-strategie) kennis van soorten meegenomen moeten worden.

6.9 Literatuur vissen

- Bergman, M.J.N., A.D. Rijnsdorp, A.D. Vethaak & R. Boddeke, 1989. Ecologisch Profiel Vissen; referentietoestand, huidige toestand, ecologie, ingreep-effectkennis. RWS-DGW.
- Beek, G.C.W. van, 1999. Literatuurstudie naar zouttolerantie en gerelateerde parameter van vissoorten in het benedenrivierengebied. Bureau Waardenburg, Culemborg i.o.v. RIZA. Rapportnummer 99.58.
- Bruyne, R.H. de, 1990. Ecologische Profielen vis en schelpdieren; MO 90-207. RIVO, IJmuiden.
- Corten, A., 1996. Ecoprofiel haring. RIVO-DLO rapport CO59/95. RIVO/DLO, IJmuiden.
- Corten, A., 2001. Herring and Climate; changes in the distribution of North Sea herring due to climate fluctuations. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen. ISBN 90-6464-008-4.
- Daan, N., 2000. De Noordzee-visfauna en criteria voor het vaststellen van doelsoorten voor het natuurbeleid. RIVO Rapport CO31/00.
- Elliot, J.M., 1994. Quantitative Ecology and the Brown Trout. Oxford University Press, New York.
- ICES, 2001. North Sea Herring (deel van rapport op internet).
- Klinkhardt, M., 1996. Der Hering *Clupea harengus*. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 199. Westarp Wissenschaften, Magdenburg.
- Knijjn, R.J., T.W. Boon, H.J.L. Heessen & J.R.G. Hislop, 1993. Atlas of North Sea Fishes. Based on bottom-trawl survey data for the years 1885-1987. ICES Coöperative Research Report No. 194. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.
- Korringa, P., 1973. De Weervisserij in de Oosterschelde. Zeeuws Tijdschrift Nr. 4: 106-110.
- Paepke, H.-J., 1996. Die Stichlinge Gasterosteidae. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 10. Westarp Wissenschaften, Magdenburg.
- Rozemeijer, M.J.C., 1999. Van ei tot kinderkamerbewoner. Een literatuuronderzoek naar de potentiële invloed van kunstringrepen op het transportproces van vislarven en andere factoren en processen die van belang zijn voor de jaarklassterkte van vissen. RIKZ.
- Siepel, H., R.J. Knijjn, F.J.J. Niewold & H.J.L. Heessen, 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna. 2. De aquatische fauna. IBN-rapport 023. IBN, Wageningen.
- Tesch, F.-W., 1999. Der Aal; 3., neubearbeitete Auflage. Blackwell Wissenschafts Verlag.

- Vaate, A. bij de, 1989. Rekolonisatiemogelijkheden van het stroomgebied van de Rijn voor riviertrekvissen en echte riviervissen: samenvatting van een literatuurstudie verricht door het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek. DBW/RIZA nota 89.048. RWS Dienst Binnenwateren/RIZA, Lelystad.
- Vethaak, D., 1993. Fish disease and marine pollution. Proefschrift UvA.
- Walker, P.A., 1998. Fleeting Images, Dynamics of North Sea Ray Populations. Academisch Proefschrift. Universiteit van Amsterdam.

Bijlage 1 Overzicht van de algemene vissoorten per groep met enige ecologische informatie

Tabel 1. Overzicht van de algemene vissoorten (n=115) per groep met enige ecologische info (legenda zie tekst van rapport) (naar Beek 1999)
Voor een totaalijst van alle 256 vissoorten waargenomen in de Noordzee wordt verwezen naar Daan (2000).

nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	synoniemen	Algemene ecologische info				
			Ecol. gilde	habitat	bodem	voedsel	voortplanting
Mariene pelagische en demersale soorten							
Adderzeenaald	Entelurus aequoreus		ma	d	m,v	?	W
Ansjovis	Engraulis encrasicolus		ms	p	n.v.t	p	Op
Blauwe wijting	Micromesistius poutassou		ma	p	n.v.t	i	Op
Bokvis	Boops boops		ma	d	m	o	Op
Braam	Brama brama		ma	p	n.v.t	if	Op
Diklipharder	Chelon labrosus	Mugil chelo; Crenimugil l.	ms	d	r,v	p,j,d	Op
Dwergbolke	Trisopterus minutus		ma	d	r	if	Ob
Frans tong	Solea lascaris		ma	d	f	i	Op
Gaffelmakreel	Lamna nasus		ma	p	n.v.t	if	Op
Gesp	Belone belone		ms	p	n.v.t	if	Ov
Gelekte gladde haai	Mustelus asterias		ma	d	m	if	W
Gelekte lipvis	Labrus bergylta		ma	d	r,v	i	Os
Gladde haai	Mustelus mustelus		ma	d	m	i	V
Goudharder	Liza aurata	Mugil auratus	ms	p	n.v.t	p,j,v	Op
Haring	Clupea harengus		mj	p	n.v.t	if	Ob
Haringhaai	Lamna nasus		ma	p	n.v.t	f	W
Hek	Merluccius merluccius		ma	d	m	f	Op
Hondshaai	Scyliorhinus canicula		ma	d	f	if	Os
Horsmakreel	Trachurus trachurus		ma	d	s	if	Op
Kabeljauw	Gadus morhua		mj	d	f	if	Op
Kathaa	Scyliorhinus stellaris		ma	d	r	if	Os
Kliplipvis	Ctenolabrus rupestris		ma	d	r,v	i	Og
Koningsvis	Lampris guttatus	L. luna	ma	p	n.v.t	if	Op
Koolvis	Pollachius virens		ma	d	r	if	Op
Koornaarvis	Atherina presbyter	Hepsetia p.	mj	p	n.v.t	if	Ov
Leng	Molva molva		ma	d	r	if	Ob
Lichtend sprotje	Maurolus muelleri		ma	p	n.v.t	i	Op
Maanvis	Mola mola		ma	p	n.v.t	i,v	Op
Makreel	Scomber scombrus		ma	p	n.v.t	if	Op
Makreelgeep	Scomberesox saurus		ma	p	n.v.t	p,j,f	Op
Noorse Meun	Ciliata septentrionalis		ma	p	n.v.t	i	Op
Ombervis	Argyrosomus regius	A. regium; Sciaen aquila	ma	p	n.v.t	if	Op
Pollak	Pollachius pollachius		mj	d	r	f	Op
Reuzehaai	Cetorhinus maximus		ma	p	n.v.t	p	V
Rode poon	Trigla lucerna		mj	d	f	if	Ob
Roodbaars	Sebastes marinus		mj	p	n.v.t	if	W
Ruwe haai	Galeorhinus galeus		ma	d	s	if	W
Sardien/Pelsier	Sardina pilchardus		ma	p	n.v.t	p,j	Op
Schelvis	Melanogrammus aeglefinus		ma	d	m	if	Ob
Sprot	Sprattus sprattus		ms	p	n.v.t	p	Op
Steenbolke	Trisopterus luscus		mj	d	m	if	Ob
Trekervis	Balistes carolinensis		ma	d	r,v	i	Og
Wijting	Merlangius merlangus		mj	d	f	if	Ob
Zeebaars	Dicentrarchus labrax	Morone l.	mj	d	m	if	Op
Zeebrasem	Pagellus bogaraveo	P. centrodontus	mj	d	m	o	Op
Zeevolf	Anarhichas lupus		ma	d	r	i	Ob
Zonnevis	Zeus faber		ma	p	r,v	if	Op
Zwarte vis	Centrolophus niger		ma	p	n.v.t	p,j,f	Op
Mariene benthische soorten							
Congeraal	Conger conger		ma	b	r	if	Op
Doomhaai	Squalus acanthias		ma	b	f	if	W
Driedradige meun	Gadropsarus vulgaris		ma	b	r	if	Op
Dwergtong	Buglossidium luteum		ma	b	s	i	Op
Engelse poon	Aspitrigla cuculus		ma	b	f	if	Ob
Gelekte gnet	Zeugopterus punctatus		ma	b	r	if	Ob
Grauwe poon	Eutrigla gurnardus		ms	b	s	if	Op
Griet	Scophthalmus rhombus		mj	b	f	if	Ob
Groene zeedonderpad	Enoplys bubalis	Taurulus b.; Acanthocottus b.	ma	b	r,v	if	Ov
Grote pieterman	Trachinus draco		ma	b	f	if	Op
Heilbot	Hippoglossus hippoglossus		ma	b	f	if	Op
Kleine roodbaars	Sebastes viviparus		ma	b	r	if	W
Kleine slakdolf	Liparis montagui		ma	b	r,v	i	Ov
Kleurige grondel	Pomatoschistus pictus		ma	b	s	i	Ob
Lange schar	Hippoglossoides platessoides		ma	b	f	if	Op
Lorano's grondel	Pomatoschistus loranoi		ma	b	s	i	Op
Mul	Mullus surmuletus		ma	b	r	i	Op
Noorse zandspijering	Ammodytes marinus		ma	b	s	p,j,f	Ob
Pijlstaartrog	Dasyatis pastinaca		ms	b	f	if	W
Pitvis	Callionymus lyra		ma	b	f	i	Op
Rasterpitvis	Callionymus reticulatus		ma	b	s	i	Op
Schar	Limanda limanda		mj	b	s	if	Ob
Schol	Pleuronectes platessa		mj	b	f	i	Op
Schurftvis	Arnoglossus laterna		ma	b	f	if	Ob
Smelt	Ammodytes lanceolatus	Hyperoplus l.	ma	b	s	p,f	Ob
Snotlf	Cyclopterus lumpus		ms	b	r	if	Og
Stekelrog	Raja clavata		ma	b	s	i	Os
Tarbot	Scophthalmus maximus	Psetta maxima	mj	b	f	f	Op
Tong	Solea solea	S. vulgaris	mj	b	f	i	Op
Tongschar	Microstomus kitt		ma	b	r	i	Op
Vijfdradige meun	Ciliata mustela	Onos mustelus	ms	b	m	f	Op
Vleet	Raja bats		ma	b	s	if	Os
Zeeduivel	Lophius piscatorius		ma	b	m	f	Os
Zeeengel	Squatina squatina		ma	b	f	if	W
Zeekarper	Spondylosoma cantharus		mj	b	m,v	o	Og
Estuariene soorten							
Bot	Platichthys flesus	Pleuronectes f.	er	b	f	if	Op
Botervis	Pholis gunnellus		er	b	m,v	i	Og
Brakwatergrondel	Pomatoschistus microps		er	b	s	i	Ob
Dikkopje	Pomatoschistus minutus		er	b	s	i	Ob
Dunlipharder	Liza ramada	Mugil capito	an	p	n.v.t	p,j,d,v	Op
Glasgrondel	Aphia minuta	Aphyia plucida	er	p	n.v.t	p	Os
Grote zeenaald	Syngnathus acus		er	b	m	if	Os
Hamasmannetje	Agonus cataphractus		er	b	f	i	Ov
Kleine koornaarvis	Atherina boyeri		er	p	n.v.t	p,j	Ov
Kleine wormzeenaald	Nerophis lumbriciformis		er	b	r,v	if	Og
Kleine zeenaald	Syngnathus rostellatus		er	b	s,v	i	Os
Pulbaal	Zoarces viviparus		er	b	m,v	i	V
Slakdolf	Liparis liparis		er	b	n.v.t	if	Ov
Trompetterzeenaald	Syngnathus typhle	Siphonostomus t.	er	d	f,v	if	Os
Vorskwab	Raniceps raninus		er	b	m	if	Ob
Zandspijering	Ammodytes tobianus	A. lancea	er	b	s	p	Ob
Zeedonderpad	Myoxocephalus scorpius		er	b	f,v	if	Og
Zeepaardje	Hippocampus ramulosus		er	d	m,v	i	W
Zeestekelbaars	Spinachia spinachia		er	d	r	i	Os
Zwarte grondel	Gobius niger		er	b	f,v	ij,f	Ob
Anadrome soorten							
Driedoornige stekelbaars	Gasterosteus aculeatus		an	p	n.v.t	if	Og
Elt	Alosa alosa		an	p	n.v.t	p	Ob
Fint	Alosa fallax		an	p	n.v.t	p,f	Ob
Grote marene	Coregonus lavaretus		an	p	n.v.t	p,f	Ob
Houting	Coregonus oxyrinchus		er	p	n.v.t	p,j	Ob
Rivierprik	Lampetra fluviatilis	Petromyzon f.	an	b	f	f (paras.)	Os
Spijering	Osmerus eperlanus		an	p	n.v.t	if	Ob
Steur	Acipenser sturio		an	d	s	if	Ob
Zalm	Salmo salar		an	p	n.v.t	ij,f	Os
Zeeforel	Salmo trutta trutta		an	p	n.v.t	ij,f	Os
Zeeprk	Petromyzon marinus		an	b	f	f (paras.)	Os
Katadrome soorten							
Paling	Anguilla anguilla		ka	b	f	p,j,i,f	Op

Toelichting tabel 1:

Verdeling over **ecologische gilden** met als indeling:

- an: anadrome soort, die een estuarium als trekroute gebruikt tussen paai- en opgroeigebied, eieren legt in het zoete water en volwassen wordt in zee;
- ka: katadrome soort, die een estuarium als trekroute gebruikt tussen paai- en opgroeigebied, eieren in zee afzet en volwassen wordt in zoet water;
- er: estuariene soort; totale levenscyclus mogelijk in een estuarium maar ook (deels) in zee en/of zoetwater;
- ma: mariene soort;
- mj: mariene soort, waarvan de jonge exemplaren ook kunnen opgroeien in een estuarium;
- ms: mariene soort, die in een vast seizoen een estuarium kan bezoeken meestal in volwassen stadium.

Habitat en bodemgebondenheid;

- p: pelagisch
- d: demersaal (in de waterkolom maar dicht bij de bodem)
- b: bentisch, onderverdeeld in;
 - s: zandige bodem, alleen op zand
 - f: zachte bodem (zand, slib en/of fijn grind)
 - r: harde bodem (rots en, stenen, keien)
 - m: geen voorkeur
 - v: in of boven vegetatie

Voedselcategoriën;

- p: plankton
- i: invertebraten (macrozoöbenthos)
- f: vis
- v: planten
- d: detritus (dood organisch)
- o: omnivoor

Voortplanting;

- v: levendbarend
- w: eierlevendbarend
- o: eierlegend, onderverdeeld in;
- op: pelagische eieren
- ob: bentische eieren
- og: bescherming van de eieren door een ouder
- os: eieren in een nest of anderszins beschermend (buidel)
- ov: eieren tussen of op vegetatie



Vogels

7 Vogels

In § 7.1 worden algemeen geldende verschijnselen voor de hoofdgroep vogels beschreven. In de volgende paragrafen 7.2 t/m 7.4 komen de in § 7.1.4 onderscheiden soortgroepen aan bod. Paragraaf 7.5 bevat de samenvatting, de conclusies en de kennislacunes. In § 7.6 staat de literatuurlijst.

7.1 Inleiding

In de jaarcyclus van een vogel zijn een aantal fasen te onderscheiden. Afhankelijk van de soort worden de verschillende fasen op min of meer dezelfde plek doorgebracht (standvogels) of in ruimtelijk gescheiden gebieden (trekvogels). Het verspreidingsgebied van een vogelsoort omvat een aantal componenten die samenhangen met deze cyclus: broedgebied, doortrekgebied en overwinteringsgebied. Bij standvogels vallen deze drie samen, dit in tegenstelling tot de geografisch gescheiden broed- en overwinteringsgebieden bij trekvogels.

Het leven van een vogel kan beschouwd worden als een energetisch vraagstuk (Kooijmans 1993). Een soort komt in principe in die gebieden voor waar gedurende een bepaalde tijd aan de dagelijkse energiebehoefte wordt voldaan (balans tussen energieuitgave en energieopname). Een van de drijvende krachten voor de trek van vogels is de noodzaak om de energiebalans minimaal neutraal te houden; ongunstige perioden kunnen door trek worden vermeden. Binnen dit gegeven zal het habitat ook aan aanvullende voorwaarden als nestgelegenheid, baltsmogelijkheden (broedtijd), slaap- en/of rustgebieden (niet-broedtijd) moeten voldoen, wil een soort voor kunnen komen. Daarnaast kunnen deze voorwaarden afhankelijk zijn van leeftijd (juveniel, subadult en adult).

Een vogelsoort komt niet in alle gebieden met ogenschijnlijk geschikt habitat voor. Of een soort daadwerkelijk in een gebied voorkomt wordt mede bepaald door:

- De ligging van het betrokken gebied binnen het huidige verspreidingsgebied, of
- De ligging van het betrokken gebied ten opzichte van het huidige verspreidingsgebied

Binnen dit gegeven zijn verschillende schaalniveau's mogelijk die samenvallen met de begrippen als populatie, deelpopulatie of metapopulatie. In alle gevallen spelen soortspecifieke eigenschappen, - de zogenaamde life-history-traits reproductie, overleving en dispersie - een bepalende rol in het al dan niet voorkomen van een soort op een bepaalde plek. Door verschillen in deze parameters over de jaren en tussen gebieden ontstaat dynamiek in het voorkomen van een soort; zowel in de tijd als in de ruimte.

In dit hoofdstuk wordt beschreven welke biogeografische aspecten een rol spelen in voorkomen van vogels, in het bijzonder in en langs de zuidelijke Noordzee. Als eerste

wordt ingegaan op de levenscyclusfasen van vogels in ruimte en tijd. Daarna wordt deze thematiek op verschillende schalen van tijd en ruimte besproken.

Tot slot wordt stilgestaan bij verschillende typen verplaatsing; met als belangrijkste dispersie. Deze speelt een belangrijke rol in de uitwisseling binnen een metapopulatie en in de kolonisatie van onbezet gebied.

Het tweede deel van dit hoofdstuk wordt voor een aantal karakteristieke vogelsoorten een overzicht gegeven van de life-history-traits en wordt ingegaan op de vraag of er mogelijk biogeografische bottlenecks zijn in het voorkomen in en langs de zuidelijke Noordzee; in het bijzonder het Nederlandse kustgebied.

7.1.1 Levenscyclus fasen in ruimte en tijd

De jaarlijkse levenscyclus van een vogel omvat vier belangrijke fasen:

- Broeden
- Ruien
- Trekken
- Overwinteren

Broeden

Voor het broeden zijn vogels gedurende een bepaalde tijd gebonden zijn aan één plek. Buiten het broedseizoen zijn ze flexibeler in hun verspreiding. Na de broedtijd (soms al tijdens) worden belangrijke delen van het verenkleed vervangen. Bepaalde soorten vliegen hiertoe naar speciale ruigebieden (met name watervogels). Trekvogels gaan daarna naar hun overwinteringsgebied; alwaar ze een bepaalde tijd verblijven. Na de voorjaarstrek begint de cyclus weer van voren af aan.

Aangenomen wordt dat in het centrum van het broedverspreidingsgebied de reproductie en overleving mede bepaald worden door de dichtheid waarin een soort voorkomt (dichtheidsafhankelijkheid). Langs de randen van het areaal, bij een lagere dichtheid, kunnen reproductie en overleving onafhankelijk zijn van de locale dichtheid.

Ruien

Het verenkleed van een vogel slijt en wordt daarom periodiek vervangen door een nieuw verenkleed. De vervanging van de arm- en handpennen heeft invloed op het vliegvermogen van een vogel. Soorten die deze veren min of meer gelijktijdig verliezen kunnen dan een tijd niet vliegen. Deze soorten stellen speciale eisen aan de veiligheid van hun ruiplek; dit geldt met name voor zwemmende watervogels. Ruien vergt extra energie, concentraties van ruiende vogels worden daarom vooral in voedselrijke gebieden aangetroffen.

Soorten die voor hun rui afhankelijk zijn van speciale ruiplekken kunnen zich hiertoe over geruime afstand verplaatsen; de zogenaamde ruitrek. De gebieden die hiervoor worden gebruikt, liggen vaak in regio's die van oudsher voor dit doel worden gebruikt. In deze

regio's is het aantal vogels dat van een gebied gebruik maakt onderhevig aan veranderingen, die mede bepaald worden door de kwaliteit van het gebied. De Delta van Zuidwest-Nederland en de Waddenzee worden door veel steltlopers gebruikt als ruigebied (Boere 1976, Meininger & van Swelm 1989).

Trekken

Trekkende soorten kunnen worden onderverdeeld in korte afstandtrekkers (binnen Europa) en lange afstandtrekkers (Europa-Afrika).

Korte afstandtrekkers zijn soorten die dichtbij het broedgebied overwinteren. De noordrand van het overwinteringsgebied en de zuidrand van het broedgebied overlapt soms. De lange afstandtrekkers gaan ver naar het zuiden om de winter door te brengen. In milde winters overleven van de eerste groep relatief veel exemplaren. Deze vogels kunnen in het voorjaar als eerste de (beste) broedplekken bezetten en zijn daarmee in het voordeel ten opzichte van hun soortgenoten die zuidelijker overwinteren. Na een strenge winter is de tweede groep in het voordeel, omdat de eerste sterk is uitgedund.

Binnen sommige soorten komen op het niveau van deelpopulaties zowel korte als lange afstandtrekkers voor; en spreekt men van oversprongtrek (leap-frog migration). Daarbij overwinteren noordelijke populaties ten zuiden van de zuidelijke populaties. De laatstgenoemde groep kan zelfs geheel of gedeeltelijk standvogel zijn. Door ver naar het zuiden te trekken ontspringen de noordelijke broedvogels eventuele effecten van strenge winters (verhoogde sterfte), terwijl de zuidelijke broedvogels hier sterk nadelige effecten van kunnen ondervinden.

Het doortrekgebied is dat gebied waar een vogel alleen tijdens de trek tijdelijk aanwezig is en in de broedtijd en winter ontbreekt. Bij soorten met een geografische gescheiden broed- en overwinteringsgebied is dit het tussenliggende gebied. Bij soorten waar deze in elkaar overgaan of overlappen geldt de term doortrekgebied vaak nog wel voor (deel)-populaties.

Voor veel landvogels is het doortrekgebied een continuüm met daarbinnen geschikte en minder geschikte habitatplekken. Ook voor 'echte' zeevogels geldt dit. Voor kustgebonden soorten (bijvoorbeeld steltlopers) die zijn aangewezen op de overgang van land en zee (estuaria, waddenkusten) is het aantal geschikte plekken vaak beperkt. Deze soorten concentreren zich vaak in grote aantallen in relatief kleine gebieden, waarbij de volgende geschikte plek op tientallen, honderden of duizenden kilometers afstand kan liggen. Naar aanleiding hiervan is het begrip hink, stap, sprong in de ornithologische literatuur geïntroduceerd (Piersma 1986).

Een doortrekgebied van een soort kan door verschillende populaties worden gebruikt waarbij de timing van de doortrek van populatie tot populatie (of ondersoort) verschilt.

Overwinteren

Het overwinteringsgebied is een geografisch min of meer vast omlijnd gebied. Hier kunnen soorten een conservatieve strategie volgen en een (voedsel) territorium vestigen of een opportunistische strategie. In het laatste geval concentreren ze zich in geschikte voedselgebieden en verhuizen op het moment dat de omstandigheden zich wijzigen; denk aan vorstvluchten van Kieviten, Kramsvogels en Scholeksters. Binnen één soort kunnen ook beide strategieën voorkomen.

Voor een aantal soorten is aangetoond dat eerstejaars (of subadulte) vogels verder (zuidelijker) van hun geboorteplek overwinteren dan adulten van hun broedplek (Cristol *et al.* 1999). De onderliggende factor voor dit fenomeen is vermoedelijk het bestaan van concurrentie in de noordelijke overwinteringsgebieden. Bij de Strandplevier in de VS is gevonden dat trekkende populaties grotere dispersieafstanden optreden dan onder vogels van residente populaties (Stenzel *et al.* 1994). Dit kan er toe leiden dat noordelijke trekvogels, na een overwintering in het zuiden, tussen hun niet-trekkende zuidelijke soortgenoten tot broeden komen.

7.1.2 Schaal

Het areaal waarin een soort voorkomt is begrensd. Juist aan de randen van het verspreidingsgebied ondervindt een soort relatief extreme omstandigheden. Hierop kan in eerste instantie gereageerd worden met speciale fysiologische en/of morfologische aanpassingen. Echter, ergens wordt een grens bereikt waarbuiten de soort niet meer wordt aangetroffen. Komt de soort wel voor, dan kan het voorkomen op verschillende schaalniveaus worden benaderd; zowel in de tijd als in de ruimte.

Ruimtelijke schaalniveau's

Het hoogste schaalniveau omvat het verspreidingsgebied van een soort. Voor de soorten die in deze studie relevant zijn omvat het verspreidingsgebied delen van een continent, een geheel continent of meerder continenten.

Binnen een verspreidingsgebied van een soort kunnen deelpopulaties worden onderscheiden. Deze onderscheiden zich op grond van één of meer kenmerken. Bij trekkende soorten met geografisch gescheiden overwinteringsgebieden worden in het broedgebied vaak verschillende deelpopulaties onderscheiden; de zogenaamde flyway-populaties (Rose & Scott 1997). Zo overwinteren de Brandganzen van Spitsbergen op de Britse Eilanden en die uit Siberië in West-Europa. Daarnaast kunnen binnen het broed- of overwinteringsgebied (deel)populaties of ondersoorten worden onderscheiden op grond van verschil in lichaamsmaten of andere kenmerken (Engelmoer & Roselaar 1999); bijvoorbeeld de artische en borelae goudplevieren.

In de afgelopen twee decennia heeft het begrip metapopulatie sterke opmars gemaakt. Een metapopulatie wordt omschreven als een aantal groepen van individuen die verschillende ruimtelijk gescheiden habitatplekken bewonen en waartussen, in beperkte mate, uitwisseling bestaat (Burgman *et al.* 1993). Vooral voor bos- en moerasvogels is het concept van metapopulaties uitgewerkt en in verschillende studies toegepast.

Dispersie is hierin een sleutelfactor voor het voortbestaan van het netwerk. (Opdam 1991, Opdam *et al.* 1995, Newton 1998, Foppen 2001). Op grond van het concept metapopulatie kan de verspreiding van broedvogelsoorten op regionaal niveau mede worden verklaard.

Het volgende schaalniveau wordt bepaald door groepen individuen die gebruik maken van een ruimtelijk begrensde habitatplek. Wanneer alle functies binnen dezelfde habitatplek plaatsvinden, is de verspreiding in tijd en ruimte min of meer constant. Indien verschillende habitatplekken een verschillende functie hebben, dan kan de verspreiding op het ene moment verschillen van die op het andere moment. Ruimtelijk gescheiden habitatplekken impliceren ook vliegbewegingen tussen de plekken. Voorbeelden zijn broedkolonies op het land en foerageergebieden op zee, of gescheiden rust- en foerageergebieden onder steltlopers van het intergetijdegebied.

Het laagste schaalniveau is de verblijfplaats van de individuele vogel (broedplaats, foerageerplek). De omstandigheden waaronder de individuele vogel tracht te overleven en tot reproductie te komen, zijn daarmee via een aantal tussenstappen bepalend voor het verspreidingspatroon van een soort.

Temporele schaalniveau's

Verspreidingspatronen van vogels zijn onderhevig aan veranderingen. De huidige verspreiding van veel soorten verschilt aanmerkelijk van die tijdens de laatste ijstijd. Binnen het tijdsbestek van de afgelopen 10.000 jaar zijn hele trekstrategieën tot ontwikkeling gekomen (Piersma 1992, Joseph *et al.* 1999).

Ook binnen kortere tijdsbestekken veranderen verspreidingsgebieden met het klimaat als drijvende kracht. Door Burton (1989) is een overzicht gegeven van de veranderingen in de twintigste eeuw onder Europese soorten. Tijdens een warmere periode in de jaren dertig en veertig hebben verschillende zuidelijke soorten zich in noordelijke richting uitgebreid; Europese kanarie en Grote gele kwikstaart. Bekende voorbeelden onder zeevogels zijn de zuidwaartse uitbreiding van de Noordse stormvogel (Williamson 1996) en de Eidereend (Cramp & Simmons 1977). In recente tijden is de mens eveneens een verklarende factor in de veranderingen in de verspreiding van soorten geworden. De neergang en het lokaal uitsterven van visetende soorten als Grote stern, Visdief en Aalscholver zijn het gevolg van de toepassing van gechloreerde koolwaterstoffen in landbouwvergiften (Brenninkmeijer & Stienen 1992, Stienen & Brenninkmeijer 1992, Van Eerden & Gregersen 1995). Na een verbod op deze stoffen en een betere bescherming hebben deze populaties zich (gedeeltelijk) hersteld.

Bepaalde eigenschappen, bijvoorbeeld de trekstrategie van een soort, kunnen binnen het bestek van enkele decennia veranderen. Zo is het aantal Zwartkoppen dat vanuit Midden-Europa op de Britse Eilanden overwintert sinds 1975 zeer sterk toegenomen (Berthold 1996). Het vermoedelijke mechanisme berust op een genetische eigenschap (trek naar noordwest) die mogelijke als gevolg van een veranderend klimaat van de onvoordelige naar de voordelige kant is gegaan (uitselecteren versus inkruisen).

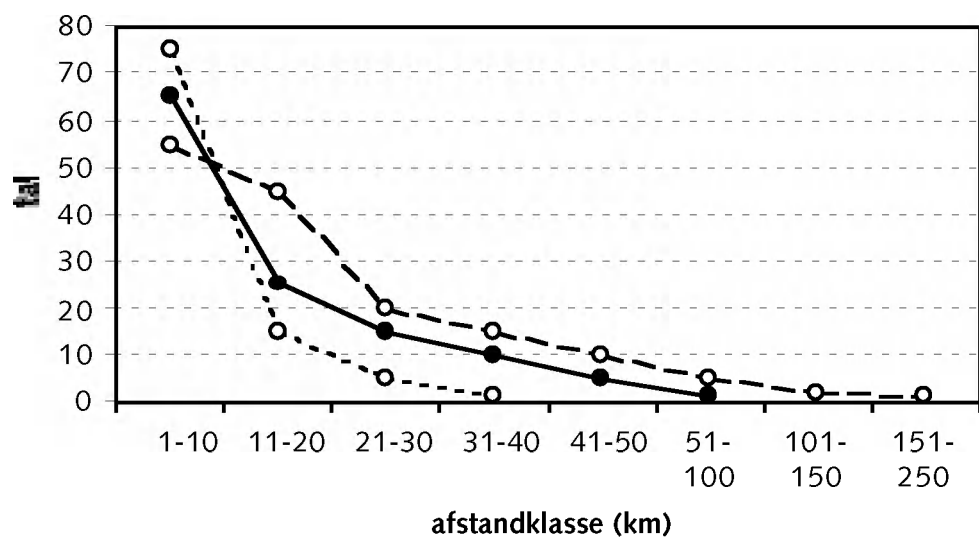
7.1.3 Verplaatsingen

De overbrugbaarheid van de afstand tussen potentiële verblijfplaatsen of habitatplekken is een sleutel in het begrip van de verspreiding van een soort. In het vervolg wordt ingegaan op de typen verplaatsingen die kunnen worden onderscheiden en hun relevantie voor het biogeografische begrip op de schaal van de zuidelijke Noordzee.

Dispersie

Onder dispersie wordt verstaan het proces waarmee verspreidingseenheden zich door de ruimte verplaatsen. Voor vogels valt dit proces uit te drukken in de afstand tussen de plaats waar een vogel uit het ei kwam en de plaats waar deze één of meer jaren later voor het eerst tot broeden komt (Campbell & Lack 1985, Van den Bosch *et al.* 1992). De dispersie verdeling (aantal per afstandklasse) is soortspecifiek en heeft een scheve verdeling (een Poisson-verdeling) (figuur 7.1).

De maximale afstand waarover dispersie plaatsvindt is een belangrijke factor in het koloniseren van onbezette habitatplekken op afstand van reeds bezette plekken. In het algemeen is de dispersie-afstand voor vrouwtjes hoger dan voor mannetjes (Greenwood 1980, 1983).



Figuur 7.1 Voorbeeld van de verdeling van dispersieafstanden voor drie fictieve soorten; zie voorbeelden gebaseerd op veldmateriaal Van den Bosch *et al.* 1992, Lensink 1997.

In figuur 7.1 staan links op de x-as de plaatstrouwe vogels, rechts de plaatsontrouwe. Voor een soort met een hoge mate van plaatstrouw ligt het zwaartepunt van de verdeling zeer ver naar links en ontbreken grote afstanden (open rondjes met stippellijn) voor een soort met een mindere mate van plaatstrouw ligt de verdeling minder naar links en komen ook grote afstanden voor (open rondjes streepjeslijn).

Volwassen vogels kennen een zekere mate van broedplaatstrouw, de mate waarin varieert van soort tot soort. Onder soorten met een van jaar tot jaar sterk fluctuerend voedselaanbod is broedplaatstrouw vrijwel afwezig. Verplaatsing van broedlocatie wordt samengevat onder de term nomadisme. Soorten die in meer voorspelbare habitats broeden kennen een bepaalde mate van broedplaatstrouw. Ook voor adulte vogels is de dispersieverdeling een Poisson-verdeling. In vergelijking tot de 'eerste keer broeders' ontbreken in deze verdeling de extreme waarden (o.a. Campbell & Lack 1985, Newton 1988, Glutz von Blotzheim 1994). Hierdoor dragen reeds gevestigde broedvogels minder bij aan de kolonisatie van op afstand gelegen onbezette geschikte broedgebieden.

Een deel van de relevante kustbroedvogels broedt in kolonies. Eén van de factoren die de omvang van een kolonie bepaalt, is de hoeveelheid voedsel in de omgeving. De hoeveelheid bereikbaar voedsel wordt mede bepaald door de maximale vliegafstand tot foerageergebieden die broedvogels energetisch gunstig kunnen afleggen. Indien voedselbronnen door een kolonie maximaal worden geëxploiteerd, valt het niet te verwachten dat nieuwe habitatplekken in de nabijheid van een kolonie worden bezet door broedvogels. Hooguit zou de bestaande kolonie, met een gelimiteerde omvang, zich kunnen herverdelen over deze plekken. Een van de factoren die de vogels aan een kolonie bindt is het sociale aspect van koloniegewijs broeden en de bescherming tegen predatoren die een kolonie biedt (Coulson 2002). Voor deze soorten leiden alleen nieuwe habitatplekken die nieuwe voedselgebieden (of pas gedeeltelijk benutte voedselgebieden) ontsluiten tot nieuwe kolonies.

Koloniebroedende soorten kunnen soms (om onverklaarbare redenen) een andere broedplaats verkiezen. Soms geldt dit voor de gehele - dan wel een deel van een kolonie (bijvoorbeeld Grote stern, Stienen & Brenninkmeijer 1996). In zulke gevallen worden nieuwe vestigingsplaatsen voor een belangrijk deel bezet door vogels die reeds eerder hebben gebroed. Hierdoor is het succes van deze vestigingen in het algemeen groter dan van nieuwe vestigingen die bestaan uit vogels die voor het eerst in hun leven tot broeden overgaan.

Trek

Trek is een gerichte verplaatsing tussen broedgebied en overwinteringsgebied *vice versa* die periodiek plaatsvindt en waarbij het individu zich in een bepaalde fysiologische staat bevindt (Dingle 1997). De afstanden waarover soorten kunnen trekken zijn soortspecifiek en gelimiteerd (Hedenström & Alerstam 1998). Recente proeven hebben aangetoond dat het maximale bereik van een soort wat groter is dan tot voor kort werd aangenomen (Krist *et al.* 2001). Trekrichting en duur/afstand van de trek hebben een genetische basis (Berthold 1996) en staan geheel los van de dispersie van een soort. Zo kan de maximale dispersieafstand van een soort 40 km zijn en de maximale trekafstand 7000 km (bijvoorbeeld bonte vliegenvanger; Glutz von Blotzheim 1994). Onder zeevogels zijn albatrossen een goed voorbeeld. Deze keren vrijwel zonder uitzondering terug naar hun geboortekolonie terwijl ze daarvoor jaren over de oceanen hebben gezworven.

Uitzwerven

Uitzwerven is de term die gebruikt wordt voor jonge vogels (nestblijvers) die direct na het verlaten van het nest, ongericht, over de (wijdere) omgeving uitzwerven. In de Engelstalige literatuur vaak benoemd als 'natal dispersion' (Campbell & Lack 1985, Berthold 1993). Het uitzwerven is veelal ongericht, waarbij vogels zich in goede voedselgebieden concentreren.

Dagelijkse bewegingen

- Binnen het tijdsbestek van een etmaal kunnen vogels verschillende soorten bewegingen uitvoeren die zich vertalen in veranderingen in het momentane verspreidingspatroon over de dag. Naast willekeurige bewegingen binnen en tussen foerageergebieden vinden er ook zeer gerichte verplaatsingen plaats:
- Slaaptrek: gerichte verplaatsing tussen slaap/rustplaats en foerageerplek
- Voedseltrek: gerichte verplaatsing tussen broedkolonie en foerageergebied
- Getijde trek: gerichte verplaatsing tussen foerageerplek en hoogwatervluchtplaats.

Kolonisatie

Kolonisatie is het proces van bezetten van onbezet gebied. Dit komt veelal voor aan de rand van een verspreidingsgebied of na introductie van een soort in onbezet gebied (exoten). Kolonisatie gaat altijd gepaard met een toenemend aantal als gevolg van een netto-reproductie die groter is dan 1,0 (Van den Bosch *et al.* 1992, Lensink 1997). Kolonisatie kan het gevolg zijn van herstel nadat een populatie door een diep dal is gegaan; van grootschalige habitat- en/of klimaatveranderingen of toeval. Bijvoorbeeld, recent is de verspreiding van verschillende roofvogels aanmerkelijk ruimer geworden, alsook van Geoorde fuut, Zwartkopmeeuw en Krakeend. Door introductie en ontsnapping hebben zich ook een aantal exoten in ons land gevestigd; waarna de verspreiding ruimer is geworden en de aantallen verder zijn toegenomen. Voorbeelden zijn Nijlgans en Canadese gans. De uitbreiding in de ruimte van een koloniserende soort heeft een min of meer constante snelheid Deze wordt bepaald door de life-history-traits; reproductie, overleving en dispersie. Daarmee is ze ook locatie afhankelijk. Onder vogels lopen de waargenomen kolonisationsnelheden uiteen van minder dan een kilometer per jaar tot bijna 100 kilometer per jaar (Van den Bosch *et al.* 1992, Lensink 1997, 1998, Lensink *unpubl.*).

De zuidelijke Noordzee

De maximale dispersieafstand van een soort is mede bepalend voor de bereikbaarheid van een onbezette habitatplek. Langs de zuidelijke Noordzee liggen habitatplekken voor kustbroedvogels in clusters bijeen in estuaria en waddengebieden. Binnen Nederland vormen de Delta en de Waddenzee belangrijke kernen. Deze keten zet zich naar het noorden toe voort in de Duitse- en Deense Waddenzee en naar het zuiden en westen langs de Belgische - en Engelse kust. De afstanden tussen belangrijke gebieden is maximaal 150 km, terwijl de maximaal te overbruggen dispersieafstand honderden kilometers is. Hierdoor kan tussen alle kerngebieden uitwisseling plaatsvinden en is de verspreiding van de verschillende soorten kustbroedvogels lang de zuidelijke Noordzee op te vatten als één metapopulatie. Nader onderzoek naar de dispersieafstanden van

verschillende soorten is echter gewenst aangezien voorgaande is gebaseerd op fragmentarische informatie van een beperkt aantal soorten (Dwergstern Meininger *et al.* 1987, Grote stern Stienen & Brenninkmeijer 1994).

Indien de metapopulatie van een soort langs de zuidelijke Noordzee onder druk staat wordt uitwisseling met andere metapopulaties belangrijk voor het voortbestaan. Voor de meeste broedvogelsoorten in genoemd gebied vormt de verspreiding langs de zuidelijke Noordzee één geheel met broedgebieden langs de Schotse -, Noorse en Oostzee kust en/of kustgebieden langs het Kanaal en aangrenzende delen van de Atlantische Oceaan. Voor een soort als de Lepelaar liggen broedplekken van andere (meta)populaties op ruime afstand (Zuid-Spanje). Tussen de broedvogels rond de Noordzee en die in Zuid-Europa bestaat geen genetische uitwisseling. Er is alleen één geval bekend van een Nederlandse vogel die in Spanje heeft gebroed; het omgekeerde is niet bekend. Dit lijkt vooral toeval als gevolg van doortrek van Nederlandse vogels door de Spaanse broedgebieden. Recentelijk zijn ten noorden van de van oudsher bekende broedgebieden in Zuid-Europa nieuwe vestigingen ontstaan (Overdijk 1999). Daarmee is een proces opgang gekomen waardoor de afstand tussen beide metapopulaties afneemt evenals de kwetsbaarheid van beide populaties.

7.1.4 Selectie voorbeeldsoorten

Voor de selectie van voorbeeldsoorten is op een aantal kenmerken gelet. Allereerst is onderscheid gemaakt naar broedvogels en niet-broedvogels (doortrekkers en/of wintergasten). Vervolgens is voor iedere zone in het transect van land naar zee, op basis van het foerageerhabitat een representatieve soort gekozen.

In de tekst van de zes geselecteerde soorten ligt het accent op een beschrijving van de kennis omtrent de drie life-history-traits. Deze drie zijn bepalend voor het reilen en zeilen van een populatie in tijd en ruimte. Waar mogelijk wordt ingegaan op de kennis omtrent populatietrend; deze is van groot belang voor de kans op vestiging op enige afstand van bestaande gebieden en dus voor het begrip van (potentiële) verspreiding in en langs de zuidelijke Noordzee.

Tabel 7.1 Overzicht geselecteerde voorbeeldsoorten vogels.

jaarcyclus fase	foerageerhabitat	soort	voedsel
broedvogels	estuaria/intergetijde	Strandplevier	insekten/benthos
	Noordzee kustzone	Grote stern	vis
	Noordzee offshore	Kleine mantelmeeuw	vis / discards
doortrekkers/ wintergasten	estuaria/intergetijde	Scholekster	benthos
	Noordzee kustzone	Zwarte zee-eend	schelpdieren
	Noordzee offshore	Zeekoet	vis

7.2 Wad/estuaries

7.2.1 Algemeen

Estuaria vormen de overgang van rivieren naar zee waarbij ze gekenmerkt worden door een zoet-zout gradiënt. Een waddenkust vormt de overgang tussen zee en land achter een beschermde reeks eilanden (duinen). In beide typen gebied vallen bij laag water grote gebieden droog. Bij hoog water staan deze gebieden volledig onder water. In beide typen gebied zijn gradiënten aanwezig in zoutgehalte, overspoelingsduur, sediment samenstelling en expositie en daarmee in de samenstelling van voedselketens en de vegetatie.

De overgang van land naar zee bestaat in estuaria/wadden uit kwelders (in Zuidwest-Nederland schorren genoemd). De kwelders vormen een broed- en/of foerageerplaats voor vogels. Daarnaast worden kwelders gebruikt als hoogwatervluchtplaats door steltlopers die tijdens laagwater op nabijgelegen wadplaten foerageren. De kwelder, of een andere hoogwatervrije plaats, ontsluit daarmee een bepaald deel van het wad om op te foerageren.

Zowel estuaria als wadengebieden worden door de mens gebruikt en beïnvloed. Tot ver in de twintigste eeuw hadden kwelders vooral een beschermende en economische functie. Nadien zijn deze grotendeels losgelaten en wordt thans een groter rol aan natuurbescherming toegekend (Esselink 2000). Hierdoor zijn beheer en gebruik van kwelders veranderd hetgeen zich vertaalde in een gewijzigde samenstelling van flora en vegetatie. Hierdoor veranderde ook het gebruik van deze gebieden door vogels.

Het intergetijdegebied van de Wadden is, afhankelijk van de bodemsamenstelling, rijk aan diverse soorten schelpdieren. Deze vormen een inkomstenbron voor bepaalde takken van visserij, maar ook een voedselbron voor vogels. Bij een hoge exploitatiedruk van Kokkels en of Mossels heeft dit gevolg voor doortrekkende en overwinterende vogels; zodanig dat de aantallen vermoedelijk als gevolg van voedselgebrek achteruit gaan (van de Berg *et al.* 2001). Daarnaast heeft deze vorm van visserij een negatief effect, van korte of langere duur, op de overige bodemfauna. Het al dan niet optreden van najaarsstormen is ook een verklarende factor in het mossel- en kokkelaanbod in wadengebieden (Smit *et al.* 1998).

Verstoring van rustende of foeragerende vogels kan de verspreiding van vogels voor kortere of langere tijd beïnvloeden. Bij regelmatige verstoring kan een bepaalde mate van gewinning aan de verstoringsbron optreden (Urfi *et al.* 1996). Het is echter ook mogelijk dat een gebied als gevolg van verstoring geheel of gedeeltelijk worden ontruimd (Madsen 1995).

7.2.2 Broedvogels: Strandplevier *Charadrius alexandrinus*

Keuze en status soort

De Strandplevier staat model voor een soort die in het intergetijdegebied broedt en zeer kenmerkend is voor de Nederlandse (mariene) kust.

rode lijst: ja

bijlage 1 Vogelrichtlijn: nee

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: ja

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Noordzee en Delta

ecoprofiel beschikbaar: ja

Verspreidingsgebied

De soort is broedvogel van dynamische kustmilieus. De soort prefereert broedplaatsen waar de vegetatieontwikkeling als gevolg van zout (of andere mineralen) beperkt blijft (Cramp 1985). Het verspreidingsgebied omvat de kusten van de subtropische en gematigde zone van Europa en de continentale delen van midden en Zuidoost-Europa. In West-Europa broeden kleine aantallen langs de Nederlandse, Duitse en Deense kust, met als meest noordelijke broedplaatsen de zuidpunt van Zweden. De verspreiding in Nederland is hoofdzakelijk beperkt tot het Deltagebied en het Waddengebied. In het IJsselmeergebied worden slechts enkele broedgevallen gevonden (Bijlsma *et al.* 2001). In de twintigste eeuw is binnen West-Europa het aantal broedende Strandplevier afgenomen, waarbij het verspreidingsgebied zuidwaarts is ingekrompen.

Populatiestructuur

Strandplevieren produceren in het algemeen één legsel per seizoen, soms twee. Dit omvat gemiddelde 3 eieren (range 2-4). Strandplevieren kunnen minstens 15 jaar oud worden. De overleving in het eerste jaar is *ca.* 50% en daarna *ca.* 75% (overzicht in Arts & Meininger 1997, Jönsson 1989). De overleving van jongen wordt mede bepaald door de mate van verstoring (Tulp 1998). Hierdoor brengen vogels in recreatief gebruikte broedplaatsen vermoedelijk te weinig jongen groot voor een stabiele populatie. In combinatie met het kleiner wordende areaal aan hoogdynamisch kustgebied wordt dit beschouwd als de belangrijkste factor van de neerwaartse populatietrend in Nederland en andere West-Europese landen

De meest recente populatieschatting voor Europa dateert uit de periode 1985-1992 en leveren een totaal op van 21.000 – 45.000 broedparen. Op Europese schaal vertoont de populatie een duidelijke afname. Als broedvogel komt de soort op de Britse Eilanden en Noorwegen niet meer voor. In Denemarken is het aantal afgenomen van 136 paar in 1969 tot 20-30 paar in 1995 (Jönsson 1996). Het bestand rond de Duitse Waddenzee nam af van 800-1000 paar in de jaren zeventig (Becker 1980) tot 489 in 1991 (Hälterlein & Steinhardt 1993).

De Nederlandse populatie omvatte in de eerste helft van de 20e eeuw waarschijnlijk tussen 900 en 1000 broedparen. Na 1995 resteerde nauwelijks nog 350 paar, waarvan 80% in het Deltagebied. Hier is de Strandplevier met bijna 55% afgenomen. In de periode 1998-2000 lijkt het aantal enigszins te stabiliseren en broeden ca. 200-250 paar in het Deltagebied (Meininger & Strucker 2001).

Dispersie

Bij Strandplevieren zijn in het buitenland grote jaarlijkse dispersieafstanden vastgesteld, waarbij variatie in dispersie van jaar tot jaar optreedt. Niettemin vertoont deze soort enige mate van plaatstrouw aan de broedlocatie. Bij een populatie in Utah (VS) waren mannetjes (36-50%) meer plaatstrouw dan vrouwtjes (26%). Hoewel het hier om een binnenlandse populatie ging bij een groot zoutmeer hadden de vogels te maken met een zeer dynamisch milieu, waarbij geschikt habitat in vier jaar afnam met 50% (Paton & Edwards 1996). Jaarlijkse dispersieafstanden van deze populatie bedroegen tot maximaal 104 kilometer (Paton & Edwards 1996). In een uitgebreidere studie in de westelijke VS werd een mediane afstand van 175 km vastgesteld met een variatie tussen 50-1140 km (Stenzel *et al.* 1994). Factoren die hierbij een rol spelen betreffen met name voor vrouwtjes het individueel nestsucces van het voorgaande jaar en de dichtheid van het aantal nesten in het gebied. In gebieden met een laag individueel nestsucces en hoge nestdichtheid vertonen vrouwtjes een grotere neiging tot dispersie. Dit wordt gezien als vermijding van predatie, aangezien in gebieden met een hoge nestdichtheid het gemiddeld predatierisico voor individuele nesten snel toeneemt (Paton & Edwards 1996). Aan de andere kant wordt het feit dat het mannetje de zorg voor de jongen op zich neemt, algemeen gezien als de reden dat mannetjes meer plaatstrouw vertonen dan vrouwtjes. Mannetjes met meer gebiedskennis hebben waarschijnlijk een voordeel ten opzichte van mannetjes die een gebied minder goed kennen (Lessels 1984).

Doortrek- en overwinteringsgebieden

De soort trekt in het najaar in het geheel weg naar tropisch Afrika. Belangrijkste overwinteringsgebieden (van o.a. Nederlandse broedvogels) liggen in Mauritanië en Guinee-Bissau (Arts & Meininger 1997).

Mariene biogeografische aspecten voor de Nederlandse situatie

In de Nederlandse situatie staat de Strandplevier zowel te boek als een plaatstrouwe soort als een soort die over grote afstanden kan emigreren. Uit ringonderzoek in met name het Deltagebied is gebleken dat een deel van de populatie in de buurt van de geboorteplaats tot broeden komt en jarenlang trouw kan blijven aan een eenmaal gekozen broedgebied. Dit is echter onder de voorwaarde dat de broedplaatsen beschikbaar en ongestoord blijven. In enkele gevallen waarbij dit niet het geval was, is gebleken dat vogels over aanzienlijke afstanden van broedgebieden kunnen wisselen (Arts & Meininger 1997). Deze afstanden liggen in dezelfde orde van grootte als eerder vermeld voor Amerikaanse situaties.

Door de aanleg van de Deltawerken zijn in Zuidwest-Nederland een groot aantal estuariene broedplaatsen onder sterk gewijzigde invloeden komen te liggen. Door

verzoeting, vegetatiesuccessie en toename van predatoren zijn veel broedplaatsen verloren gegaan. Daarnaast zijn nieuw ontstane broedplaatsen om dezelfde reden slechts een aantal jaren geschikt gebleven. Hierdoor kende de lokale populaties tijdelijk een bloeiperiode om daarna volledig weer te verdwijnen (Meininger & Arts 1997). Soortgelijke processen zijn ook vastgesteld na afsluiting van de Lauwerszee.

Populatiodynamische parameters zijn beperkt bekend voor de Strandplevier in de Nederlandse situatie. Over het algemeen kan gesteld worden dat in de verschillende deelgebieden in Nederland overal een neerwaartse trend aanwezig is (Arts & Meininger 1997). Desalniettemin heeft de soort ook in Nederland bewezen dat geïsoleerde potentiële broedgebieden snel gekoloniseerd kunnen worden en door de snelle reproductie tot een kerngebied kunnen uitgroeien. Mogelijk gaat het hierbij ook om vogels die tijdens de voorjaarsstrek op weg zijn naar noordelijker gelegen broedgebieden, maar onderweg verrast worden door maagdelijk broedhabitat en dit koloniseren.

7.2.3 Overwinterraars/trekvogels: Scholekster *Haematopus ostralegus*

Keuze en status soort

De Scholekster staat model voor een soort die in groten getale in het intergetijde gebied overwintert. De Scholekster is de meest voorkomende steltloper in de Nederlandse kustwateren. Volwassen vogels in het intergetijdengebied zijn sterk gespecialiseerd in eten van tweekleppigen (Arts *et al.* 1997)

blauwe lijst: ja

bijlage 1 Vogelrichtlijn: nee

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: nee

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Delta

ecoprofiel beschikbaar: ja

Verspreidingsgebied

Nederland ligt binnen de oost Atlantische flyway van de Scholekster (Rose & Scott 1997). In voor en najaar is er sterke doortrek van noordelijke broedvogels die zuidelijk tot in Afrika overwinteren. De hele Noorse kustpopulatie overwintert rond de Noordzee (Arts *et al.* 1997). De Waddenzee is een van de meest noordelijke overwinteringsgebieden. In de kustgebieden van ons land overwinteren grote aantallen, overwegend West-Europese broedvogels.

In de 19e eeuw was de verspreiding van de Scholekster vrijwel beperkt tot duinen en stranden, estuaria en delta's. In de twintigste eeuw heeft de Scholekster zijn broedareaal sterk uitgebreid. Allereerst heeft de soort zich uitgebreid naar de kustgebieden van Fenno-Scandinavië in noordelijke en oostelijke richting. Daarnaast is de soort vooral in West-Europa meer landinwaarts gaan broeden (Hulscher 1972, Glutz von Blotzheim *et al.* 1975).

Broedvogels van het Nederlands kustgebied zijn standvogel met belangrijke concentraties in de Waddenzee en Zuidwest-Nederland, alwaar deze vogels ook ruien en overwinteren (Goss-Custard 1996, Hulscher 1996, Zwarts 1997). Sommigen gaan naar Oost-Engeland en trekken verder zuidwaarts (Frankrijk) om te overwinteren (Arts *et al.* 1997). In het binnenland zijn broedplaatsen bezet tussen april en juli. Daarbuiten verblijven ook deze vogels in de Wadden of de Delta.

Populatiestructuur

De Scholekster is een langlevende soort die pas na 3-7 jaar voor het eerst tot broeden komt (Ens 1992). De Scholekster is monogaam en de paarbinding is waarschijnlijk levenslang. De Scholekster produceert één legsel per jaar dat gemiddeld uit 3 eieren bestaat (range 1-4). Bij verstoring in een vroeg stadium wordt vermoed dat vervangende legfels mogelijk is. Dit is echter nog nooit bewezen (Arts & Meininger 1997).

De jaarlijkse sterfte onder broedende vogels in de broedtijd bedraagt minder dan 1%. De sterfte in de winter is sterk afhankelijk van de strengheid van de winter. Tijdens niet-strengere winters bedraagt de gemiddelde sterfte onder volwassen vogels 5,9% op het vasteland en 11,1% in de Atlantische regio (Goss-Custard *et al.* 1995). Er wordt geen verschil in wintersterfte van derde- en vierde-winter en volwassen Scholekster gevonden. Juvenile en tweede-winter vogels hebben echter een 20% hogere sterfkans dan oudere vogels (Goss-Custard *et al.* 1982b, Kersten & Brenninkmeijer 1995). De oudste geringde vogel werd 35 jaar en 11 maanden. Op een Duits Waddeneiland lag de gemiddelde leeftijd op 14,3 jaar (Vertegaal & Van der Salm 1988).

De Noordwest-Europese broedpopulatie is geschat op 240.000-180.000 paar, waarvan 88.500-111.000 (Van Dijk *et al.* 1998) (ca. 38%) in Nederland broeden (Arts *et al.* 1997). In de tweede helft van de 19e eeuw vond een afname plaats, maar in de 20e eeuw is het Europese broedgebied en de aantallen sterk uitgebreid. Op Helgoland is het aantal broedparen toegenomen van acht in 1953 tot 53 in 1996 (Hüppop 2001). In Nederland werd de populatie in 1958 geschat op ca. 8.000-12.000 paar (Blaak 1958), mogelijk was dit een onderschatting (Arts *et al.* 1997). In het midden van de jaren zeventig werd de Nederlandse broedpopulatie geschat op 43.000-50.000 paar (Teixeira 1979). Sindsdien is de broedpopulatie verdubbeld (Van Dijk *et al.* 1989). Op dit moment vindt in de Nederlandse overwinteringsgebieden een afname in aantallen plaats. In de Oosterschelde bijvoorbeeld zijn de aantallen in elf jaar met ruim 405 afgenomen (Berrevoets *et al.* 1999). De broedpopulatie op Schiermonnikoog heeft de laatste jaren een zeer slecht broedsucces. Er wordt een verband met een verslechterde voedselsituatie (met name schelpdieren) verondersteld (Goss-Custard *et al.* 1996).

Dispersie

Scholeksters zijn zeer trouw aan hun broedplaats. Indien een vogel ergens heeft gebroed, verwisselt zij nauwelijks meer van broedplaats (Glutz von Blotzheim *et al.* 1975). Een vogelpaar blijft seizoen na seizoen bij elkaar in hetzelfde territorium, zelfs in jaren dat er geen broedpoging wordt ondernomen (Cramp & Simmons 1983). Na de winter zoeken partners elkaar in het oude territorium op (Ens 1992).

Jonge vogels kunnen echter (tijdelijk) zeer ver weg trekken. Scholeksters die in Nederland zijn geboren zijn in hun eerste of tweede jaar tot in Zuid-Spanje waargenomen. In het derde kalenderjaar worden vogels nog op enkele honderden kilometers van hun nestplaats teruggemeld. Vanaf het vierde jaar, het moment waarop ze aan de voortplanting gaan deelnemen, zijn ze veelal minder ver weg aangetroffen. Het overgrote deel keert uiteindelijk terug naar de geboortegrond en slechts een klein deel komt elders tot broeden (Glutz von Blotzheim *et al.* 1975). Een op het Hellegatsplein geboren Scholekster (1975) werd in 1985 als broedvogel teruggevonden op Neeltje Jans (47 km) (Arts *et al.* 1997).

De meeste Scholeksters zijn ook zeer trouw aan hun rui- en overwinteringsgebied, waar ze jaarlijks naar terugkeren (Goss-Custard *et al.* 1982, Anderson *et al.* 1978). De mediane afstand van wintermeldingen tot de geboorteplaats bedroeg 13 km in de eerste winter en 46 km in latere winters (Hulscher *et al.* 1996).

Mariene biogeografische aspecten voor de Nederlandse situatie

Verschillende populaties maken gebruik van de Nederlandse intergetijde gebieden. Voor het grootste deel betreft het eigen broedvogels. Tijdens de trektijd worden de Nederlandse intergetijde gebieden ook tijdelijk bezocht door doortrekkende populaties die hier komen opvetten. In de Westerschelde bleek dat de verspreiding van de Scholekster buiten het broedseizoen beperkt blijft tot het zoute (polyhalie) gedeelte en in het brakke (mesohalie) en zoete (oligohalie) gedeelte vrijwel ontbreekt (Ysebaert *et al.* 2000).

Gedurende de dag komen tijgebonden vliegbewegingen voor tussen nestplaats of hoogwatervluchtplaatsen en voedselgebieden. Broedvogels aan de kust foerageren op droogvallende intergetijdengebied, tot maximaal 13 km uit de kust (Blomert *et al.* 1996, Zwarts 1996). Bij vloed moeten de vogels kunnen uitwijken naar een geschikte hoogwatervluchtplaats. Hierbij is rust een belangrijke voorwaarde (Arts *et al.* 1997). De ligging en aanbod van rustige, predatorvrije hoogwatervluchtplaatsen en foerageergebieden is dus bepalend voor het geografisch voorkomen van vogels op bepaalde momenten van de dag.

7.3 Noordzee kust

7.3.1 Algemeen

De kustzone vormt de overgang tussen het estuariene milieu landinwaarts en de open (diepe) zee verder uit de kust. Als gevolg van de toestroom van rivierwater is kustwater in het algemeen rijker aan mineralen dan de diepere zee. Daarnaast wordt de kustzone van de Nederlandse Noordzee gekenmerkt door ondiep water en een relatief grote troebelheid. De troebelheid wordt veroorzaakt door enerzijds de aanvoer van sediment door de verschillende rivieren en anderzijds door de wind en golven (getijde). Het algemene stromingspatroon in de Noordzee is tegen de wijzers van de klok in, waarbij

de stroming onder de Nederlandse kust van zuid naar noord gaat. Door de aanvoer van voedingsstoffen kan de primaire productie in de kust zone hoger zijn dan verder uit de kust, vooral in het verlengde van riviermondingen.

Dergelijke verschillen kunnen zich vertalen in verschillen in dichtheden van zeevogels (Abello & Oro 1998).

In de ondiepe kustzone kunnen naast organismen die in de waterkolom leven (vissen, plankton en algen) ook sessiele organismen worden geconsumeerd. De beschikbaarheid van deze voedselbron voor vogels wordt sterk bepaald door de maximale duikdiepte van een soort (o.a. De Leeuw 1997). Bij grotere diepten is het energetisch niet meer lonend deze bron te exploiteren.

7.3.2 Broedvogels: Grote stern *Sterna sandvicensis*

Keuze en status soort

De Grote stern staat model voor een soort die in kustgebieden broedt en een belangrijk deel van het voedsel (kleine pelagische vis) in de ondiepe kustzone verzameld. Dit voedsel is ook van groot belang voor andere predatoren in zee, waaronder veel andere zeevogels en vissen.

rode lijst: ja

bijlage 1 Vogelrichtlijn: ja

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: ja

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: ja

ecoprofiel beschikbaar: ja

Verspreidingsgebied

In Europa komen drie verschillende broedpopulaties voor. Eén populatie broedt langs de kusten van de Noordzee, Oostzee en westelijk deel van het Middellandse Zeegebied. De andere populaties broeden langs de Zwarte Zee respectievelijk de Kaspische Zee. De meest noordelijke broedplaatsen van de eerst genoemde populatie liggen in Schotland, Denemarken en Zuid-Zweden en verder oostwaarts in de Oostzee. De Europese Grote Stern is een trekvogel die vooral in de Zuid-, Centraal en West-Afrikaanse kustwateren overwintert. In Nederland komen drie belangrijke kolonies voor: Griend, Hooge Platen en Hompelvoet/Marken (Stienen & Brenninkmeijer 1998). Belangrijk bij de keuze van broedlocaties in Nederland is dat de geschikte foerageergebieden binnen een straal van 15 km moeten liggen. Broedvogels maken foerageervluchten van maximaal 20 km (Brenninkmeijer & Stienen 1992, 1994). De zomerverspreiding van Grote sterns blijkt sterk samen te hangen met het saliniteitsgehalte van het oppervlaktewater, doorzicht en thermische stratificatie welke kenmerkend is voor de kustzone (Garthe 1997).

Populatiestructuur

De Grote stern is een langlevende soort die pas op drie of vierjarige (soms tweejarige)

leeftijd tot broeden overgaat. De soort produceert één legsel per jaar waarbij vroegtijdig verloren gegane legsels kunnen worden vervangen. Legsels bevatten 1-2, soms 3 eieren. Broedsucces is enerzijds afhankelijk van voedselaanbod en anderzijds van predatie, verstoring en weersomstandigheden. Onder extreme weersomstandigheden (springvloed met storm in het broedseizoen) kan een hele nieuwe generatie verloren gaan.

De overlevingskans van een uitgevlogen Grote stern in zijn eerste levensjaar is gemiddeld 48%. Daarna is zijn overlevingskans gemiddeld 80-90% per jaar. De overlevingskansen kunnen van jaar tot jaar sterk verschillen (Stienen & Brenninkmeijer 1998). De gemiddelde leeftijd in een kolonie wordt geschat op 4,5-6 jaar. De Grote stern kan minstens 24 jaar oud worden, maar vogels ouder dan 15 jaar worden zelden gevonden (Vertegaal & Van der Salm 1988).

Het aantal broedparen, broedsucces en gedrag hangt nauw samen met de beschikbaarheid van de geprefereerde prooien. Er is een duidelijk verband gevonden tussen het aantal jonge haringen in de Noordzee en het aantal broedparen van de Grote stern. Echter, het broedsucces vertoont hiermee geen verband (Brenninkmeijer & Stienen 1994).

In Noordwest-Europa komen naar schatting 45.000-50.000 paar tot broeden (Merne 1997). De Nederlandse populatie (12.500) omvat meer dan 28% van de Noordwest Europese populatie (Van Dijk *et al.* 2000). In het Deltagebied broeden 5785 paar (Meininger & Strucker 2001). In de eerste helft van de jaren zestig vond een sterke afname plaats ten gevolge van vergiftiging met PCB's. Vanaf de jaren zeventig trad een gedeeltelijk herstel op. In de jaren tachtig vond in de Waddenzee een verdubbeling van het aantal broedparen plaats, terwijl het aantal in het Deltagebied stabiel bleef. In de jaren negentig was dit andersom (Meininger & Strucker 2001).

Dispersie

Van de uitgevlogen jongen in Nederland keert 33,6 tot 37,5% terug naar de kolonie waarin ze zijn geboren. In een Duits onderzoek emigreerde slechts 15% van de jongen naar kolonies buiten het eigen geboortegebied (Nehls 1969). Op Griend bleek bijna 75% van de broedpopulatie te bestaan uit vogels die ook op Griend zijn geboren. De kolonie op Griend bestaat daarnaast voor 18% uit Grote sterns die in een ander land dan Nederland als volwassen vogel zijn geringd, met name België, Engeland en Ierland. Van de hier broedende Grote sterns die elders zijn geboren komt 14,3% uit Nederland, 7,4% uit Engeland en Ierland en bijna 3% uit Denemarken. Het merendeel van de in Nederland geboren dieren (80%) vestigt zich binnen 350 km van de plaats waar ze geboren zijn. De meeste broedvogels van Griend zijn binnen een straal van 200 km geboren (Stienen & Brenninkmeijer 1998). Het aantal broedparen van de Grote Stern in het Deltagebied kan niet los gezien worden van de vestiging van Grote Sterns in het havengebied van Zeebrugge (België). Waarschijnlijk maken de broedvogels van Zeebrugge deel uit van de "Delta" populatie (Meininger & Strucker 2001). Een relatief groot aantal als jong geringde vogels van de Hompelvoet en de Hooge Platen werd al

dan niet broedend afgelezen op Griend (De Kraker & Derks 1993-2000 in Meininger & Strucker 2001). In het westelijk deel van de Delta (tussen de Maasvlakte en het Zwin) vinden regelmatig incidentele vestigingen plaats van kleine aantallen Grote sterns (Meininger & Strucker 2001).

Na het verlies van eieren of kuikens door overstroming of predatie kan een kolonie naar een andere broedplaats verhuizen. In het daaropvolgende broedseizoen keren ze vaak weer naar de oorspronkelijke plek terug (Veen & Faber 1989). Nieuwe kolonies zijn samengesteld uit vogels die voor het eerste broeden en vogels die reeds eerder elders een broedpoging hebben ondernomen. In geval van een nieuwe kolonie in het Duitse Waddengebied bestond 50% uit eerste keer broeders (Nehls 1969). In 1996 vestigde Grote Sterns zich op Schiermonnikoog en Rottum. Deze locaties zijn ca. 70 respectievelijk ca. 95 km van de kolonie op Griend gesitueerd.

Eén van de vestigingsvoorwaarden lijkt het voorkomen van broedende kokmeeuwen te zijn. De vestiging in het verleden op De Beer gebeurde pas nadat hier een kokmeeuwenkolonie was ontstaan. Vermoedelijk was een groot deel van de nieuwe kolonie afkomstig van de inlagen op Schouwen, aangezien de aantallen daar sterk afnamen (Meininger *et al.* 2000). Dit betekent dat hervestiging plaats vond op ca. 25 km van de oude kolonie. Een kleine kolonie (1989-1992, max. 329 paar) vestigde zich op het vogeleiland bij de Westplaat. Deze kolonie verdween doordat het eiland wegspoelde (Meininger & Strucker 2001). Dit eiland lag ca. 17 km van de kolonie op de Hompelvoet.

Doortrek- en overwinteringsgebieden

De Noordzee is doortrekgebied voor sterns uit de Duitse en Deense Waddenzee en de Oostzee. Deze vogels overwinteren gezamenlijk met de Nederlandse en Britse vogels voor een deel langs de oostkust van Spanje en langs de westkust van Afrika tot aan Zuid-Afrika. De Arquipelago dos Bijagos (Guinée-Bissau) en de Banc d'Arguin in Mauritanië zijn de belangrijkste overwinteringsgebieden voor de Nederlandse broedvogels (Stienen & Brenninkmeijer 1994). Een zeer klein aantal overwintert (niet jaarlijks) in het Deltagebied en de Waddenzee (SOVON 1987).

Eerstejaars vogels overzomeren vrijwel volledig in de winterkwartieren. Van de tweede- en derdejaars vogels trekt een toenemend deel naar de broedgebieden, alwaar ze pas laat in het broedseizoen (juni) arriveren. Deze vogels zijn minder plaatsgebonden dan de broedende vogels.

Mariene topografische aspecten voor de Nederlandse situatie

Vanwege de bijzondere broedplaatseisen broedt de Grote Stern in Nederland maar op een beperkt aantal plaatsen. De grootste kolonies liggen in de Grevelingen (Hompelvoet) en de Waddenzee (Griend). Een deel van de broedplaatsen wordt op dit moment door gericht cultuurtechnische maatregelen in stand gehouden. De Grote stern broedt op eilandjes en andere onbewoonde plekken die niet of nauwelijks toegankelijk zijn voor grondpredatoren. Bovendien dienen binnen een straal van 15 km geschikte

foerageergebieden te liggen. Op dezelfde plekken broeden vaak ook andere koloniebroedende soorten, met name de Kokmeeuw. Dergelijke gemengde kolonies hebben voor beide soorten voordeel (Stienen & Brenninkmeijer 1999).

Foerageergebieden van Grote Sterns liggen binnen een straal van 20-30 km van de kolonies. De dichtheid in de Nederlandse kustwateren gedurende de zomermaanden wordt dan ook sterk bepaald door de ligging van de kolonies (Poot *et al.* 2001). Buiten het broedseizoen, met name in het najaar, is de verspreiding veel meer egaal en kan dan niet meer worden gerelateerd aan de ligging van kolonies.

De soort foerageert vooral in de ondiepe kustwateren op Haring, Sprot, Zandspiering en Smelt. In het Waddengebied lijken geulranden daartoe de meest geschikte locaties. Tijdens eb foerageren ze meer buitengaats dan tijdens vloed, maar het aantal foeragerende sterns is onafhankelijk van het tij. Tijdens kalm weer worden vooral haringachtigen bemachtigd en tijdens ruw weer zandspieringachtigen. Tijdens harde wind zitten de haringachtigen veelal te diep en zijn ze te wijd verspreid. (Stienen *et al.* 2000). Daarnaast bestaat er in de prooikeus een dagelijks ritme dat samenhangt met de gemiddelde diepte waarop de prooien in de loop van de dag verblijven (Stienen & Brenninkmeijer 1994).

7.3.3 Overwinteraars/trekvogels: Eidereend *Somateria mollissima*

Keuze en status soort

De Eidereend staat model voor een soort die in groten getale in de ondiepe kustzone (<20 m) van de zuidelijke Noordzee overwintert, alsmede in de Waddenzee.

rode lijst: ja

bijlage 1 Vogelrichtlijn: ja

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: nee

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Noordzee

ecoprofiel beschikbaar: ja

Algemeen

Het voedsel van de Eidereend bestaat voornamelijk uit schelpdieren, die grondelend of duikend worden verzameld. De prooien worden in het geheel ingeslikt en in de gespierde maag gekraakt. De onverteerbare delen worden uitgescheiden in de faeces (Swennen 1976).

Verspreidingsgebied

De Eidereend komt voor langs de ondiepe kustzeeën van het noordelijk halfrond.

Het grootste deel van de Noordwest-Europese populatie broedt in het Oostzeegebied. De Nederlandse broedpopulatie vormt de zuidelijkste rand van het broedareaal in Europa. Ten zuiden van Nederland komen slechts nog enkele paren tot broeden in Noord-Frankrijk (Swennen 1991, Camphuysen 1996).

In Nederland broeden de grootste aantallen op de Waddeneilanden Vlieland, Terschelling, Schiermonnikoog, Rottumerplaat en Rottumeroog. De nesten worden gemaakt op de grond. In Nederland worden broedplaatsen gevonden in de duinen en op hooggelegen kwelders. In Nederland worden de eerste eieren begin april gelegd. Alleen het vrouwtje broedt (april/mei). Het vrouwtje legt voordat zij het land opgaat lichaamsreserves aan, zodat zij tijdens het broeden niet hoeft te eten. Gedurende drie weken teert zij in op haar vetreserves. Wanneer de jongen uitgekomen zijn, trekt het vrouwtje met de pullen naar het wad, waar vaak meerdere tomen zich bij elkaar aansluiten tot crèches (juni-juli). Na ongeveer twee maanden zijn de opgroeiende jongen onafhankelijk (Swennen 1991).

Populatiestructuur

De Eidereend is een relatief lang levende soort, waarbij vogels een maximale leeftijd kunnen bereiken van 27 jaar (Camphuysen 1996). De adulte overleving bedraagt ongeveer 95%. De overleving tot de eerste broedpoging bedraagt 50%, waarbij 37% van de vrouwtjes voor het eerste in het derde jaar broeden. Het resterende deel begint met broeden in het vierde jaar. De soort legt gemiddeld 4,74 eieren met een uitkomstsucces van 0,342 (Swennen 1991).

De Eidereend heeft Nederland in begin 1900 gekoloniseerd. Eigenlijk was hier sprake van een herkolonisatie. De soort is vermoedelijk enige eeuwen afwezig geweest door menselijke predatie. Het 'oogsten' van Eidereenden vond plaats in de kustzones van het gehele Noordzeegebied. Na hervestiging werd de Eidereend als 'product' herontdekt, maar door beschermende maatregelen in de jaren dertig kon de broedpopulatie in Nederland verder groeien. De aantallen bereikte in de jaren zestig 5000 broedparen, waarna de broedpopulatie een aantal jaren een sterke achteruitgang doormaakte ten gevolge van de effecten van gechloreerde koolwaterstoffen in het milieu. Na maatregelen herstelde de populatie zich en zette de groei door tot het eind van de jaren negentig, waarna een afvlakking in de groei optrad tot op het huidige niveau. De meest recente schatting van de totale broedpopulatie in de Nederlandse Waddenzee bedraagt 8.000-10.000 broedparen voor periode 1996-1998 (Koks 2000).

Dispersie

De vrouwtjes van de Nederlandse populatie leggen een grote plaatstrouw aan de dag. Niet alleen broeden zij op het eiland waar ze geboren zijn, ook overwinteren zij in de nabijheid. De plaatstrouw van broedende vrouwtjes aan het broedgebied gaat zo ver dat 97,5% van deze vrouwtjes op minder dan 100 m van de eerdere broedplaats wordt teruggevonden (Swennen 1976). Ook na het uitkomen van de jongen gaan de vrouwtjes naar het dichtstbijzijnde water om te foerageren. In het Baltische broedgebied is vastgesteld dat ook tijdens het opgroeien van de jongen er weinig verplaatsingen plaatsvinden, waardoor de verspreiding van vrouwtjes met jongen gerelateerd blijft aan de ligging van de oorspronkelijke broedplaatsen (Oest & Kilpi 2000). Vrouwtjes Eidereenden worden dan ook als 100% philopatrisch (trouw aan de gekozen broedplaats) beschouwd.

De mannetjes zijn vooral trouw aan een eenmaal gekozen vrouwtje. De paarbinding vindt in de winter plaats. Dit is de periode waarin Eidereenden van verschillende herkomstgebieden door elkaar heen voorkomen. Dit betekent dat Eidereend mannetjes die in de Nederlandse Waddenzee zijn geboren in een groter gebied dan de Nederlandse Waddenzee tot voortplanting komen, o.a. tot in het Oostzeegebied (Swennen 1991).

Doortrek- en overwinteringsgebieden

Het aantal overwinterende vogels in het Nederlandse deel van de Waddenzee in normale winters in de periode 1994-2000 tussen de 50.000 en 120.000 individuen ligt. Op grond van het aantal broedparen bestaat hiervan naar schatting minimaal 15-40 % uit Nederlandse broedvogels (Van den Berk *et al.* 2001). In strenge winters vinden verschuivingen plaats en worden uitschieters vastgesteld tot 145.000 vogels (Witte & Wolf 1997, Witte *et al.* 2000). De totale Baltische-Deense-Nederlandse populatie is veel groter en wordt geschat op totaal 1.350.000-1.700.000 vogels (Rose & Scott 1997). Het zijn met name niet-geslachtsrijpe individuen die in de winter verder weg trekken. Een deel houdt zich op langs de kusten van Frankrijk en Groot-Britanië. Zowel mannetjes als vrouwtjes zwermen in de eerste jaren uit over een groot gebied uit dat reikt tot 1.200 km van de broedplaats. Voor migrerende populaties zoals in de Oostzee is het dispersiegedrag mogelijk anders. In Schotland is vastgesteld dat het juist de volwassen vogels zijn die uit de eigen broedgebieden wegtrekken naar overwinteringsgebieden met een goed voedselaanbod die op enige afstand zijn gelegen (100 km), maar nog steeds relatief dichtbij. De onvolwassen vogels daarentegen bleven in het broedgebied (Baillie & Milne 1989).

Het belangrijkste overwintersgebied van de Oostzee-populatie, waar het grootste deel van de Westpalearctische populatie door wordt gevormd, beslaat de gehele Internationale Waddenzee en de wateren verder uit de kust rond Denemarken. Het verspreidingsgebied van niet-geslachtsrijpe vogels van de Oostzee-populatie is veel groter en omvat bijna geheel Noordwest-Europa, waarbij ook vogels tot in de Zwarte Zee voorkomen.

Het grootste deel van de Nederlandse broedpopulatie trekt niet weg, maar overwintert ook in de Nederlandse Waddenzee. Het belangrijkste overwinteringsgebied binnen Nederland is de Waddenzee. Deze wordt gebruikt door zowel de lokale Nederlandse broedpopulatie als vogels uit noordelijke en oostelijke herkomstgebieden, met name van de kusten van de Oostzee (naar schatting behoort 15-40% van de totale aantallen in de Waddenzee in de winter tot de Nederlandse populatie) (Van den Berk *et al.* 2000). Al vanaf eind mei komen grote aantallen van buitenlandse broedpopulaties naar de Nederlandse Waddenzee om te ruien. In de periode eind mei - juli gaat het hierbij vooral om mannetjes. De vrouwtjes en onvolwassen vogels (aanwas uit dat jaar) uit noordelijke en oostelijke streken komen later (eind juli - begin augustus). In oktober en november verlaat een deel van Eidereenden de Waddenzee om reeds terug te keren naar het Oostzeegebied. Het gaat hier vermoedelijk vooral om adulte vogels.

De belangrijkste doortrek- en overwinteringsgebieden buitengaats in Nederland zijn te vinden ten noorden van de Waddeneilanden en voor de kust van Noord-Holland; kleinere in de Voordelta. Een gebied als de Oosterschelde wordt nagenoeg niet gebruikt, terwijl hier wel grote voedselvoorraden voor de Eidereend aanwezig zijn. De aantallen in de Nederlandse overwinteringsgebieden fluctueren sterk van jaar tot jaar waarbij geen rechtlijnig verband bestaat met het lokale voedselaanbod. In de eerste plaats lijken de aantallen die in Nederland overwinteren sterk bepaald door al dan niet gunstige omstandigheden ten noordoosten van Nederland (voedsel, vorst). Desalniettemin zijn recentelijk grootschalige verschuivingen binnen het Nederlandse overwinteringsgebied vastgesteld, die gepaard gingen met verhoogde sterfte (Van den Berk *et al.* 2000).

Uit onderzoek is gebleken dat Eidereenden zeer kritisch zijn wat betreft de keuze van de grootte van hun prooi en de diepte waarop gevoerageerd wordt. In een Deense situatie werd 22 - 64 % van de aanwezige biomassa geconsumeerd tussen de 0 en 6 m, terwijl dieper dan 6 m dit deel slechts 3 % bedroeg. Op de ondiepten overheerste de kleinste grootteklassen van mossels (Larsen & Guillemette 2000). Voor de Nederlandse situatie zijn dergelijke gegevens niet voorhanden, maar een vergelijkbaar principe in relatie tot mossel en kokkels ligt voor de hand.

Mariene biogeografische aspecten voor de Nederlandse situatie

Het voorkomen van omvangrijke *Spisula* banken op minder dan 20 m diepte bepaalt in hoge mate de verspreiding van overwinterende zee-eenden in de Nederlandse kustzone (naast Eidereend ook Zwarte zee-eend). Mogelijk dat in de kustzone voor de Hollandse kust en boven de Waddeneilanden ook andere macrofaunasoorten op het menu staan. Desondanks vallen niet alle goede *Spisula*-jaren samen met hoge aantallen zee-eenden. De ligging en grootte van *Spisula* banken kunnen met een tijdsspanne van enkele jaren aan sterke veranderingen onderhevig zijn (Leopold 1996). Blijkbaar kunnen de vogels niet adequaat op gunstige, geïsoleerde voedselplekken reageren vanwege een beperkte mobiliteitgedrag tijdens het winterseizoen.

Tot in de jaren negentig van de vorige eeuw overwinterde de Eidereend uitsluitend in de Waddenzee. In het seizoen 1990/1991 verplaatsten grote aantallen vogels zich naar de ondiepe kustzone van de Noordzee. Deze verplaatsing ging gepaard met een verhoogde sterfte en is recentelijk in verband gebracht met een grootschalige voedselschaarste voor de soort. Deze voedselschaarste is recentelijk in verband gebracht met de intensieve kokkelvisserij in de Waddenzee (Van den Berk *et al.* 2001). Sindsdien is het overwinteren van grote aantallen onder de kust een gewoon verschijnsel dat nog steeds beïnvloed lijkt door de voedselsituatie. In het seizoen 1999/2000 heeft wederom een dergelijke situatie zich voorgedaan. Grootschalige verschuivingen en het ontdekken van nieuwe voedselgebieden lijkt sterk gekoppeld te zijn aan slechte voedselomstandigheden.

7.4 Noordzee offshore

7.4.1 Algemeen

Op het eerste gezicht is de zee een min of meer uniform systeem. Niets is minder waar. Als gevolg van abiotische factoren (ondergrond, waterdiepte) herkomst en beweging van watermassa's (chemie, horizontale en verticale zeestromen) en weersfactoren (kracht en richting van de wind) bestaan er ruimtelijke verschillen. Daarnaast zijn voor vogels belangrijke prooien als vis en plankton niet egaal verdeeld over de zee, niet in het horizontale vlak en niet in het verticale vlak.

Het ligt voor de hand aan te nemen dat de verspreiding van zeevogels een afspiegeling is van de dichtheid aan bereikbare prooi. Er zijn evenwel weinig studies die deze voor de hand liggende relatie eenduidig aantonen (Haney & Solow 1992). Factoren die hierin een rol spelen zijn:

- de schaal van de steekproefgrootte in relatie tot de schaal ('groepsgrootte') van het voorkomen van zeevogels op zee (o.a. Tasker *et al.* 1997, Haney & Solow 1992);
- het voorkomen van groepen zeevogels op zee kan geïnduceerd worden door sociale factoren. De eerste vogel trek de rest aan waardoor op de ene geschikte plek de soort volop aanwezig is en op de andere de soort volledig ontbreekt omdat de geschikte plek nog niet is gevonden;
- daarbij komt dat de bereikbaarheid van de geschikte plekken in relatie tot tijd van het jaar, varieert. In de broedtijd foerageren zeevogels tot op een bepaalde, soortspecifieke, afstand rondom de kolonie. Hierdoor blijven geschikte plekken buiten het bereik van kolonies onbenut door broedvogels. Na het broedseizoen kan de verspreiding op zee ingrijpend wijzigen (Camphuysen & Leopold 1998).

7.4.2 Broedvogels: Kleine Mantelmeeuw *Larus graellsii*

Keuze en status soort

De Kleine mantelmeeuw staat model voor een soort die in kustgebieden broedt en tot zeer ver uit de kust op volle zee kan foerageren. De Kleine mantelmeeuw foerageert zowel zelfstandig (vis, zwemkrabben) als achter vissersschepen. In het laatste geval foerageren ze op snijafval en overboord gezette bijvangsten (Camphuysen 1995).

rode lijst: nee

bijlage 1 Vogelrichtlijn: nee

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: ja

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Noordzee

ecoprofiel beschikbaar: nee

Verspreidingsgebied

De Kleine mantelmeeuw broedt op de kusten van het Noordwest-Atlantische gebied en overwintert zuidelijker, tot ter hoogte van de evenaar. In de twintigste eeuw heeft de

soort zich sterk uitgebreid waarbij ondermeer IJsland werd gekoloniseerd. In Nederland vond het eerste broedgeval in 1926 plaats (Spaans *et al.* 1998). Tegenwoordig broeden in Nederland meer dan 50.000 paar Kleine mantelmeeuwen. De broedvogels zijn ongeveer gelijkmatig over de Wadden en Zuidwest-Nederland verdeeld, en kleine aantallen komen voor in Hollandse duinen en nabijgelegen steden (Van Dijk *et al.* 1999, Meininger *et al.* 2000). Broedvogels van de Waddeneilanden foerageren met name op de Noordzee en slechts voor een klein deel in de Waddenzee (Garthe *et al.* 1999).

Populatiestructuur

De Kleine mantelmeeuw kan een hoge leeftijd bereiken. De oudst bekende vogels is ruim 26 jaar geworden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1981). Het duurt vier jaar voordat vogels geslachtsrijp zijn en voor het eerst tot broeden kunnen komen. Legsels bestaan gemiddeld uit 3 eieren.

Sinds het begin van de 20e eeuw is het broedgebied van de Kleine mantelmeeuw sterk uitgebreid en zijn de aantallen sterk toegenomen (Baptist 2000). De Kleine Mantelmeeuw heeft voor zover bekend in Nederland voor het eerst gebroed in 1926 en wel op Terschelling (3 paar) (Brouwer 1927). Nadien ontstonden grote kolonies op alle Waddeneilanden, in de duinen van Noord- en Zuid-Holland en in het Deltagebied (Spaans 1998a). De eerste melding in het Deltagebied was op Schouwen-Duiveland (3 paar in 1929). In het noordelijk Deltagebied vond het eerste broedgeval plaats op De Beer in 1957 (Ten Kate 1959). In de jaren zestig bleef de Nederlandse populatie onder de 100 broedparen. Tussen 1960 en 1970 verdubbelde het aantal broedparen ieder vier jaar. Inmiddels is de Nederlandse populatie gegroeid tot ca. 50.000 paar in 1996 (Spaans 1998). Vanaf de jaren tachtig namen de aantallen in het noordelijk Deltagebied sterk toe, met name door vestiging van door de Vos verdreven broedvogels van kolonies in de duinen van Noord- en Zuid-Holland (Meininger *et al.* 2001). Tevens komt de soort achter de Hollandse duinen in toenemende mate tot broeden op gebouwen (Van Dijk *et al.* 1998, Spaans 1998). De huidige trend van de Kleine mantelmeeuw is dat er nog steeds een toename plaatsvindt (Baptist 2000).

Op de Maasvlakte en in Europoort komen de grootste kolonies voor. Na een sterke toename in de periode 1987-1996 leken de aantallen rond ca. 26.000 paar te stabiliseren, maar in 2000 vond wederom een sterke toename plaats tot bijna 35.000 paar.

Dispersie

Van de meeste grote meeuwensoorten werd aangenomen dat ze hun eerste broedpoging doen in het gebied, of zelfs in de kolonie, waar ze geboren zijn (Douthern 1977). Echter zoals nu blijkt is het op een andere plek gaan broeden een zeer belangrijke en gebruikelijke voortplantingstactiek (Coulson *et al.* 1982, Kipli & Saurola 1983). Driekwart van de broedvogels ouder dan 8 jaar worden binnen een straal van 100 km broedend teruggevonden. Voor 5 jarige vogels was dit zelfs 86%, maar voor 6-8 jarige vogels slechts 43% (Kilpi & Saurola 1983).

Het plaats vinden van verstoring (voornamelijk door predatoren) kan tot gevolg hebben dat een bepaalde kolonie (groten)deels of geheel verlaten wordt, waarna de betrokken vogels zich elders vestigen. Een analyse van het kolonisatieproces van de Nederlandse (en Duitse) kust en de recente verschuivingen als gevolg van de vos, met nadruk op ruimtelijke patronen, kan meer inzicht geven.

Doortrek- en overwinteringsgebieden

De broedgebieden in Noordwest-Europa worden na het broedseizoen verwisseld voor zuidelijker oorden, waarbij de soort tot aan de kusten van West-Afrika komt. Op en rond de Noordzee worden 's winters nog kleine aantallen aangetroffen (Bijlsma *et al.* 2001). In het voorjaar (vanaf februari) vindt noordwaartse trek plaats waarbij volwassen dieren eerder passeren dan de onvolwassen dieren. Een aanzienlijk deel van de 1-jarige (15%) en 2-jarige (20%) meeuwen blijft het hele jaar in de overwinteringsgebieden. Van de 3- en 4-jarige bleek dit 6% respectievelijk 0% te zijn (Kilpi & Saurola 1983). De najaarstrek speelt zich af tussen juli en november met een maximum in augustus.

De seizoenstrek van de Kleine mantelmeeuw is minder kustgebonden dan van de meeste andere meeuwen (*cf.* Camphuysen & Van Dijk 1983, Platteeuw *et al.* 1994), waarbij grote aantallen op meer dan 50 km uit de kust passeren (Bijlsma *et al.* 2001).

Mariene biogeografische aspecten voor de Nederlandse situatie

De belangrijkste broedkolonies liggen in het Waddengebied en Zuidwest-Nederland. Van hieruit worden de foerageergebieden op de Noordzee benut, waarbij vogels tot 135 km van hun broedplaats kunnen foerageren (Camphuysen 1995). Hierdoor is de dichtheid aan de kust van Zuidwest-Nederland en de Waddeneilanden groter dan onder de Hollandse kust (Poot *et al.* 2001, Arts & Berrevoets 2001). Ook op grotere schaal is er kolonie-effect in de verspreiding van de soort te onderkennen (Garthe 1997).

De soort foerageert voor een deel op discards van vissersschepen (Camphuysen *et al.* 1995, Walter & Becker 1997). Van deze vogels is de momentane verspreiding een afspiegeling van die van vissersschepen. Hierdoor treden in de verspreiding op zee ook weekend effecten op, want in het weekend ligt een belangrijk deel van de vissersschepen in de haven. De soort kan ook zelfstandig op jonge vis foerageren (schol, haringachtigen) waarbij zich op zee grote aantallen in hiervoor geschikte gebieden kunnen ophouden (Kieboom 1994).

De Kleine Mantelmeeuw kan tot 135 km uit de kust foeragerend worden waargenomen, waarbij nog dezelfde dag naar de kust wordt teruggevlogen. Echter, het merendeel van de dieren wordt in de eerste 20 km waargenomen, waarbij de diepte over het algemeen de 20 m niet overschrijdt (Witte & Berrevoets 1999, Arts & Berrevoets 2001).

7.4.3 Overwinteraars/trekvogels: Zeekoet *Uria aalge*

Keuze en status soort

De Zeekoet staat model voor een pelagische soort die in het Nederlandse kustgebied relatief schaars voorkomt, maar die in het winterhalfjaar op het NCP (buiten de kustzone) zeer talrijk kan zijn.

De verspreiding van Zeekoeten blijkt sterk samen te hangen met het saliniteitsgehalte van het oppervlaktewater, doorzicht en thermische stratificatie, welke kenmerkend zijn voor open zeewater (Garthe 1997).

blauwe lijst: nee

bijlage 1 Vogelrichtlijn: ja

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: ja

doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Noordzee

ecoprofiel beschikbaar: ja

Verspreidingsgebied

De Zeekoet broedt in kolonies op rotskusten in het noorden van het Atlantische en Pacifische gebied. Meer dan 90% van de Noordzee populatie broedt in Schotland. De zuidelijkst gelegen kolonie is die van Bempton, Yorkshire. De kolonies die het dichtst bij Nederland liggen, zijn te vinden aan de oostkust van Noord-Engeland, Schotland en Helgoland. Helgoland is het enige eiland in de zuidelijke bocht waar het mogelijk is om op steile rotskusten te broeden (Hüppop 2000). Het aantal broedparen is hier toegenomen van ca. 1000 in 1952 tot maximaal 4500 in 1995 (Hüppop 2001). Buiten de broedtijd verblijven de vogels op zee, vooral in de nabijheid van de continentale platen, en minder op de oceaan.

Populatiestructuur

Zeekoeten bereiken een relatief hoge leeftijd. De sterfte in het eerste jaar bedraagt echter circa 65%. Slechts 20-40% wordt volwassen. De overlevingskans van volwassen vogels is echter 95%. De gemiddelde levensverwachting van de Zeekoet is 7 jaar en de oudst bekende geringde Zeekoet was 31 jaar. Hun eerste jaar brengen de vogels geheel op zee door. Vanaf de tweede lente kunnen ze potentiële broedplaatsen bezoeken en pas na 4 of 5 jaar komen ze voor het eerst tot broeden; mediane waarde 6-8 jaar). Per jaar wordt een legsel geproduceerd dat 1 of 2 eieren bevat.

Het voedselaanbod is de belangrijkste factor die bepalend is voor het broedsucces. Dit voedselaanbod wordt niet altijd bepaald door de hoeveelheid aanwezige vis, maar kan ook sterk beïnvloed worden door slechte weersomstandigheden. Tot voor kort leidde de visserij tot een verhoogd aanbod aan prooi-soorten voor de Zeekoet (meer kleine vis). Echter, de huidige visserij voor de productie van vismeel resulteert in een sterk afname van het voedselaanbod voor Zeekoeten. Predatie van eieren en jongen door

kraaiachtigen, meeuwen (en jagers), roofvogels en landzoogdieren varieert sterk tussen kolonies en wordt deels beïnvloed door de mate van menselijke verstoring.

Het aantal Zeekoeten vertoont een sterke afname in het Noordoost-Atlantische gebied (Leaper ongepubliceerd). In tegenstelling hiermee neemt het aantal broedparen rond de Noordzee toe. Van 1969 tot 1987 is de Noordzee broedpopulatie verdubbeld tot ca. 700.000 broedparen. Echter, in recente jaren lijkt er sprake te zijn van een lichte afname voor de noordelijke kolonies van de Noordzee (Leaper ongepubliceerd). Op Helgoland nam het aantal Zeekoeten af van 2000 paar in 1947 tot 775 in 1973. Sindsdien is het aantal weer toegenomen tot 4500 in 1995 (Hüppop 2001).

Dispersie

De meeste broedvogels keren jaarlijks terug naar hetzelfde nest. Op Skomer bedroeg dit in de periode 1973-1975 95% van alle broedvogels. Dit percentage wordt deels beïnvloed door het voorgaande broedsucces en de mogelijkheid om te paren. De gemiddelde verspreidingsratio voor Zeekoeten tussen kolonies wordt geschat op 25-33% (Harris *et al.* 1996). Een broedvogel van Sumborgh Head, Shetland, is ook broedend waargenomen op Isle of May. Dit is een afstand van 1100 km. Onvolwassen vogels bezoeken vaker andere kolonies dan waar ze geboren zijn. Soms worden gedurende een zomerseizoen meerdere kolonies bezocht. Vogels die op Isle of May zijn geboren zijn als bezoeker vooral waargenomen in kolonies te Northumberland. Dit ligt op 350 km afstand (in vogelvlucht en deels over land).

Broedende Zeekoeten foerageren veelal niet verder dan 30 km van hun nest, maar afstanden van 60-100 km zijn vastgesteld. Tijdens het broedseizoen worden de hoogste dichtheden echter binnen 6 km van kolonies waargenomen (Blake *et al.* 1984, del Nevo 1990, Webb *et al.* 1995). In het broedseizoen blijkt de verspreiding van Zeekoeten sterk samen te hangen met de verspreiding van Zandspiering. Deze relatie is buiten het broedseizoen veel minder sterk (Wright & Begg, 1997). Daarnaast bleek de verspreiding, in de Schotse wateren, gerelateerd te zijn aan de afstand tot de kolonie en de breedtegraad (Wright & Begg 1997).

Doortrek- en overwinteringsgebieden

In de zomer blijven broedvogels in de buurt van de kolonies, maar in de winter verspreiden ze zich over een groot gebied op volle zee. De grootste dichtheden worden waargenomen ter hoogte van fronten (Stone *et al.* 1995). Vooral jonge vogels van noordelijke broedplekken kunnen zuidwaarts trekken en daarbij afstanden van enkele duizenden kilometers overbruggen. Dieren uit Britse kolonies zijn aangetroffen van Noord-Noorwegen tot de Atlantische kust van Spanje. Er zijn zelfs enkele waarnemingen bekend uit de Middellandse Zee en Marokko. De meeste dieren blijven echter in de Noordzee. Volwassen dieren van Helgoland zijn nooit verder dan 200 km van hun kolonie waargenomen, terwijl onvolwassen dieren in Zuidwest-Noorwegen, Schotland en het Kanaal zijn waargenomen (Bairlein 2001).

De verspreiding is sterk afhankelijk van de plek waar ze broeden en geboren worden. Broedvogels van Shetland worden voornamelijk in de Noordzee en langs de Noordse Westkust gevonden. Er zijn echter ook waarnemingen bekend uit Ierland, het Kanaal en de IJszee (Baillie *et al.* 1994). Ook de Zeekoeten van Zuidoost-Schotland en Noordoost-Engeland trekken de Noordzee in, evenals een deel van de broedvogels van de Outer Hebriden (Baillie *et al.* 1994). Van de op Helgoland geringde jongen werd slechts 4% ten zuiden van Helgoland teruggevonden, met name in de periode december – februari. De meeste jonge dieren werden echter ten noorden van Helgoland teruggevonden. In september en oktober waren de meeste terugmeldingen afkomstig van Zuid-Noorwegen (Bairlein 2001).

Op het moment dat ze hun nest verlaten, kunnen jonge Zeekoeten nog niet vliegen en zelfstandig foerageren. Daarom worden ze door één van de ouders, veelal hun vader, begeleid. De jonge dieren verlaten van eind juni tot begin juli hun nest in Schotland om tezamen met een ouder al zwemmend de Noordzee over te steken naar Denemarken, alwaar ze vaak eind augustus aankomen. In juli-augustus komen deze dieren aan in noordelijk deel van het NCP, met name in het gebied rond het heldere en visrijke water van het Friese Front. Hier kunnen in deze periode naar schatting 15.000-45.000 donsjongen met hun begeleidende oudervogel voorkomen. De oudervogel maakt in deze periode een volledige slagpenrui door (Camphuysen in Bijlsma *et al.* 2001, Camphuysen & Leopold 1994). Beide leeftijdscategorieën komen dus met hulp van de zeestromen naar het NCP gezwommen waarbij ze, afhankelijk waar ze geboren zijn, een afstand van 350 - 650 km overbruggen.

Mariene biogeografische aspecten voor de Nederlandse situatie

De soort is een broedvogel van steile rotskusten met een groot aanbod van kleine vis (met name spieringachtigen) binnen een straal van enkele kilometers. De saliniteit van het zeewater waar Zeekoeten voorkomt ligt meestal boven de 34 ‰. Brakke en ondiepe wateren worden ook langs de kust veelal gemeden. Het Nederlandse deel van de Noordzee ligt binnen vestigingsafstand van Zeekoeten, maar er is geen geschikt broedhabitat aanwezig. Helgoland ligt op slechts 100 km van de Nederlandse grens en de zuidelijke Britse kolonies liggen binnen 350 km van de Nederlandse kust. Het feit dat in het winterhalfjaar Zeekoeten wijdverspreid over het hele NCP voorkomen, geeft aan dat er geen barrières zijn ten aanzien van bereikbaarheid voor niet-broedvogels.

Het noordelijk deel van het NCP heeft een belangrijke functie als foerageer-, rui- en opgroeigebied voor (jonge) Zeekoeten van Britse, Schotse en Duitse (Helgoland) kolonies.

7.5 Samenvatting & conclusies vogels

7.5.1 Samenvatting

Het verspreidingsgebied van een soort is de ruimtelijke resultante van een aantal processen die in beginsel door één of meer klimatologische factoren worden aangestuurd. Binnen het verspreidingsgebied vinden verschillende typen verplaatsingen plaats met ieder een ruimtelijk en temporeel schaalniveau. In het begrip van het verspreidingsgebied van broedvogels is de dispersie en de afstanden waarover deze plaatsvindt een bepalende factor; naast reproductie en overleving. Voor het verspreidingsgebied als niet-broedvogel gelden mogelijk vergelijkbare patronen en processen.

De beschikbare kennis over dispersie en ruimtelijke dynamiek in vogelpopulaties is geïllustreerd aan de hand van zes voorbeeldsoorten. Deze zijn kenmerkend voor één van de drie onderscheiden foerageerhabitats in de Nederlandse kustzone. Per foerageerhabitat werd steeds een broedvogelsoort en een niet-broedvogelsoort gekozen. De karakteristieken van de besproken soorten zijn samengevat in onderstaande drie tabellen.

De beschikbare informatie gaat vooral in op de temporele aspecten van de betrokken populaties. Ruimtelijke aspecten zijn in het onderzoek onderbelicht. Van de voor Nederland relevante soorten zijn wel veel data beschikbaar waarmee de ruimtelijke aspecten kunnen worden geanalyseerd. Deze analyse zou als onderbouwing kunnen gelden voor de voorlopige conclusie dat de bereikbaarheid van potentieel geschikt habitat op de schaal van de Nederlandse Zuidelijke Noordzee voor de meeste soorten geen issue is.

7.5.2 Kennisleemten

Aantallen (broedvogels) in een gebied verschillen van jaar tot jaar en binnen een jaar van maand tot maand, van dag tot dag en van uur tot uur. Om inzicht te krijgen in de processen die deze verschillen verklaren, is onderzoek noodzakelijk. Dit onderzoek moet zich over de juiste schaal van tijd en ruimte uitstrekken.

Onderzoek op het land is, vanwege de betere toegankelijkheid van gebieden waar vogels verblijven, in het algemeen eenvoudiger dan onderzoek op zee. Onderzoek in de broedtijd zal zich veelal tot een gebied rond de kolonies beperken omdat vogels dan min of meer aan een bepaalde plek zijn gebonden. Buiten de broedtijd zijn ze veel mobieler en kunnen grotere gebieden bestrijken. In een heterogeen landschap zal de verspreiding van een soort zich beperken tot geschikte plekken terwijl dezelfde soort in een homogeen landschap op iedere plek kan zitten. Als gevolg van het voorgaande is er meer bekend van de processen die de verspreiding van soorten op het land en de overgang naar water verklaren dan van soorten die (een deel van het jaar) op volle zee voorkomen.

Tabel 7.1 Samenvatting karakteristieken voorbeeldsoorten kustzone.

Soortengroep	Kustzone broedvogel	Kustzone winter/trekvogel
Voorbeeldsoort	Strandplevier <i>Charadrius alexandrinus</i>	Scholekster <i>Haematopus ostralegus</i>
Verspreidingsgebied		
Nederland	De verspreiding in Nederland is hoofdzakelijk beperkt tot het Deltagebied en het Waddengebied. In het IJsselmeergebied worden slechts enkele broedgevallen gevonden	Zeer algemeen in het Waddengebied en het Deltagebied
Wereldwijd	Het verspreidingsgebied omvat de kusten van de subtropische en gematigde zone van Europa en de continentale delen van midden en Zuidoost-Europa..	Langs de kustgebieden van Noordwest-Europa. Overwintert in Waddengebied en Deltagebied. Tijdens strenge winters voor een deel verder zuidelijk (Frankrijk).
Levensstrategie		
levensvorm	meerjarig	meerjarig
r-K-strategie	K-strateeg	K-strateeg
reproductie	Na 3 jaar worden jaarlijks drie eieren gelegd.	Na 3-7 jaar worden circa drie eieren gelegd.
Dispersie		
waardoor	actieve verplaatsing	actieve verplaatsing
hoever	Bijna alle broedvogels in de Delta zijn nooit verder dan 3 km van de broedplek waargenomen als broedvogel. Andere studies laten grotere afstanden zien, tot 1140 km.	Broeden vindt meestal binnen 50 km van de geboorteplek plaats. Onder Nederlandse kustbroedvogels grote mate van winterplaatstrouw.
tijdschaal	Jaren / decennia	Jaren / decennia

Tabel 7.2 Samenvatting karakteristieken voorbeeldsoorten wadden/estuaria

Soortengroep	Wadden/estuaria broedvogel	Wadden/estuaria winter/trekvogel
Voorbeeldsoort	Grote stern <i>Sterna sandvicensis</i>	Eidereend <i>Somateria molissima</i>
Verspreidingsgebied		
Nederland	Algemeen in het Waddengebied vrij algemeen in het Deltagebied	Als broedvogels in de Waddenzee en enkele exemplaren in het Deltagebied.
Wereldwijd	In het kustgebied van de Atlantische Oceaan en aangrenzende gebieden. In Europa één populatie in de Noordzee, Oostzee en Middellandse Zee. Andere in Zwarte Zee en Kaspische Zee.	De Eidereend komt voor langs de ondiepe kustzeeën van het noordelijk halfrond. Het grootste deel van de Noordwest- Europese populatie broedt in het Oostzeegebied. De Nederlandse broedpopulatie vormt de zuidelijkste rand van het broedareaal in Europa. Ten zuiden van Nederland komen slechts nog enkele paren tot broeden in Noord- Frankrijk
Levensstrategie		
levensvorm	meerjarig	meerjarig
r-K-strategie	K-strategie	K-strategie
reproductie	Na vier jaar jaarlijks één tot drie eieren.	Na drie tot vier jaar jaarlijks gemiddeld 5 eieren
Dispersie		
waardoor	actieve verplaatsing	actieve verplaatsing
hoever	Tussen geboorte en broedlocaties soms maar enkele kilometers.	De plaatstrouw van broedende vrouwtjes aan het broedgebied gaat zo ver dat 97,5% van deze vrouwtjes op minder dan 100 meter van de eerdere broedplaats wordt teruggevonden Nederlandse mannetjes kunnen gepaard voorkomen tot in de Oostzee
tijdschaal	Jaren / decennia	Jaren / decennia

Tabel 7.3 Samenvatting karakteristieken voorbeeldsoorten Noordzee

Soortengroep	Noordzee broedvogel	Noordzee overwinteraar/ trekvogel
Voorbeeld soort	Kleine mantel meeuw Larus fuscus	Zeekoetria aalge
Verspreidingsgebied		
Nederland	Zeer algemeen in het kustgebied ter hoogte van de Waddeneilanden en de delatgebied algemeen langs rest van de kust	Vrij algemeen in de Noordzee en zeer zeldzaam in het Waddengebied en het Deltagebied
Wereldwijd	Broedt op de kusten het Noordwest-Atlantisch gebied en overwinteren zuidelijker. Tot ten van de evenaar	Komt voor als broedvogel in de Noord-Atlantische en boreale zones van de Grote - en Atlantische Oceaan. Broed zuidelijk tot in Portugal.
Levenstrategie		
levensvorm	Meerjarig	Meerjarig
r-K-strategie	K-strategie	K-strategie
reproductie	Na vier jaar jaarlijks drie eieren	Na 5-7 jaar, jaarlijks één ei. In enkele gevallen wordt al in het derde jaar met broeden begonnen.
Dispersie		
Waardoor	Actieve verplaatsing	Actieve verplaatsing
Hoever	Tussen geboorte en broedlocaties soms enkele meters. Na verstoring hervestiging op 100-2000 m mogelijk. 75% broedt binnen 100 km van geboorteplek.	Tussen geboorte en broedlocaties tot 350 km, bij uitzondering meer.
Tijdschaal	Jaren /decennia	Jaren /decennia

De belangrijkste parameter in het begrip van verspreiding is de dispersie van een soort. Dit is een van de sleutelfactoren in het functioneren van een metapopulatie. Daarbij zijn zowel de plaatstrouw als de plaatsontrouw van belang. Hierover is weinig informatie beschikbaar, met name voor de Nederlandse situatie. Van veel in dit kader relevante soorten is wel veel onderzoeksmateriaal aanwezig dan wel reeds verzameld van waaruit begrippen als plaats(on)trouw kunnen worden afgeleid. Op korte termijn zouden bestaande datasets geanalyseerd moeten worden op de mogelijkheid voor het genereren van een dispersiecurve. Op basis van deze gegevens kunnen vervolgens onderzoeksdoelen worden gedefinieerd, waarbij op een integratie van de drie *life-history-traits* reproductie, overleving en dispersie wordt aangestuurd.

Van de meeste soorten vogels is de vestigingsgeschiedenis en aantalsontwikkeling van de broedvogels bekend. Daarnaast is voor een aantal soorten informatie beschikbaar over overleving en reproductie. Van de andere soorten kan deze informatie door middel van onderzoek verkregen worden. Samen met de dispersiecurve van de betreffende soorten kan de vestigingsgeschiedenis gemodelleerd worden. Uit het verschil tussen het gemodelleerde vestigingspatroon en het waargenomen vestigingspatroon kunnen vervolgens knelpunten afgeleid worden waarmee deze vogels te maken hebben.

7.5.3 Conclusies

- Het verspreidingsgebied van broedvogels en veranderingen daarin zijn de resultante van reproductie, overleving en dispersie.
- De (her)kolonisatie vindt sneller plaats indien de soort (broed)plaatsontrouw is en gaat veel minder snel dan bij (broed)plaatstrouwe soorten.
- De kans dat onbezet gebied gekoloniseerd zal worden is groter vanuit een 'source' dan vanuit een 'sink'.
- Vogels van een groeiende populatie, waarbij het aantal geschikte broedplaatsen op de 'oorspronkelijke' broedplek 'volloopt' zullen eerder grotere dispersie vertonen dan indien op de 'oorspronkelijke' broedplek ruimte beschikbaar komt.
- De kans dat onbezet gebied bezet wordt, is een afgeleide van de kolonisationsnelheid en de afstand tot bezet gebied.
- Ook buiten de broedtijd gelden begrippen als plaatstrouw en routevastheid en is de flexibiliteit daarin beperkt.
- Bij verschillende vogelsoorten geldt dat eerstejaars vogels in hun eerste winter op veel grotere afstanden overwinteren dan adulte vogels. Dit geldt bijvoorbeeld voor de zeer plaatstrouwe Eidereend populatie in Nederland, maar dit gaat ook op voor een langeafstandstrekker als de Kleine mantelmeeuw. Interessant is dat het kenmerkende dispersiegedrag van onvolwassen vogels in hun eerste levensjaar onafhankelijk is van de populatiedynamica. Ook bij een dalende populatietrend vertonen juveniele vogels uitgebreid dispersiegedrag. De sterke genetische basis van de dispersie bij deze leeftijdsgroep is hiervoor de verklaring. In het proces van ontdekking van nieuwe overwinteringsgebieden speelt deze categorie vogels een belangrijke rol, aangezien zij het meest plaatsontrouw zijn. Ten aanzien van de

broedplaats kunnen deze soorten soms een zeer sterke plaatstrouw ten toon spreiden.

De achterliggende reden om bij uitbreidingsmogelijkheden van het areaal toch plaatstrouw te blijven, is het reproductief voordeel voor individuele vogels. De sturing van het gedrag om de plaatstrouw te doorbreken lijkt een geringe genetische basis te hebben. Bij een verdergaande groei van de populatie in traditionele broedgebieden kan door concurrentie een verlaagd broedsucces ontstaan, waardoor het voordelig wordt om nieuwe gebieden te koloniseren. Het reproductieve voordeel van deze vogels bij een vestiging elders is evident.

- Ondanks schaarse gegevens mag worden aangenomen dat afstanden tussen geschikte broedplaatsen van 100 km en meer door dispersie van nieuwe broedvogels kunnen worden overbrugd. Voor soorten van hoog-dynamische milieus zoals die van de overgang van land naar zee, ligt genoemde afstand vermoedelijk hoger. Dit betekent dat de (on)bereikbaarheid van potentiële broedplaatsen op de schaal van het Nederlandse kustgebied voor de meeste soorten waarschijnlijk geen issue is. Dit geldt naar verwachting ook voor de (on)bereikbaarheid van potentiële plekken voor niet-broedvogels. Om deze conclusie met feiten te kunnen onderbouwen, zouden bestaande datasets met relevante basisgegevens geanalyseerd kunnen worden. Dergelijke analyses zijn tot op heden niet uitgevoerd.

7.6 Literatuur vogels

- Abello P. & D. Oro. 1998. Offshore distribution of seabirds in the Northwestern mediterranean in June 1995. *Colonial Waterbirds* 21: 422-426.
- Andersson M. 1980. Nomadism and site tendency as alternative reproductive tactics in birds. *J. Anim. Ecol.* 49: 175-184.
- Arts F. & P.L. Meininger 1997. Ecologisch profiel van de Strandplevier *Charadrius alexandrius*. Bureau Waardenburg rapport 97.01/ Rapport RIKZ 97.002. Culemborg/Middelburg.
- Arts F.A., P.L. Meininger & M. Zekhuis 1997. Ecologisch profiel van de Scholekster *Haematopus ostralegus*. Bureau Waardenburg rapport 97.25, Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ Werkdocument RIKZ OS-97.862x.
- Arts F.A. & C.M. Berrevoets 2001. Analyse zeevogeltellingen ten behoeve van ONL-studie, voorkomen van zeevogels voor de Hollandse kust. Delta ProjectManagement, Culemborg, Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ, Middelburg, Werkdocument RIKZ/IT/2001.849x.
- Baillie S.R., C. Dudley & M.P. Harris 1994. Atlas of recoveries of Guillemots *Uria aalge* ringed in Scotland. Report to Scottish Natural Heritage. Institute of Terrestrial Ecology, Banchory.
- Baillie S.R. & H. Milne 1989. Movements of Eiders *Somateria mollissima* on the east coast of Britain. *Ibis* 131: 321-335.
- Bairlein F. 2001. Results of bird ringing in the study of migration routes and behaviour. *Ardea* 89 (special issue): 7-19.

- Baptist H.J.M 2000. Voordelta van Zuidwest Nederland. Aanwijzing Vogelrichtlijn. Ecologisch Adviesbureau Baptist.
- Becker P.H. 1980. Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus* L.) . In: C.J. Smit & W.J. Wolff (eds.). Birds of the Waddensea. Balkema, Rotterdam: 122-128.
- Berrevoets, C.M., R.C.W. Strucker & P.L. Meininger 1999. Watervogels in de Zoute Delta 1997/98. Rapport RIKZ-99.001, Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ, Middelburg, Delta ProjectManagement Culemborg.
- Berthold P. 1993. Bird migration, a general survey. Oxford University Press, Oxford.
- Berthold P. 1996. Control of bird migration. Chapman & Hall, London.
- Blaak H. 1958. Over het broeden van de Scholekster in Nederland. Levende Natuur 61: 131-133.
- Blomert A.M., B.J. Ens, J.D. Goss-Custard, J.B. Hulscher & L. Zwarts (eds.) 1996. Oystercatchers and their esuarine food supplies. Ardea 84a.
- Boere G.C. 1976. The significance of the Dutch Waddenzee in the annual life cycle of arctic, subarctic and boreal waders (1). Ardea 64: 210-291.
- Brenninkmeijer A. & E.W.M. Stienen 1992. Ecologisch profiel van de Grote Stern *Sterna sandvicensis*. RIN-rapport 92/18. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Arnhem.
- Brenninkmeijer A. & E.W.M. Stienen 1994. Pilot study on the influence of feeding conditons at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. IBN Research Report 94/10. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen.
- Brouwer, G.A., 1927. *Falco peregrinus* Tunst. en *Larus fuscus affinis* Reinh. Broedvogel in Nederland. Ardea 16: 4-10.
- Burgman M.A., S. Ferson & H.R. Akçakaya 1993. Risk assessment in conservation biology. Chapman & Hall, London.
- Burton J.F. 1995. Birds and climate change. Christopher Helth, A&C Black, London.
- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Schaarse en algemene vogels van Nederland. Avifauna van Nederland, 2. KNNV Uitgeverij Utrecht en GMB Uitgeverij. Haarlem. 497pp.
- Camphuysen C. J. 1995. Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* feeding at fishing vessels in the breeding season: competitive scavenging versus efficient flying. Ardea 83: 365-380.
- Camphuysen 1996 Ecologisch profiel van de Eidereend *Somateria mollissima*. RIKZ-werkdocument 96.146x. Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ.
- Camphuysen C.J. & J. van Dijk 1983. Zee- en kustvogels langs de nederlandse kust, 1974-79. Limosa special issue 56: 81-230.
- Camphuysen C.J. & M.F. Leopold 1994. Atlas of seabirds in the southern North Sea. IBN Research Report 94/6, NIOZ-Report 1994-8, Institute for Forestry and Nature Research, Dutch Seabird Group and Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
- Camphuysen C.J. & M.F. Leopold 1998. Kustvogels, zeevogels en bruinvissen in het Hollandse kustgebied. NIOZ-Report 1998-4, CSR Rapport 1998-2, IBN Rapport 354; Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
- Camphuysen C.J., B. Calvo, J. Durinck, K. Ensor, A. Follestad, R.W. Furness, S. Garthe, G. Leaper, H. Skov, M.L. Tasker & C.J.N. Winter 1995. Consumption of discards by seabirds in the North Sea. Final report EC DG XIV research contract BIOECO/93/10. NIOZ Rapport 1995-5, Netherlands Institute for Sea Research, Texel, 202 + LVI pp.

- Campbell B. & E. Lack 1985. A dictionary of birds. Poyser, Carlton.
- Coulson J.C. 2002. Colonial breeding in seabirds. pp. 87-114 in E.A. Schreiber & J. Burger (eds.) Biology of marine birds. CRC Press, New York.
- Cramp S. 1985. The Birds of the Western Palearctic, vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons 1977. The Birds of the Western Palearctic, 1. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons 1983. The Birds of the Western Palearctic, 4. Oxford University Press, Oxford.
- Cristol D.A., M.B. Baker & C. Carbone 1999. Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. Current Ornithology 15: 33-88.
- De Leeuw J.J. 1997. Demanding divers. Ecological energetics of food exploitation by diving ducks. PhD thesis, University of Groningen; Van Land tot Zee 61, RWS, Lelystad.
- Dingle H. 1996. Migration, biology on the move. Sinhauer, Illinois.
- Engelmoer M. & C.S. Roselaar 1998. Geographical variation in waders. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Esselink P. 2000. Nature management of coastal salt marshes; interaction between anthropogenic influences and natural dynamics. Koeman & Bijkerk, Haren.
- Fasola M. & L. Canova 1991. Colony site selection by eight species of gulls and terns breeding in the "Valli di comacchio". Boll. Zool. 58 (3): 261-266.
- Foppen R.P.B. 2001. Bridging gaps in fragmented marshland. Alterra scientific contributions 4. Alterra, Wageningen.
- Garthe S. 1997. Influence of hydrography, fishing activity and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North sea. ICES Mar. Sci. Symp. 54: 566-577.
- Garthe S., T. Freyer, O. Hüppop & D. Woelke 1999. Breeding Lesser Black-backed Gulls *Larus graellsii* and Herring gull *Larus argentatus*: Coexistence or competition? Ardea 87: 227-236.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer. 1994. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, teil 13. Akademische Verlag, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel, 1975. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 6. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer 1981. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 8/1. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goss-Custard J.D. (ed.) 1996. The Oystercatcher: from individuals to population. Oxford University Press, Oxford.
- Goss-Custard J.D., S.E.A. Durell le V. dit, H.P. Sitters & R. Swinfen 1982. Age-structure and survival of a wintering population of Oystercatchers. Bird Study 29: 83-98.
- Goss-Custard J.D., R.T. Clarke, K.B. Briggs, B.J. Ens, K. -M. Exo, C. Smit, A.J. Beintema, R.W.G. Caldow, D.C. Catt, N.A. Clark, S.E.A. Durell le V. dit, M.P. Harris, J.B. Hulscher, P.L. Meininger, N. Picozzi, R. Prys-Jones, U.N. Safriel & A.D. West 1995. Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. I. Estimating model parameters. J. Appl. Ecol. 32: 320-336.
- Greenwood J.P. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal behaviour 28: 1140-1162.

- Greenwood J.P. 1983. Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. p. 116-131 in I.R. Swingland & P.J. Greenwood (eds.) Ecology of animal movements. Oxford University press, Oxford.
- Hälterlein B. & B. Steinhardt 1993. Brutvögelbestände an der deutsche Nordseeküste im Jahre 1991 – Fünfte Erfassung durch die Arbeitsgemeinschaft "Seevögelschutz", Seevögel 12(3): 47-51.
- Haney J.C. & A.S. Solow 1992. Analyzing quantitative relationships between seabirds and marine resource patches. Current Ornithology 9: 105-161.
- Harris M.P., D.J. Halley & S. Wanless 1996. Philopatry in Common Guillemot *Uria aalge*. Bird. Study 43: 134-137.
- Hedenström A. & T. Alerstam 1998. How fast can birds migrate? J. Avian Biology 29: 424-432.
- Hengeveld R. 1990. Dynamic biogeography. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hulscher J.B. 1996. Food and feeding behaviour. p. 7-29 in J.D. Goss-Custard (ed.). The Oystercatcher from individuals to populations. Oxford University Press, Oxford.
- Hüppop O. 2000. The German bight as a breeding, migration and resting area for seabirds. Proceedings Abstract of the 7th International Seabird Group Conference, 17-19 March 2000, Stadthalle Wilhelmshaven, Germany.
- Hüppop O. 2001. Langzeit-Veränderungen der Brutbestände Helgoländer See und Küstenvögel. Institut für Vogelforschung 'Vogelwarte Helgoland', Inselstation, Helgoland.
- Jönsson, P.E. 1996. The Kentish Plover in the Baltic Region – former and present breeding status, threats and conservation measures. Wader Study Group Bull. 79: 31.
- Joseph L., Lessa E.P. & L. Christidis 1999. Phylogeny and biogeography in the evolution of migration: shorebirds of the Charadrius complex. J. Biogeography 26: 329-342.
- Kersten M. & A. Brenninkmeijer 1995. Growth rate, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers. Ibis 137: 396-404.
- Kieboom I. 1994. Verspreiding van Kleine mantelmeeuwen op het NCP. Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ, Middelburg.
- Kilpi M. & P. Saurola 1983. Geographic distribution of breeding season recoveries of adult and immature *Larus marinus*, *L. argentatus* and *L. fuscus* ringed in Finland. Ornis_Fenn, 60(4): 117-125.
- Kilpi M. & P. Saurola 1984. Migration and wintering strategies of juvenile and adult *Larus marinus*, *L. argentatus* and *L. fuscus*. Ornis_Fenn, 61(1): 1-8.
- Kooijmans S.A.L.M. 1993. The dynamic theory of energy budgets. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koks B. 2000. Recente informatie over verspreiding en aantallen van Eidereenden in het Nederlandse Waddengebied. SOVON-informatierapport 2000/07. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- de Kraker C. & P.J.T. Derks, 1993-2000 (in serie). Verslag Hompelvoet/Markenje 1993-2000. Ecologisch adviesbureau Sandvicensis, Burgh-Haamstede.
- Krist A., Å Lindstrom, M. Green, T. Piersma & H. Visser, 2001. Carrying large fuel loads during sustained bird flight is cheaper than expected. Nature.
- Larsen K.J. & M. Guillemette, 2000. Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. Marine Ecology Progress Series 201: 301-309.

- Leaper G. unpublished. Ecological profile of the Guillemot *Uria aalge*. Unpubl. Report RIKZ.
- Lensink R. 1997. Range expansion of raptors in Britain and the Netherlands since the sixties: testing an individual based diffusion model. *Journal of Animal Ecology* 66: 811-826.
- Lensink R. 1998. Temporal and spatial expansion of the Egyptian Goose *Alopochen aegyptiacus* in the Netherlands, 1967-94. *Journal of Biogeography* 25: 251-263.
- Lensink R. 1999. Aspects of the biology of the Egyptian Goose *Alopochen aegyptiacus* colonizing the Netherlands. *Bird Study* 46: 195-204.
- Leopold M.F. 1996. *Spisula subtruncata* als voedselbron voor zee-eenden in Nederland. BEON rapport 96-2.
- Leopold M.F., H.J.B. Baptist, P.A. Wolf & H. R. Offringa 1995. De Zwarte Zeeëend *Melanitta nigra* in Nederland. *Limosa* 68: 49-64.
- Lessels C.M. 1984. The mating system of Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 126: 474-483.
- Madsen J. 1995. Impacts of disturbance on migratory waterfowl. *Ibis* 137: 67-74.
- Meininger P.L. & F.A. Arts 1997. De Strandplevier *Charadrius alexandrinus* als broedvogel in Nederland in de 20e eeuw. *Limosa* 70: 41-60.
- Meininger P.L., F.A. Arts & N.D. van Swelm, 2000. Kustbroedvogels in het Noordelijk Deltagebied: ontwikkelingen, knelpunten en potenties. Rapport RIKZ/2000.052. Rijksinstituut voor Kust en Zee/ Stichting Ornithologisch Station Voorne, Middelburg/Oostvoorne.
- Meininger P.L. & N. van Swelm 1989. Biometrisch onderzoek aan steltlopers in de Oosterschelde in het voorjaar van 1984 en 1985. Nota GWAO-89.1009, RDG, Middelburg.
- Meininger P.L., N. van Swelm & C. Swennen 1987. Biometrie, rui en herkomst van Dwergsterns *Sterna albifrons* in het Deltagebied. *Limosa* 60: 75-83.
- Nehls H.W. 1969. Zur Umsiedlung, Brutortstreue und Brutreife der Brandseeschwalbe nach Ringfunden auf Langerwerder. *Vogelwarte* 25: 52-57.
- Newton I. 1988. The Sparrowhawk. Poyser, Calton.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Oest M. & M. Kilpi 2000. Eider females and broods from neighboring colonies use segregated local feeding areas. *Waterbirds* 23: 24-32.
- Opdam P. 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology* 5: 93-106.
- Opdam P. 1990. Dispersal in fragmented populations: the key to survival. pp. 1-17 in R.G.H. Bunce D.C. Howard (eds.) *Species dispersal in agricultural habitat*. Belhaven Press, London.
- Opdam P., R. Foppen, R. Reijnen & A. Schotman. 1995. The landscape ecological approach in bird conservation: integrating the metapopulation concept into spatial planning. *Ibis* 137: 139-146.
- Overdijk O. 1999. De ontwikkeling van het aantal broedparen van de lepelaar *Platalea leucorodia* in Nederland in de periode 1994-98.
- Paton P.W.C. & T.C. Edwards 1996. Factors affecting interannual movements of snowy plovers. *Auk* 113: 534-543.

- Page G.W., M.A. Stern & P.W.C. Paton 1995. Differences in wintering areas of snowy plovers from inland breeding sites in western North America. *Condor* 97: 258-262.
- Piersma T. 1992. Close to the edge. PhD, University of Groningen.
- Platteeuw M., N.F. van der Ham & J.E. den Ouden 1994. Zeetrekellingen in Nederland in de jaren tachtig. *Sula* 8: 1-203.
- Rose P.M. & D. A. Scott 1997. Waterfowl populations estimates. Second edition. Wetlands International Publication 44. Wageningen.
- Schreiber E.A. & J. Burger 2002. Biology of marine birds. CRC Press, Boca Raton.
- Skov H., J. Durinck, M.F. Leopold & M.L. Tasker 1995. Important bird areas in the North Sea, including the Channel and the Kattegat. BirdLife International, Cambridge, 156p.
- Smit C.J., N. Dankers, B.J. Ens & A. Meijboom 1998. Birds, mussels, cockles and shellfish fishery in the Dutch Wadden Sea: how to deal with low food stocks with eiders and oystercatchers? 1996. Ecosystem Research in the Wadden Sea Area 29: 141-15.
- Spaans A.L., 1998. Breeding Lesser Black-backed Gulls *Larus graelsii* in The Netherlands during the 20th century. *Sula* 12: 185-198.
- Steiner U. & A. Gaston, 2000. Within-colony philopatry of Brünnich's guillemots. Proceedings Abstract of the 7th International Seabird Group Conference, 17-19 March 2000, Stadthalle Wilhelmshaven, Germany.
- Stenzel L.E., J.C. Warriner, J.S. Warriner, K.S. Wilson, F.C. Bidstrup & G.W. Page 1994. Long-distance breeding dispersal of snowy plovers in western Northern America. *Journal of Animal Ecology* 63: 887-902.
- Stienen E.W.M., P.W.M. van Beers, A. Brenninkmeijer, J.M.P.M. Habraken, M.H.J.E. Raaijmakers & P.G.M. van Tienen. 2000. Reflections of a specialist: patterns in food provisioning and foraging conditions in Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*. *Ardea* 88: 33-49.
- Stienen E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1992. Ecologisch profiel van de Visdief *Sterna hirundo*. Rapport 92/18, IBN/DLO, Wageningen.
- Stienen E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1994. Voedseleecologie van de Grote stern *Sterna sandvicensis*: onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, IBN-rapport 120.
- Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer, 1998. Effects of changing food availability on population dynamics of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. Beleidsgericht ecologisch onderzoek van de Noordzee / Waddenzee, BEON project IBN 95 H 24, BEON rapport nr. 98-3.
- Stienen E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1999. Keep the chicks moving: how Sandwich terns can minimize kleptoparasitism by Black-headed gulls. *Anim. Behaviour* 57: 1135-1144.
- Swennen C. 1976. Populatie structuur en voedsel van de Eidereend *Somateria mollissima* in de Nederlandse Waddenzee. *Ardea* 64: 311-371.
- Swennen 1991. Ecology and population dynamics of the Common Eider in the Dutch Wadden Sea. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Tasker M.L., A. Webb, A.J. Hall, M.W. Pienkowski & D.R. Langslow, 1987. Seabirds in the North Sea. Nature Conserv. Council, Peterborough.
- Teixeira R.M. (ed.) 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, 's Gravenland.

- Ten Kate C.G.B., 1959. Ornithologie van Nederland, 1956 en 1957. *Limosa* 32: 39-66.
- Tulp I. 1998. Reproductie van Strandplevieren *Charadrius alexandrinus* en Bontbekplevieren *Charadrius hiaticula* op Terschelling, Griend en Vlieland in 1997. *Limosa* 71: 109-120.
- Tulp I., S. McChesney, & P. de Goeij 1994. Migratory departures of waders from North-western Australia: behaviour, timing and possible migration routes. *Ardea* 82: 201-221.
- Urft A.J., J.D. Goss-Custard S.E.A.V.D. Durell 1996. The ability of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to compensate for lost feeding time; field studies on individual marked birds. *J. App. Ecol.* 33-: 873-883.
- Van den Bosch F., R. Hengeveld & O. Metz. 1992. Analyzing the velocity of animal range expansion. *J. Biogeography* 19: 135-150.
- Van Dijk A.J., A. Boele, D. Zoetebier & R. Meijer 1998. Kolonievogels en zeldzame broedvogels in Nederland in 1996. Rapport 1998/0t, Sovon Vogelonderzoek, Beek-Ubbergen.
- Van Dijk A.J., R. Kleefstra, D. Zoetebier & R. Meijer 1999. Kolonievogels en zeldzame broedvogels in Nederland in 1997. Rapport 1999/09, Sovon Vogelonderzoek, Beek-Ubbergen.
- Van Dijk A.J., M. van der Weide, D. Zoetebier & C. Plate 2000. Kolonievogels en zeldzame broedvogels in Nederland in 1998. Rapport 2000/04, Sovon Vogelonderzoek, Beek-Ubbergen.
- Van de Berk V.M., S. Dirksen & M.J.M. Poot 2000. Sterfte onder Eidereenden in de Waddenzee 1999-2000. Een zoektocht naar de oorzaak van massale sterfte van eidereenden in de Waddenzee. Werkdocument EC-LNV nr. 186. Expertisecentrum LNV, Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Wageningen.
- Van der Meer J. & C.J. Camphuysen 1996. Effect of observer differences on abundance estimates of seabirds from ship-based strip transect surveys. *Ibis* 138: 433-437.
- Van Eerden M.E. & J. Gregersen 1995. Long term changes in the Northwest European population of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea* 83: 61-79.
- Van Moorsel G..W.N.M., A.J.M. Meijer, R.H. Witte, M.J.M. Poot, J.M. Reitsma & G.C.W. van Beek. Biogeografie van de Noordzee, eindrapportage definitiestudie. Rapport, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Vertegaal C.T.M. & J.N.C. van der Salm 1988. Ecologische Profielen Kust en Zeevogels. Advies- en Onderzoeksbureau voor Duinbeheer, Duin en Kust.
- Wiens J.A. 1989. The ecology of bird communities, vol. 2. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Williamson M. 1996. Biological invasions. Population and community biology series 15. Chapman & Hall, London.
- Witte R.H. & C.M. Berrevoets 2001a. Zee-eenden telling in de Waddenzee en de Nederlandse kust januari 2001. Werkdocument RIKZ/IT/2001.814x. DPM / RWS-RIKZ, Culemborg / Middelburg.
- Witte R.H. & C.M. Berrevoets 2001b. Monitoring zeevogels en zeezoogdieren op het NCP 1997/98, een exploratieve data-analyse. Delta ProjectManagement, Culemborg, Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ, Middelburg, Werkdocument RIKZ/IT/99.852x.
- Ysebaert T., P.L. Meininger, P. Meire, K. Devos, C.M. Berrevoets. R.C.W. Strucker & E. Kuiken, 2000. Waterbird communities along the estuarine salinity gradients of the Schelde estuary, NW-Europe. *Biodiversity and Conservation* 9: 1275-1296.
- Zwarts L. 1997. Waders and their estuarine food supplies. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.



8 Zeezoogdieren

Hoofdstuk 8.1 behandelt algemeen geldende verschijnselen voor de hoofdgroep zeezoogdieren. In de hoofdstukken 8.2 en 8.3 komen de twee geselecteerde soortengroepen aan bod. Hoofdstuk 8.4 bevat de samenvatting, conclusies en kennisleemten. In 8.5 staat de literatuurlijst.

8.1 Inleiding

Evenals andere mariene organismen zijn zeehonden en Bruinvissen niet gelijkmatig over de zeeën verspreid. Ze komen in sterk wisselende dichtheden voor en vormen vaak duidelijke, zij het meestal kortstondig, associaties met andere mariene organismen. De veranderingen in verspreidingsgebied in tijd en ruimte hangen veelal samen met verschillende fysische en oceanografische omstandigheden, zoals bijvoorbeeld onderwater-topografie, het samenkomen van zeestromingen en het patroon van eb en vloed. Deze factoren zijn namelijk van invloed op het ontstaan van concentraties plankton en vis. Omdat vis de belangrijkste voedselbron is voor zeehonden en Bruinvissen is deze factor vaak bepalend voor hun voorkomen. Bepaalde verschuivingen in de verspreidingsgebied over langere perioden worden toegeschreven aan klimaatsveranderingen die van invloed zijn op de oceanografische eigenschappen van een gebied (Evans 1990).

8.1.1 Afbakening studiegebied

Zeezoogdieren komen wijdverspreid voor in het mariene ecosysteem. Afhankelijk van de soort worden verschillende deelsystemen als leefgebied gebruikt. Bepaalde soorten zijn kenmerkend voor diepe oceanen en andere soorten voor ondiepe zeeën of kustwateren. Beide soorten die in dit rapport worden beschreven worden soms landinwaarts in zoetwatergedeelten van rivieren waargenomen. Dit dient echter als uitzondering beschouwd te worden. Het zoete water behoort niet tot het normale verspreidingsgebied. De begrenzing van het studiegebied voor zeezoogdieren is conform hetgeen in '1.4.3 studiegebied' is gedefinieerd.

8.1.2 Schaal

Zeezoogdieren zijn relatief grote organismen met soms grote verspreidingsgebieden. De Blauwe vinvis (*Balaenoptera musculus*) is bijvoorbeeld met zijn maximale lengte van 33 m het grootste levende dier op aarde. Sommige zeezoogdieren, zoals bijvoorbeeld de Orka (*Orcinus orca*), kunnen wereldwijd in alle oceanen worden waargenomen, maar dat wil niet zeggen dat een bepaald individu ook in alle wereldzeeën is geweest. Andere soorten kennen een zeer beperkt verspreidingsgebied. Zo is de Californische Bruinvis (*Phocoena sinus*) met zijn maximale lengte van 1,2 m één van de kleinste walvisachtigen die qua verspreidingsgebied beperkt is tot het noordelijke deel van de Golf van California. Het verspreidingsgebied strekt zich hooguit uit over enkele honderden km².

8.1.3 Geografisch verspreidingsgebied

Er zijn maar weinig soorten zeezoogdieren die wereldwijd voorkomen. Vaak bestaat er nog steeds onduidelijkheid over de taxonomische status van dergelijke soorten. Indien een soort wereldwijd voorkomt wil dat niet zeggen dat er ook wereldwijd genetische uitwisseling plaatsvindt. De Dwergvinvis werd bijvoorbeeld tot voor kort als één soort beschouwd. Tegenwoordig wordt een onderscheid gemaakt tussen de Dwergvinvis van het noordelijke halfrond (*Balaenoptera acutorostrata*) en de Dwergvinvis van het zuidelijke halfrond (*Balaenoptera bonaerensis*) (Perrin & Brownell 2001). Er is zelfs discussie over een derde soort.

De wateren van de oceanen kunnen op basis van temperatuur ingedeeld worden in (ant)arctisch, koud gematigd, warm gematigd en tropisch. Bepaalde soorten zeezoogdieren zijn in hun verspreidingsgebied beperkt tot tropische wateren en andere bijvoorbeeld tot arctische en koud gematigde wateren. Een tropische zone kan daarbij een onoverbrugbare barrière vormen. Hoewel voor bepaalde soorten van het noordelijk halfrond op het zuidelijke halfrond ook geschikte habitats voorkomen (of vice versa), zijn ze niet in staat om daar te komen. Iets soortgelijks geldt voor het voorkomen in bepaalde oceanen. Zo is de Grijze walvis (*Eschrichtus robustus*) in de Atlantische Oceaan uitgestorven, maar komt nog wel voor in de Grote Oceaan. De soort is echter niet in staat om via het noorden dan wel het zuiden om de continenten heen te zwemmen en op die manier weer in de Atlantische Oceaan terecht te komen (Mann *et al.* 2000). Vroeger kwam de Grijze walvis in de Noordzee voor en aangezien het een soort is die voornamelijk voorkomt in ondiepe randzeeën zou ook nu de Noordzee een geschikt habitat vormen.

8.1.4 Levensstrategie

Algemeen

Zeezoogdieren stoppen hun energie vooral in levensprocessen die ten dienste staan van de overleving, het zijn dus zogenaamde K-soorten. Dit betekent dat ze over het algemeen lang leven en per jaar weinig jongen groot brengen. Dat dit zeer succesvol kan zijn blijkt wel uit de omvang die bepaalde populaties kunnen bereiken. Op South Georgia, een eiland in de Zuidelijke Oceaan, komen bijvoorbeeld ca. 300.000 Zuidelijke zeeolifanten (*Mirounga leonina*) voor (Laws 1994).

Voortplanting

Over het algemeen zijn zeezoogdieren polygaam. Voor zeehonden en Bruinvissen geldt veelal dat dieren na ongeveer vier jaar geslachtsrijp worden en vervolgens eens in het jaar of om het jaar één jong krijgen.

8.1.5 Dispersie

Algemeen

Het aardoppervlak bestaat voor ca. 70% uit water. Er zijn oceanen die van de Noordpool tot de Zuidpool reiken zonder dat er een landbarrière is die zeezoogdieren

niet kunnen passeren. Van de Bultrug (*Megaptera novaeangliae*) is bijvoorbeeld bekend dat hij 8000 km kan afleggen op zijn jaarlijkse migratietochten van het noorden naar het zuiden. Potvismannen (*Physter macrocephalus*) zwemmen jaarlijks van hun overwinteringsgebieden in (sub)tropische wateren naar hun zomerse foerageergronden aan de rand van het pakij. Een Beloega (*Delphinapterus leucas*), die normaal alleen langs de rand van het pakij voorkomt, is eens in Duitsland waargenomen. Daartoe moest dit dier eerst naar Hoek van Holland zwemmen en vervolgens nog eens 200 km de Rijn op (De Smet 1978). Deze voorbeelden laten zien dat zeezoogdieren soms weinig beperkingen kennen in hun dispersiemogelijkheden. Toch zijn er wel factoren die een beperking betekenen voor de dispersie van zeezoogdieren. Voor de kustvorm van de Tuimelaar (*Tursiops truncatus*) is bijvoorbeeld de afstand tot de bronpopulatie van belang. Vanwege het beperkte dispersievermogen van deze soort moeten bronpopulaties van waaruit een nieuwe locatie gekoloniseerd zou kunnen worden niet te ver weg liggen van die nieuwe locatie. De dichtstbijzijnde populaties van waaruit de Nederlandse kustwateren gekoloniseerd zouden kunnen worden, komen voor in de Moray Firth (noordoost Schotland) en de Franse westkust (Leaper ongepubliceerd b). Daarnaast blijkt de grootte van de bronpopulatie van belang te zijn. De genoemde populaties van de Tuimelaar zijn met respectievelijk ca. 130 en ca. 50 individuen beide waarschijnlijk te klein om als bronpopulatie te kunnen dienen voor de Nederlandse kustwateren. Vermoedelijk zal deze Tuimelaar dan ook niet meer in de Nederlandse wateren terugkeren (Witte *et al.* 2001).

Dispersie door middel van zeestroming

Zeezoogdieren zijn krachtige zwemmers die voor hun dispersie niet afhankelijk zijn van zeestroming. In de Oosterschelde is wel waargenomen dat Gewone zeehonden tijdens vloed met de stroming meedreven (Reijnders *et al.* 2000), maar dit moet gezien worden als een gecontroleerd gebruik maken hiervan.

Dispersie door antropogene introductie

Tot op heden vindt geen introductie van soorten plaats op locaties waar de soorten niet voorkomen. Wel worden opgevangen en herstelde dieren soms losgelaten op locaties waar het voorkomend aantal zeer laag is. Dit geldt met name voor Gewone zeehonden in het Deltagebied.

8.1.6 Soortengroepen

In het Nederlandse deel van de Noordzee en aangrenzende kustwateren zijn tot nu toe 31 soorten zeezoogdieren waargenomen. Van deze soorten zijn er echter slechts drie relatief algemeen en planten zich ook binnen Nederland voor (Witte *et al.* 2001). Dit zijn de Gewone zeehond (*Phoca vitulina vitulina*), de Grijze zeehond (*Halichoerus grypus*) en de Bruinvis (*Phocoena phocoena*). Aangezien de Gewone zeehond en de Grijze zeehond sterke overeenkomsten vertonen in hun verspreidingsgebied en ecologie is ervoor gekozen om in dit rapport alleen de Gewone zeehond en de Bruinvis te beschrijven.

Er worden daarmee twee **soortgroepen** onderscheiden:

- Estuariene zeezoogdieren
- Mariene zeezoogdieren

8.2 Wad/ estuaries

8.2.1 Algemeen

De Waddenzee en estuaria zijn randzeeën en kustwateren die als kenmerk hebben dat ze zeer voedselrijk en ondiep zijn. De bodem bestaat veelal uit zandig materiaal met een flauwe helling. Zeehonden en Bruinvissen hebben zich uitstekend aangepast aan deze leefomstandigheden, maar vele andere soorten walvisachtigen kunnen hier niet leven. Deze meeste walvisachtigen gebruiken namelijk over het algemeen hun sonar om zich te oriënteren. Door de structuur van de bodem functioneert deze sonar niet goed, zodat ze niet merken dat ze in ondieper water terechtkomen. Vaak lopen dergelijke grote soorten, zoals de Potvis, dan vast op een zandbank of op het strand en kunnen dan niet meer zelfstandig terugkeren naar dieper water.

8.2.2 Gewone zeehond (*Phoca vitulina vitulina*)

Keuze en status soort

De keuze voor de Gewone zeehond is gemaakt vanwege een groot aantal verschillende redenen. Allereerst is de Gewone zeehond zowel op nationale als internationale schaal aangewezen als een beschermde soort. In Nederland mag sinds 1962 niet meer op Gewone zeehonden worden gejaagd. In 1981 zijn op basis van de natuurbeschermingswet speciale gebieden aangewezen als beschermd gebied voor zeehonden. In september 1994 hebben zowel de Gewone zeehond als de Grijze zeehond de status van Nederlandse beschermde inheemse diersoort gekregen. Bovendien worden beide soorten gezien als zijnde van communautair belang voor instandhouding en is aanwijzing van speciale beschermingszones vereist in het kader van de Habitatrichtlijn. Beide soorten zijn zelfs aangewezen als prioritaire soorten binnen het internationale beleid.

Daarnaast is de Gewone zeehond een soort die van nature thuishoort in ons Nederlands kustecosysteem en als toppredator daarin een belangrijke rol speelt. Tenslotte staat de Gewone zeehond al jaren in de belangstelling van beleidsmakers en onderzoekers waardoor een grote hoeveelheid aan kennis beschikbaar is gekomen die bruikbaar is voor deze studie.

Rode lijst: ja
Bonn-conventie: ja
Conventie van Bern: ja
Doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Delta
Ecoprofiel beschikbaar: ja

Verspreidingsgebied

Binnen Europa komt de Gewone zeehond voor langs het vasteland van Noord Noorwegen in het noorden tot Noordwest Frankrijk in het zuiden, inclusief het Kattegat, Skagerrak en de Oostzee (Tougaard 1989, Thompson *et al.* 2000). Daarnaast wordt de Gewone zeehond aangetroffen in het kustgebied van Engeland, Ierland en IJsland (Reijnders *et al.* 1997). In de Nederlandse kustwateren vinden we zeehonden voornamelijk in de Waddenzee (Reijnders 1992a, Reijnders 2000) en het Deltagebied (Witte 1998). Hier zijn geschikte rustplaatsen aanwezig en plekken om hun jongen te zogen. De kustzone van de Noordzee wordt gebruikt om te foerageren en (deels) te overwinteren (Brasseur & Reijnders 1994, Brasseur 1997).

De Gewone zeehond is een algemene toppredator van kustecosystemen die met name voorkomt binnen ~60 km van geschikte rustplaatsen (droogvallende zandplaten met zo min mogelijke menselijke verstoring) in kustwateren van het noordelijke halfmond met voldoende voedsel (vis) (Reijnders *et al.* 2000).

Onderzoek met gezenderde zeehonden in Noorwegen (Oien *et al.* 1999) wees uit dat de gemiddelde afstand tussen de locatie waar de zeehonden zijn geboren en de locatie waar de gezenderde jonge zeehonden na 6-8 maanden teruggevonden werden, 90 km bedroeg. Echter, naarmate de zeehonden geslachtsrijp werden nam de afstand tot de geboortelocatie weer af (Oien *et al.* 1999).

Vlak na het uitbreken van het zeehondenvirus in de Waddenzee (1988) was het herstel van de populatie Gewone zeehonden in Nederland afhankelijk van immigratie vanuit het Duitse deel van de Waddenzee (Ries *et al.* 1999). Ook in het Nederlandse kustwater bestaan brongebieden met een overschot aan geboren jongen van waaruit andere deelgebieden bevolkt worden. Het Eems-Dollard gebied heeft bijvoorbeeld zo'n functie (Ries & Reijnders 1999).

Habitat

De meeste zeehonden komen voor in zout tot brak water, zo ook de Gewone zeehond. De Ungava zeehond, een Pacifische ondersoort van de Gewone zeehond, is de enige waarvan bekend is dat hij gedurende zijn hele levensfase voorkomt in zoet water. De Gewone zeehond is gedurende het hele jaar in estuaria en intergetijdegebieden aanwezig, maar concentreert zich gedurende de (streng) winter in de kustzone (Werner *et al.* 1995). Gedurende een deel van de dag maken Gewone zeehonden gebruik van ligplaatsen op het land. Voorwaarde van een ligplaats is dat deze bescherming biedt tegen landroofdieren, niet onder de volle expositie van de golfwerking van de zee staat, beschutting biedt tegen harde wind, er gemakkelijk toegang tot is en dat er binnen de foerageerafstand voldoende rijke voedselgronden liggen. Daarnaast is het van belang dat de ligplaatsen zo min mogelijk last hebben van menselijke verstoring. De eisen die een Gewone zeehond stelt aan zijn fysieke omgeving zijn het belangrijkste in de periode

waarin de jongen worden geboren. De ligplaatsen worden gebruikt om te rusten, jongen te baren, jongen te zogen en om te verharen. Het verharen wordt namelijk vergemakkelijkt indien de huid droog en warm is. Daarnaast kunnen de ligplaatsen van belang zijn voor sociale interacties en thermoregulatie. De mate waarin gewone zeehonden gebruik maken van hun rustplaatsen is o.a. afhankelijk van leeftijd, geslacht en voortplantingsstadium (Reijnders 1992b). Daarnaast is dit gedrag ook afhankelijk van het getij, tijdstip van de dag, de weersomstandigheden, het seizoen en (menselijke) verstoring (Reijnders 1981, Thompson *et al.* 1991, 1994, Van Parijs *et al.* 1997, Ries 1999a). Dat bepaalde ligplaatsen niet worden gebruikt tijdens de voortplantingsperiode, maar wel in een andere periode van het jaar heeft vermoedelijk deels te maken met de afstand tot geschikte voedselbronnen (Thompson 1989).

De Gewone zeehond komt voornamelijk voor in intergetijdegebieden met ligplaatsen die minimaal een groot deel (ca. 5 uur) van de laagwaterperiode droogvallen (Tougaard 1989). De Gewone zeehond kan echter ook gebruik maken van andere habitats als ligplaats. Zo worden ook rotsige kusten, riffen, grindstranden, intergetijde slikken, pieren en soms zelfs drijfs als lig- en zoogplaats gebruikt (Bjørge *et al.* 1995, Anders 1997). In Nederland worden vrijwel uitsluitend zandbanken als ligplaats benut. De voorkeur gaat daarbij uit naar zandbanken met een steile oever naast diep water (Reijnders *et al.* 1990). In geval van onraad kunnen zeehonden dan namelijk makkelijk via het water wegvluchten. Dat de ligplaatsen niet altijd getijdenzandplaten hoeven te zijn bewijst het gebruik van Richel en de Razende Bol. Het is zeer belangrijk dat de ligplaatsen vrij zijn van verstoring. De belangrijkste bron van verstoring is menselijke aanwezigheid (Reijnders *et al.* 1990). Stranden worden over het algemeen niet als ligplaats gebruikt, enerzijds vanwege de hoge mate van verstoring, anderzijds doordat stranden geleidelijk oplopen en niet voldoen aan de eis van een steile zandige oever langs diep water. Bij de keuze van een ligplaats speelt ook de gewoonte om steeds terug te keren naar plekken die eerder gebruikt werden en de aanwezigheid van andere zeehonden op een potentiële ligplaats.

Dieet en foerageergedrag

Gewone zeehonden zijn opportunistische jagers wat betekent dat hun dieet hoofdzakelijk wordt bepaald door het aanbod van beschikbare prooi en in mindere mate door specifieke prooiselectie. Het dieet van de Gewone zeehond in Nederland bestaat voor 80% uit platvis, met name Bot. Daarnaast worden ook rondvis, garnalen en kleine kreeftachtigen gegeten. Met hun gevoelige snorharen zijn gewone zeehonden in staat om 'blindelings' hun prooi op te sporen en vangen. Dit betekent dat hun verspreiding weinig tot niet afhankelijk is van doorzicht (Thompson *et al.* 1996a,b).

De Gewone zeehond foerageert hoofdzakelijk in ondiepe voedselrijke baaien en kustgebieden nabij de zeebodem. Zeehonden kunnen echter tot enkele honderden meters diep duiken. De duikcapaciteit is dus niet bepalend voor het gebruik van ondiepe wateren. Ook zwervende exemplaren van de Gewone zeehond (relatief ver van de ligplaatsen) zijn bijna nooit waargenomen in water dieper dan 200 m en zijn het meest algemeen in water ondieper dan 50 m (Ries & Traut 1993, Ries *et al.* 1997).

De foerageergebieden kunnen tot op een afstand van 60 km van de ligplaatsen liggen. Meestal wordt binnen 20 km gefoerageerd (Bjørge 1995, Ries *et al.* 1999), maar

dagafstanden tot 50 km zijn waargenomen (Thompson 1993). Foerageertochten kunnen 1-5 dagen duren (zonder gebruik te maken van ligplaatsen) en het foerageergedrag vindt voornamelijk 's nachts plaats (Woods *et al.* 1993). Tijdens het voortplantingsseizoen foerageren volwassen vrouwtjes op minder grote afstand dan buiten het voortplantingsseizoen (Thompson 1993).

Reproductie

Vrouwtjes van de Gewone zeehond worden geslachtsrijp als ze vier jaar oud zijn. Na een zwangerschap van ca. 11 maanden wordt in de vroege zomer, tussen eind mei en begin juli, een enkel jong geboren. Het jong wordt gedurende drie tot zes weken gevoed. Aan het eind van deze periode vindt veelal weer een paring plaats. Jaarlijks is gemiddeld 90% van de volwassen vrouwtjes zwanger.

Bij onderzoek aan gezenderde Gewone zeehonden in het Deltagebied is aangetoond dat een deel van de vrouwelijke zeehonden naar de Waddenzee terugkeert om hun jongen te baren (Brasseur & Reijnders 2001). Ook blijkt dat de Gewone zeehond voor zijn voortplanting een sterke verbondenheid toont met zijn geboorteplek (Andersen 1997, Oien *et al.* 1999, Rien & Reijnders 1999). Echter, het is niet uit te sluiten dat de zeehonden in de Delta niet voldoende geschikte plekken vinden om hun jong te baren en/of te zogen en daarom naar de Waddenzee trekken.

Overleving

Vrouwtjes kunnen ongeveer 38 jaar oud worden en mannetjes 25 jaar. De jaarlijkse sterfte van jongen is ongeveer 40%. De sterfte onder onvolwassen en volwassen dieren bedraagt in de Waddenzee thans ca. 7% voor vrouwelijke dieren en 10% voor mannelijke dieren (Reijnders *et al.* 2000).

Genetische variatie

Volgens ICES (1993) is er geen duidelijkheid over de uitwisseling van genetisch materiaal tussen de verschillende deelpopulaties van de Gewone zeehond in Europa. Aan de hand van mitochondriaal DNA kon geen genetisch verschil tussen de deelpopulaties worden aangetoond (Stanley *et al.* 1993). Ook kon er geen genetisch verschil worden aangetoond tussen de zeehonden van de Nederlandse Waddenzee, Delta en Britse oostkust. De populatie in de Oostzee en nabij Svalbard zijn mogelijk wel genetisch geïsoleerd (ICES 1993).

Dispersie

Gewone zeehonden zijn goede zwemmers en kunnen grote afstanden afleggen (Woods *et al.* 1993). Bovendien kunnen zij zich prima verplaatsen tegen de stroming in (Van Parijs *et al.* 1997). Gewone zeehonden die in het Delta gebied werden losgelaten zaten soms binnen enkele dagen in de Deense Waddenzee (Reijnders *et al.* 2001). Ook ondernamen Gewone zeehonden vanuit Nederland meerdaagse foerageertochten naar de Britse kust. Indien Gewone zeehonden niet aan het verharen zijn of niet meer hoeven te zorgen voor hun jongen dan zijn ze minder afhankelijk van ligplaatsen om te rusten. Gewone zeehonden kunnen bijvoorbeeld namelijk uitstekend slapen in het water

waardoor ze meerdere dagen in zee kunnen blijven. Gewone zeehonden met zogende jongen zijn tot 14 km van hun ligplaats waargenomen (Trine & Arne 1999).

Gewone zeehonden zijn tot diep in het binnenland waargenomen. Aan de hand van de locaties waar ze waargenomen zijn, kan geconcludeerd worden dat ze onderweg een groot aantal sluizen gepasseerd hebben. Ook is bekend, dat zeehonden een barrière als de Oosterscheldekering kunnen passeren en Gewone zeehonden zijn vermoedelijk ook in staat om via de vissluis het Grevelingenmeer in en uit te komen. Bovendien kunnen zeehonden zich ook een stukje over het land verplaatsen om een bepaald water te bereiken. Zo is vastgesteld dat zeehonden in strenge winters van de Waddenzee in de Noordzee konden komen door over het brede strand aan de uiteinden (koppen) van de Waddeneilanden te trekken (mond. med. 't Hart). Gewone zeehonden kunnen ook in ondiepe geulen, op slikken en in kwelders dan wel schorren (bijvoorbeeld het Verdronken Land van Saeftinge) voorkomen.

Volwassen zeehonden zijn over het algemeen vrij plaatstrouw en houden zich op binnen een gebied met een straal van enkele tientallen kilometers. In enkele gevallen worden migraties over grote afstanden waargenomen. Van de oudere zeehonden blijft jaarlijks ca. 90% in zijn eigen vertrouwde gebied (Thompson 1989, Thompson & Miller 1990, Thompson *et al.* 1993). Van 35 gemerkte volwassen vrouwtjes werd vastgesteld dat ze in een periode van drie jaar binnen een straal van 2 km hun jongen wierpen (Bowen & Boness in Thompson 1993).

Jonge dieren vertonen veelal een groter dispersiegedrag. Circa 70% van de zelfstandig geworden jongen blijft in het gebied waar ze geboren zijn, de overige 30% gaat op zoek naar andere geschikte gebieden en kunnen daarbij zwerftochten tot wel 1600 km maken (Bonner & Witthamers 1974, Brasseur & Reijnders 2001). De locatie waar ze zich uiteindelijk voortplanten ligt echter vaak dichterbij. (Her)kolonisatie vindt dus voornamelijk plaats door onvolwassen dieren. Gemerkte jongen van het Duitse Wad zijn in de gehele Waddenzee teruggevonden. Daarnaast werden enkele dieren teruggemeld uit Groot-Brittannië en de Duitse Oostzee-kust (Drescher 1979). Gezonde (jonge) zeehonden uit de Wash (Britse oostkust) zijn o.a. waargenomen op Texel, in de Westerschelde en aan de Belgische- en Franse (noord)kust. Van de gemerkte jongen werd jaarlijks 1-3% teruggezien in de inner Moray Firth, een gebied dat 123 km van de Wash vandaan ligt (Thompson *et al.* 1994).

Uit zowel Schots (Thompson *et al.* 1994) als Noors (Wigg & Øien 1988) onderzoek bleek dat de gemiddelde dispersie afstanden (in strikte zin zie § 1.3) van Gewone zeehonden (jong en oud) 57-58 km bedroeg. Circa 80% van de onderzochte dieren werd binnen 50 km van de plek waar ze werden gemerkt, teruggezien. De mediane afstand bedroeg zelfs slechts 22 km (Thompson *et al.* 1994).

Aan de hand van een simulatiemodel is een beeld geschetst van dispersie in de Waddenzee. In de jaren zeventig en tachtig (tot aan de epidemie in 1988) bleek alleen Schleswig-Holstein als brongebied te functioneren. Na de epidemie bleek 65% van de toestroom afkomstig te zijn uit zeven deelgebieden: één in Denemarken, twee in Niedersachsen, drie in Schleswig-Holstein en één in de Nederlandse Waddenzee (Eems-Dollard). Er wordt aangenomen dat verschillen in habitatkwaliteit, waaronder verstoringdruk, de verschillen in abundantie en verspreiding verklaren (Ries 1999b).

Overig

Van zeezoogdieren is bekend dat ze weinig mogelijkheden hebben om hun lichaamstemperatuur te reguleren en dat ze op het droge makkelijk last kunnen krijgen van oververhitting (Slijper 1958). Gewone zeehonden beschikken, net als veel andere soorten zeezoogdieren, over een sterk isolerende vetlaag. Hierdoor kunnen ze zonder problemen in koud water voorkomen (Derix 1998). Indien de zee helemaal dichtvriest moeten Gewone zeehonden uit kunnen wijken naar de randen van het ijs met toegang tot open water (Tougaard 1989). Aangezien Gewone zeehonden maar gedurende een deel van de tijd gebruik maken van ligplaatsen op het droge, wordt niet verwacht dat oververhitting onder invloed van het broeikaseffect relevant is. De belangrijkste weersfactor die van invloed is op de duur van het gebruik maken van de rustplaatsen is zoninstraling. Zoninstraling is bepalend voor het opwarmen van de zeehonden huid en kan tijdens bewolkt weer nog steeds hoog zijn. Bij een lage zoninstraling blijven de zeehonden in het water (Schulte 1985). Gezien de noordelijke verspreiding lijkt er een bovengrens te zijn aan de oppervlaktetemperatuur van het water waarin zeehonden nog voorkomen. De temperatuur van het zeeoppervlak binnen het gebied waar de gewone zeehond wordt waargenomen ligt in de winter tussen de 0 en 10 °C in en komt in de zomer veelal niet boven de 20 °C uit (Coffey 1977).

Mariene topografische aspecten voor de Nederlandse situatie.

De belangrijkste populaties van de Gewone zeehond liggen in het Waddengebied en in zuidwest Nederland. Van hieruit worden de foerageergebieden, die deels op de Noordzee liggen, benut. Gewone zeehonden kunnen daarbij foerageerafstanden tot 60 km van de ligplaats afleggen. Hierdoor is de dichtheid in de Noordzee kustzone het hoogst ter hoogte van de Waddeneilanden en het Deltagebied. Buiten het voortplantings- en verharingsseizoen vindt dispersie over een veel groter gebied plaats. Het grootste zwerfgedrag wordt vertoond in de periode februari / maart. In feite ligt het gehele NCP binnen bereik van de soort. De dispersie is sterk gecorreleerd met het getij. Tijdens laag water zijn de meeste zeehonden op droogvallende zandbanken te vinden.

8.3 Noordzee kust en buitengaats

8.3.1 Algemeen

Voor zeezoogdieren is de Noordzee een ondiepe, hoog productieve randzee in koud gematigde gebieden grenzend aan de Noordwest Atlantische Oceaan. Voor diepduikende walvisachtigen, zoals de Potvis en Spitsnuitdolfijnen, die op grote diepte foerageren op pijlinktvis, is de Noordzee ongeschikt als verspreidingsgebied. Door de wijze waarop hun sonarsysteem werkt en de ondiepten met flauw oplopende zandige helling kan de Noordzee zelfs een dodelijke fuik zijn voor deze soorten. Van de 24 soorten walvisachtigen die ooit in het Nederlands deel van de Noordzee zijn waargenomen (Witte *et al.* 2001) komen maar vier soorten relatief algemeen voor. Dit zijn de Dwergvinvis, Witsnuitdolfijn, Witflankdolfijn en Bruinvis. De eerste drie genoemde soorten komen het meest algemeen voor in het noordelijk en / of centrale deel van de Noordzee. Daarnaast komt in de Moray Firth een Tuimelaar populatie voor

van ca. 130 dieren. Deze dieren hebben een verspreidingsgebied met een doorsnede van 60-100 km en migreren (nagenoeg) niet daarbuiten (Hammond & Thompson 1991, Wilson 1995).

8.3.2 Bruinvis (*Phocoena phocoena*)

Keuze en status soort

De keuze voor de Bruinvis is gemaakt vanwege een groot aantal verschillende redenen. Allereerst is de Bruinvis zowel op nationale als internationale schaal aangewezen als een beschermde soort. In juli 1991 hebben alle walvisachtigen in Nederland de status van beschermde diersoort gekregen. Bovendien worden de Bruinvissen gezien als zijnde van communautair belang voor instandhouding en is aanwijzing van speciale beschermingszones vereist in het kader van de Habitatrichtlijn.

Daarnaast is de Bruinvis een soort die van nature thuishoort in ons Nederlands kustecosysteem en als toppredator daarin een belangrijke rol speelt. Omdat de Bruinvis de enige walvisachtige is die algemeen voorkomt in het Nederlandse deel van de Noordzee is juist deze soort gekozen als voorbeeldsoort binnen deze studie.

Tenslotte staat de Bruinvis al jaren in de belangstelling van beleidsmakers en onderzoekers waardoor een grote hoeveelheid aan kennis beschikbaar is gekomen die bruikbaar is voor deze studie.

Rode lijst: ja

Bonn-conventie: ja

Conventie van Bern: ja

Doelsoort ecosysteem Noordzee/Delta: Delta

Ecoprofiel beschikbaar: ja

Geografische verspreiding

De Bruinvis is voor zijn verspreidingsgebied beperkt tot kustgebieden en ondiepe randzeeën in het gematigde en subarctische deel van het noordelijk halfrond. De Bruinvis komt in noordwest Europa voor in de gehele Noordzee en daarnaast in mindere mate ook in intergetijdegebieden en estuaria. De populatieomvang wordt bepaald door populatiedynamica, zoals overleving, migratie en sterfte. Deze factoren zijn afhankelijk van bijvoorbeeld aanwezigheid van voldoende voedsel (vis), mate van vervuiling, verstoring en bijvangst.

De Noordzee populatie lijkt in de winter verdeeld te zijn in twee hoofdgroepen. Eén groep in het noordwestelijk deel en één groep in de Deense, Duitse en Nederlandse Noordzee kustwateren met kleine aantallen aan de oostkust van Engeland (Northridge *et al.* 1995). De Bruinvis is in onze kustzone het meest algemeen in de periode februari-april. De grootste concentraties worden waargenomen in het kustgebied van de Waddeneilanden en ter hoogte van het Friese Front (Baptist 1990, Baptist *et al.* 1997, Camphuysen & Leopold 1993, 1994). Vroeger kwam de Bruinvis ook voor in de Waddenzee en Zuiderzee (Verwey 1975) en waren ze algemener in het Schelde-estuarium (Witte 2001a,c).

Sinds 1995 is het aantal Bruinvissen in de Nederlandse zoute wateren sterk toegenomen. Sindsdien komt de soort ook zuidelijker op het NCP voor dan in de periode daarvoor toen de aantallen nog laag waren. Deze toename wordt, gezien het tempo, veroorzaakt door een verplaatsing van (een deel van) de Noordzee populatie en niet zo zeer door aantaltoename (Witte *et al.* 1998a). De verplaatsing hangt vermoedelijk nauw samen met een verandering van de verspreiding van de Haring (*Clupea harengus*) (Similia *et al.* 2000).

Habitat

De Bruinvis komt voor in ondiepe randzeeën en kustwateren en wordt maar zelden waargenomen in water dieper dan 200 m. Soms worden Bruinvissen ook waargenomen in estuaria, havens en rivieren. Concentraties van Bruinvissen worden vaak aangetroffen ter hoogte van fronten, waarbij ze zich meer aan de kant van het gemengde water dan aan de kant van het gestratificeerde water lijken op te houden (Skov *et al.* 2000, Weir & O'Brien 2000).

Tellingen vanuit het vliegtuig hebben aangetoond dat de Bruinvis gedurende het hele jaar wijdverspreid op het NCP voorkomt. Aan de hand van deze tellingen is nog geen verband gevonden tussen dichtheid en variatie in fysische of geografische parameters zoals diepte, bodemtype, saliniteit en oppervlaktetemperatuur (Witte & Berrevoets 1999, Witte *et al.* 2000, Witte *et al.* 2001). Op grotere schaal komen Bruinvissen voor in gebieden met een wintertemperatuur van het oppervlaktewater tussen de 0 en 10 °C en in de zomer niet boven de 20 °C (Westgate *et al.* 2000).

Concentratiegebieden met jongen worden gekenmerkt door hun ligging binnen de 20 m dieptelijn. Veelal bevinden deze locaties zich dicht onder de kust en zijn afgeschermd van harde winden en hoge golven evenals sterke (kustwaarts) gerichte stromingen. Bovendien worden deze locaties gekenmerkt door hun voedselrijkdom (Sonntag *et al.* 1999, Baines & Earl, 2000).

Dieet en foerageren.

De Bruinvis is een opportunistische jager die een grote aantal verschillende soorten rond- en platvis eet. Haring is een van de belangrijkste prooi-soorten en vormt tezamen met de andere rondvis ~75-80% van het dieet. Het overige deel bestaat uit platvis en kleine kreeftachtigen (Recchia & Read 1988, Santos Vázquez 1998). Het verspreidingsgebied van de Bruinvis wordt sterk bepaald door het voorkomen van zijn prooi (Brodie 1995).

Met hun gevoelige sonar zijn Bruinvissen in staat om 'blindelings' hun prooi op te sporen en vangen (Kastelein *et al.* 1997a,b). Dit betekent dat hun verspreidingsgebied weinig tot niet bepaald wordt door doorzicht (Witte *et al.* 2001). De Bruinvis kan dieper dan 200 m duiken om voedsel te zoeken. Over het algemeen brengt de Bruinvis ca. de helft van zijn tijd in de bovenste twee meter van de waterkolom door en de andere helft van zijn tijd nabij de bodem om daar op bodemvis te foerageren (Teilmann *et al.* 1997).

Reproductie

Na ca. 3 jaar zijn vrouwtjes geslachtsrijp en na een zwangerschap van 10-11 maanden wordt rond juni-juli een jong geboren. Het jong wordt ca. 8 maanden gezoogd en blijft

soms bij de moeder totdat een nieuw kalf wordt geboren. Bruinvissen krijgen eens per één tot twee jaar een jong.

De belangrijkste voortplantingsgebieden worden aangetroffen in de Belt Seas, langs de Deense kust en ter hoogte van Sylt (Duitsland) (Hammond *et al.* 1995, Kinze 1990, Sonntag *et al.* 1999, Baines & Earl 2000). Tot 1950 werden ook in de Nederlandse kustwateren jongen geboren (Addink *et al.* 1995a,b, Addink & Smeenk 1999).

Overleving

Bruinvissen kunnen 24 jaar oud worden, maar het overgrote deel (98%) wordt vermoedelijk niet veel ouder dan 9 jaar (Hohn & Brownell 1990). Net als bij de meeste andere walvisachtigen wordt vrouwtjes gemiddeld een paar jaar ouder dan de mannetjes. Over de overlevingskans is weinig bekend. Aan de hand van een beperkt aantal gestrande dieren wordt ingeschat dat de overleving in het eerste jaar ongeveer 37,5% is en voor dieren ouder dan een jaar bedraagt dit vermoedelijk 82,6% (Leaper ongepubliceerd a).

Genetische variatie

De populaties in de Grote Oceaan, Atlantische Oceaan en Zwarte Zee zijn geografisch (en daarmee genetisch) van elkaar geïsoleerd (Leaper ongepubliceerd a). Op basis van mitochondriaal DNA en microsatelliet-DNA (Duke *et al.* 2000) is vastgesteld dat Bruinvissen uit de Ierse Zee en van de Britse oostkust en Nederlandse kustwateren genetisch niet verschillen. Dit geldt ook voor een vergelijking van de Nederlandse kust, Britse oostkust en Shetland (Walton 1994, 1995). De Bruinvissen van de Oostzee verschillen echter wel genetisch van de Bruinvissen van het Kattegat/Skagerrak en de Noordzee, terwijl Bruinvissen afkomstig uit de laatste twee genoemde deelgebieden niet genetisch verschillend zijn (Hugenberger *et al.* 1999). De Bruinvissen van noord Noorwegen tot Schotland vertonen een geleidelijke verandering in genetische kenmerken. Op basis van genetisch onderzoek blijkt dat er aanwijzingen zijn dat Bruinvissen die geboren zijn bij de Noorse kust zich kunnen voortplanten ter hoogte van IJsland terwijl dit niet voor vrouwtjes geldt. Op een meer beperkte schaal vindt zelfs genetisch uitwisseling plaats tussen Noorwegen en de Golf van Maine. Dat wil zeggen dat er op beperkte schaal trans-Atlantische genetische uitwisseling voorkomt (Tolley *et al.* 1999).

De gedachte is dus dat vrouwtjes bij de Bruinvis een beperkt verspreidingsgebied hebben en dat genetische uitwisseling tussen de verschillende groepen plaatsvindt door mannetjes die van de ene groep naar de andere gaan. Recentelijk lijkt te zijn aangetoond dat de Bruinvissen van de zuidelijke Noordzee genetisch verschillen van de noordelijke Noordzee en Noorwegen (Fransen & Smeenk 1991, Andersen 1993, Addink *et al.* 1995).

Dispersie

Doordat Bruinvissen moeilijk individueel te herkennen zijn is nog weinig bekend omtrent de afstand tussen de geboorteplek van Bruinvissen en de plaats waar ze zelf tot reproductie komen. Wel is duidelijk dat ze in enkele weken over honderden kilometers kunnen verplaatsen. Op basis van scheeps- en vliegtuigtellingen, evenals tellingen vanaf

de kust en strandingsgegevens, lijkt het erop op dat er in de Noordzee een westelijke en een oostelijke populatie voorkomt, die in ieder geval gedurende een deel van het jaar ruimtelijk van elkaar gescheiden is. Mogelijk komt er in het centrale noordelijke deel van de Noordzee nog een derde populatie voor. De oostelijke populatie komt in februari/maart voor langs de Nederlandse kust en lijkt zich via de Duitse kust te migreren naar de noordwestkust van Denemarken.

Bruinvissen zijn tot 200 km landinwaarts waargenomen in rivieren (De Smet 1987). In Zweeds kustwater is aangetoond dat Bruinvissen met jongen heen en weer zwemmen in een gebied van 100 km lang (Teilmann *et al.* 1999). Van onvolwassen dieren is vastgesteld dat ze 800 km kunnen afleggen (Teilmann *et al.* 1999). In de zomerperiode verbleven volwassen mannetjes in een gebied van slechts enkele kilometers lengte (Teilmann *et al.* 1999).

Overig

De Bruinvis is een van de kleinste walvisachtige die bestaat. Door zijn relatief hoge huidoppervlak tot volume verhouding loopt de Bruinvis grote kans op onderkoeling (Kanwisher & Sundnes 1965), zeker in een (water) omgeving die warmte 25 keer beter geleid dan lucht. Als aanpassing aan het leven in koud water zijn Bruinvissen in het bezit van een speklaag die hen beschermt tegen de kou. Maar liefst 25-45% van het lichaamsgewicht van de Bruinvis bestaat uit spek en huid (Slijper 1958, mond. med. Heather Koopman in Kastelein *et al.* 1997b). De lichaamstemperatuur van een Bruinvis ligt rond de 36°C (Irving 1970). Als aanpassing aan de koude omgeving hebben zeezoogdieren naast hun speklaag niet alleen een huidoppervlak die 23% kleiner is dan van andere zoogdieren van dezelfde afmeting, ook hun metabolisme ligt erg hoog. Hierdoor moeten ze relatief veel eten (Kastelein *et al.* 1997a). Verder is de speklaag weinig doorbloed en liggen de bloedvaten vrij diep in het lichaam.

Afhankelijk van hun omgevingstemperatuur kunnen Tuimelaars de dikte van de speklaag variëren. Op deze manier kunnen ze de grens van de watertemperatuur waarin ze kunnen voorkomen verleggen (Williams *et al.* 1991). Mogelijk zijn ook Bruinvissen hiertoe in staat (Worthy & Edwards 1990).

De enorme isolerende werking van een dergelijke aanpassingen heeft ook zijn keerzijde. Wanneer de activiteiten toenemen, bijvoorbeeld tijdens het jagen op vis, wegvlugten van predatoren, spel of copulatie, neemt de geproduceerde warmte sterk toe (Kastelein *et al.* 1997b). In relatief warm water ontstaat vervolgens gemakkelijk oververhitting doordat ze onvoldoende warmte kwijt kunnen raken dankzij hun goede isolatie. Daarom blijft het verspreidingsgebied van Bruinvissen beperkt tot wateren van 4 - 16°C (Gaskin 1992). Het oppervlaktewater van de Noordzee kan in de zomer weliswaar oplopen tot 20 °C, maar op enkele meters diepte ligt het binnen de temperatuurrange van de Bruinvis. Tijdens rustig, zonnig en warm weer liggen Bruinvissen soms aan het oppervlak te zonnen. Gedurende een deel van hun tijd liggen ze daarbij op hun rug om hun buik aan de warme zonnestralen bloot te stellen (persoonlijke waarnemingen R. Witte).

Mariene topografische aspecten voor de Nederlandse situatie

In de jaren 1940 nam het aantal Bruinvissen voor de Nederlandse kust sterk af. In de jaren 1980 bereikte het voorkomend aantal een minimum en vond gedurende reeds een

ruim aantal jaren geen voortplanting langs de Nederlandse kust meer plaats (Addink & Smeenk 1999). De oorzaak van deze afname is onzeker, maar werd vermoedelijk veroorzaakt door een combinatie van verandering in prooiaanbod (haringverspreiding), toegenomen vervuiling en mogelijk ook toegenomen scheepvaart.

In de jaren 1990 nam het aantal weer toe, met een sprong in 1995. De grootste aantallen worden tegenwoordig waargenomen in de periode februari – april. In de eerste helft van deze periode komen de Bruinvissen het dichtst onder de kust voor. In de rest van het jaar ligt het aantal een factor zeven lager ten opzichte van de piekperiode (Witte *et al.* 1998a).

In de zomer lijkt het verspreidingsgebied van de Bruinvis sterk samen te hangen met het voorkomen van haringpaaiplaatsen. Deze worden met name aan de Britse oostkust aangetroffen. Voortplanting van de Bruinvis vindt wijdverspreid in de Noordzee plaats, maar ter hoogte van de Duits-Deense grens komt een kerngebied voor voortplanting voor. Dit is relatief dicht bij het Nederlandse deel van de Noordzee gelegen.

8.4 Samenvatting & conclusies zeezoogdieren

8.4.1 Samenvatting

De eigenschappen en de relevante informatie met betrekking tot de biogeografie van de onderzochte soorten zijn samengevat in het onderstaande overzicht.

Soortengroep	estuari	marien
Voorbeeldsoort	Gewone zeehond <i>Phoca vitulina</i>	Bruinvis <i>Phocoena phocoena</i>
Verspreidingsgebied		
Nederland	Vrij algemeen in het Waddengebied vrij schaars in het Deltagebied	Vrij algemeen in de Noordzee en zeer schaars in het Waddengebied en het Deltagebied
Wereldwijd	De kustgebieden van de Atlantische Oceaan, Noordzee en IJszee, van noord Noorwegen tot Noord-Frankrijk. Drie andere subpopulaties: West-Atlantische Oceaan, West- en Oost Pacifische Oceaan	De kustgebieden en ondiepe randzeeën in de gematigde en subarctische deel van het noordelijk halfrond. Drie belangrijke populaties: noordelijk deel Grote Oceaan, noordelijk deel Atlantische Oceaan en Zwarte Zee.
Levensstrategie		
Levensduur	Meerjarig	Meerjarig
r-K-strategie	K-strategie	K-strategie
Reproductie	Na vier jaar jaarlijks één jong	Na vier jaar jaarlijks één jong, soms eens in de twee jaar een jong.

Dispersie		
waarmee	Flippers	Flippers en staartvin
waardoor	Actief zwemmen	Actief zwemmen
hoeveel	60 km van ligplaats, zweeft verder van 350-500 km bekend.	Gewone Mannetjes trekken verder weg dan vrouwtjes. Afstanden van 800 km zijn vastgesteld.
tijdschaal	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en geschikte (storingsvrij) voortplantingshabitat. Gebied langzaam bereikbaar maar een gevestigde zelfstandig voortplantende populatie kan vele jaren op zich laten wachten	sterk afhankelijk van de positie van de bronpopulatie en voedselsituatie. Areaaluitbreiding door populatie toename

In beginsel kunnen de Gewone zeehond en Bruinvis voorkomen in het gehele Noordzee ecosysteem, van de rand aan de kust tot aan de rand van het continentaal plat. Beide soorten kunnen namelijk aangetroffen worden van ver rivieropwaarts en in slenken tot in de oceaan. Echter, van wezenlijk belang voor de vestiging van de Gewone zeehond is de combinatie van de aanwezigheid van geschikte (storingvrije) rustplaatsen op het land en geschikte foerageergebieden met voldoende prooi in het water op hoogstens 60 km afstand van deze rustplaatsen. Aangezien beide soorten gericht zijn op het eten van bepaalde vissoorten uit brak en zout water is hun verspreidingsgebied veelal beperkt tot de wateren waarin deze prooi-soorten in voldoende dichtheid voorkomen. De temperatuur van het zeeoppervlak in het verspreidingsgebied van de beide soorten ligt in de winter tussen de 0 en 10 °C en komt in de zomer veelal niet boven de 20 °C uit. Daarnaast mag het water niet zo sterk verontreinigd zijn (bijvoorbeeld met PCB's) dat de dieren zich niet meer kunnen voortplanten. Bovendien mogen de jachtdruk, bijvangst en andere mortaliteitsfactoren ter plaatste (virussen, predatoren) de draagkracht niet te boven gaan. Er zijn voor Gewone zeehonden geen genetische verschillen tussen individuen binnen het Noordzeegebied aantoonbaar. Dit betekent dat er zeer waarschijnlijk uitwisseling tussen alle voortplantingsgebieden bestaat en het duidt op een grote dispersiecapaciteit. Voor de Bruinvis bestaan het vermoeden dat de vrouwtjes zich voortplanten binnen een kleinere afstand van hun geboortegrond dan mannetjes.

8.4.2 Kennisleemten

Er zijn voldoende wiskundige modellen beschikbaar om populaties in ruimte en tijd te modelleren; alsook om de eventuele gevolgen van ruimtelijke ingrepen op het populatie(netwerk) te voorspellen. Echter, voor zeezoogdieren bestaat vaak nog te weinig kennis over (een deel van) de parameters die nodig zijn om deze modellen te voeden. Met name voor de Bruinvis geldt dat er nog veel te weinig inzicht is in migratiepatronen en afstanden die door deze dieren kunnen worden afgelegd. Er bestaat nagenoeg geen verdelingspatroon (naar afstand) tussen de gebieden waar zeezoogdieren geboren worden en gebieden waar ze zich voortplanten. Aangezien zenders niet lang genoeg meegaan kan dit alleen maar onderzocht worden door het merken van de dieren en eventueel foto-identificatie. Echter, gezien het dispersievermogen van beide soorten lijkt de ruimtelijke samenhang van de Noordzee, kustgebied en Waddenzee geen (grote) rol van betekenis te spelen bij het voorkomen van beide soorten.

Voor zowel de Bruinvis als de Gewone zeehond zou onderzocht moeten worden in hoeverre watertemperatuur een beperkende factor is in relatie tot hun thermoregulatie. Hierover bestaat nog weinig zekerheid.

8.4.3 Conclusies

- Het gehele Nederlandse deel van Noordzee en aangrenzende kustzone ligt binnen afstandsbereik van zowel Gewone Zeehonden als Bruinvissen.
- Voor zowel de Bruinvis als de Gewone Zeehond geldt dat de dieren in de Noordzee, kustzone en Waddenzee (voor zover bekend) één (meta)populatie vormen. De ruimtelijke samenhang van dit gebied lijkt dus niet bepalend voor het voorkomen.
- In het algemeen geldt vermoedelijk dat het verspreidingsgebied van veel zeezoogdiersoorten op mondiale schaal beperkt wordt door de watertemperatuur. Warmwaterstromen kunnen misschien een barrière vormen waardoor een noordelijke soort bepaalde geschikte gebieden niet kan bereiken. Koudwaterstromen kunnen misschien een barrière vormen voor warmteminnende soorten. Op de schaal van de Noordzee speelt dit geen rol van betekenis.
- Soms wordt de beperking voor het verspreidingsgebied niet bepaald door het zeezoogdier zelf maar door het voorkomen van de prooi-soort. Dit geldt met name voor de Bruinvis in relatie tot het voorkomen van energetisch hoogwaardige vis, zoals de Haring.
- Zeehonden zijn, met name tijdens de zoog- en ruiperiode, afhankelijk van hun ligplaatsen. Daarom is hun verspreidingsgebied relatief kustgebonden.
- Binnen de Noordzee lijken geen grote genetische barrières voor te komen.

8.5 Literatuur zeezoogdieren

Addink, M.J. & C. Smeenk, 1999. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Dutch coastal waters: analysis of stranding records for the period 1920-1994. Lutra 41 (1-2) 55-80.

- Addink, M.J., M. Garcia Hartmann & C. Smeenk, 1995a. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in Dutch waters: life history, pathology and historical records. IWC SC/47/SM5.
- Addink, M.J., T.B. Sørensen & M. Garcia Hartmann, 1995b. Aspect of reproduction and seasonality in the harbour porpoise from Dutch waters: 459-464 in: Schytte-blix, A., L. Walløe & Ø. Ulltang (eds). Development in Marine Biology, 4. Whales, seals, fish and mand. Proceedings of the international symposium on the biology of marine mammals in the North East Atlantic, Tromsø, Norway, 29 November-1Dec. 1994.
- Anders, S., 1997. Behavioural patterns in the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) off Sylt, Germany. in P.G.H. Evans, E.C.M. Parsons & S.L. Clark (eds.), R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans – 11, Proceedings of the Eleventh Annual Conference of the European Cetacean Society, Stralsund, Germany, 10-12 March.
- Andersen, L.W. 1993. The population structure of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in Danish waters and part of the North Atlantic. Marine Biology 116: 1-7.
- Baptist, H.J.M., 1990. Cetaceans, pinnipeds and other animals (southern North Sea only). Sula 4 (3): 119-120.
- Baptist, H.J.M., R.H. Witte & P.A. Wolf, 1997. Harbour porpoise *Phocoena phocoena* monitoring on the Dutch sector of the North Sea: 105-108 in: Evans, P.G.H., E.C.M. Parsons & S.L. Clarks (eds.). European Research on Cetaceans - 11. Proceeding of the eleventh annual conference of the European Cetacean Society, Stralsund, Germany 10-12 March 1997.
- Baines, M.E. & S.J. Earl, 2000. Do harbour porpoises use favoured habitats around the coast of wales, UK, for calving and nursing young calves? in P.G.H. Evans, R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans – 14, Proceedings of the Fourteenth Annual Conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland, 2-5 April 2000.
- Bjørge, A., D. Thompson, P. Hammond, M. Fedak, E. Bryant, H. Aarefjord, R. Roen & M. Olsen, 1995. Habitat use and diving behaviour of harbour seals in a coastal archipelago in Norway. In: A.S. Blix, L. Walløe & Ø. Ultang (eds.) whales, seals, fish and man. Amsterdam The Netherlands, Elsevier, 1995: 211-223.
- Bonner, W.N. & Witthames, S.R., 1974. Dispersal of common Seals (*Phoca vitulina*) tagged in the Wash, East Anglia. Journal of the Zoological Society London 174: 528-531.
- Brasseur, S.M.J.M., 1997. The Harbour Seal in the Netherlands, Ecological Profile Harbour Seal. Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ, IBN-DLO Texel, dept. Aquatic Ecology.
- Brasseur, S.M.J.M. & P.J.H. Reijnders, 1994. Invloed van diverse verstoringsbronnen op het gedrag en habitatgebruik van gewone zeehonden: consequenties voor de inrichting van het gebied. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) Wageningen, IBN-rapport 13.
- Brasseur, S.M.J.M. & P.J.H. Reijnders, 2001. Zeehonden in de Oosterschelde, fase 2. Effecten van extra doorvaart door de Oliegeul. Alterra Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 353.
- Brodie, P.F., 1995. The Bay of Fundy/Gulf of Maine Harbour porpoise (*Phocoena phocoena*): Some Considerations Regarding Species Interactions, Energetics, Density Dependence and Bycatch. International Whaling Commission Special Issue 16, SC/46/SM3 p. 181-209.

- Camphuysen, C.J. & M.F. Leopold, 1993. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the southern North Sea, particularly in the Dutch sector. *Lutra* 36:1-24.
- Camphuysen, C.J. & M.F. Leopold, 1994. Whales, dolphins and porpoises in the southern North Sea: preliminary results of Dutch ship-based surveys.
- Coffey, D.J. 1997 The Encyclopedia of Sea Mammals in: D.K. Caldwell & M.C. Caldwell (eds.) The Encyclopedia of Sea Mammals, Hart-Davis, MacGibbon, London.
- Derix, R., 1998. Waarom hebben zeehonden 's winters meer last van regen dan van kou. *Zoogdier* 9 (3-4) 15-19.
- De Smet, W.M.A., 1978. Zeehonden langs de Belgische kust en in de binnenwateren. *De Wielewaal* 44 (5), pp 138-154.
- De Smet, W.M.A., 1987. Waarnemingen, strandingen en aanspoelingen van walvisachtigen (Cetacea) aan de Belgische kust van 1965-1984. *Marswin* 8 (2-3) 41-73. Vlaamse Vereniging voor de bestudering van de zeezoogdieren.
- Duke, S., E. Rogan & G. Vikingson, 2000. A preliminary analysis of the microsatellite-DNA of harbour propoise (*Phocoena phocoena*) populations in Iceland in P.G.H. Evans, R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans – 14, Proceedings of the Fourteenth Annual Conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland, 2-5 April 2000.
- Evans, P.G.H., 1990. European Cetaceans and seabirds in an oceanographic context. *Lutra* 33: 95-125.
- Fransen, C.H.J.M. & C. Smeenk 1991. Whale-lice (Amphipoda: Cyamidae) recorded from the Netherlands. *Zoologische Mededelingen Leiden* 65: 393-405.
- ICES, 1993. Report of the Study Group on Seals and Small Cetaceans in European Seas. ICES CM 1993/N: 3.
- Gaskin, D.E., 1992. Status of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in Canada. *Canadian Field-Naturalist* 106, 36-54.
- Hammond, P.S. & P. Thompson 1991. Minimum estimate of the number of bottlenose dolphins in the Moray Firth. *Biol. Conserv.* 56: 79-87.
- Hohn, A.A. & R.L. Brownell, 1990. Harbor porpoise in central Californian waters: life history and incidental catches. IWC report SC/42/SM47.
- Huggenberger, S., H. Benke & C.C. Kinze, 1999. Geographical variations of *Phocoena phocoena* populations in the North and Baltic Sea. Abstracts of the 13th biennial conference on the biology of Marine Mammals, The Society for Marine Mammalogy, Wailea, Maui, Hawaii.
- Irving, L., 1970. Morpho-physiological adaptations in marine mammals for life in Polar Areas. P. 445-463 in: M.W. Holdgate (ed.), *Antarctic Ecology*.
- Kanwisher, J. & G. Sundnes, 1965. Physiology of a small cetacean. *Hvalraets Skrift.*, 48, 45-53.
- Kastelein, R.A., J. Hardeman & H.Boer, 1997a. Food consumption and body weight of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*), p. 217-233 in: A.J. Read, P.R. Wiepkema & P.E. Nachtigall (eds.), *The biology of the harbour porpoise*, De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands.
- Kastelein, R.A., P. Koene, S.H. Nieuwstraten & S. Labberté, 1997b. Skin surface temperature changes in a harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) while on land, p.

- 255-264 in: A.J. Read, P.R. Wiepkema & P.E. Nachtigall (eds.), The biology of the harbour porpoise, De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands.
- Laws, R.M., 1994. History and Present Status of Southern Elephant Seal Populations. In: B.J. LeBoeuf & R.M. Laws (eds), Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology, University of California Press, Los Angeles, California.
- Leaper, G., ongepubliceerd a. Ecological Profile of Harbour Porpoise. Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ, Den Haag.
- Leaper, G., ongepubliceerd b. Ecological Profile of bottlenose, white-beaked and white-sided dolphins *Tursiops truncatus*, *Lagenorhynchus albirostris*, *Lagenorhynchus acutus*. Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ, Den Haag.
- Mann, J., R.C. Connor, P.L. Tyack & H. Whitehead (eds.), 2000. Cetacean Societies, Field Studies of Dolphins and Whales. The University of Chicago Press.
- Northridge, S.P., M.L. Tasker, A. Webb, & J.M. Williams, 1995. Distribution and relative abundance of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*), white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*) and minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) around the British Isles. ICES J. Mar. Sci. 52: 55-66.
- Oien, N., A. Bjørge, S. Hartvedt & K.A. Fagerheim, 1999. Dispersal and by-catch mortality in juvenile harbour and grey seals at the Norwegian coast. Abstracts of the 13th biennial conference on the biology of Marine Mammals, The Society for Marine Mammalogy, Wailea, Maui, Hawaii.
- Perrin, W.F. & R.L. Brownell, Jr., 2001. Proposed nomenclature changes to IWC list of recognised species of Cetaceans, Report of the Scientific Committee, Annex U. J. Cetacean Res. Manage, 2, appendix 1: 365-367.
- Recchia, C.A. & A.J. Read, 1988. Stomach contents of harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, from the Bay of Fundy. Can. J. Zool. 67: 2140-2146.
- Reijnders, P.J.H., 1972. Onderzoek naar levensomstandigheden en gedrag van de zeehond (*Phoca vitulina*) in het reservaat 'Eierlandse Gat'. Scriptie natuurbeheer, Landbouwhogeschool Wageningen, ALH 72.31.
- Reijnders, P.J.H., 1980. On the causes of the decrease in the harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea, population dynamics and tissue levels of heavy metal and organochlorine compounds. Proefschrift ter verkrijging van de graad van doctor in de landbouwwetenschappen, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Reijnders, P.J.H. 1981. Management and conservation of the harbour seal, *Phoca vitulina*, population in the international Wadden Sea area. Biol. Conserv. 19: 213-221.
- Reijnders, P.J.H., 1985. On the extinction of the southern Dutch harbour seal population. Biol. Conserv. 31: 75-84.
- Reijnders, P.J.H., 1992a. *Phoca vitulina*, Linnaeus 1758 - Zeehond. In: J. Niethammer & F. Krapp (ed.), Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 6: Meeressäuger, Teil II: Robben - Pinnipedia. Aula Verlag, Wiesbaden, 120-137.
- Reijnders, P.J.H., 1992b. Retrospective population analysis and related future management perspectives for the harbour seal *Phoca vitulina* in the Wadden Sea. In: Dankers, N., C.J. Smit & M. Scholl (eds.). Proceedings of the 7th International Wadden Sea Symposium, Ameland, The Netherlands, 22-26 Oct 1990. Neth. Inst. Sea Res., Publ. Ser. 20: 193-197.
- Reijnders, P.J.H., 2000. Aantal zeehonden in de Waddenzee groeit al jaren spectaculair. Nieuwsbrief NZG 2 (1) 6-7.

- Reijnders, P.J.H., I.M. Traut & E.H. Ries, 1990. Verkennend onderzoek naar de mogelijkheden voor het terugzetten van gerevalideerde zeehonden, *Phoca vitulina*, in de Oosterschelde. RIN rapport 90/10 36pp.
- Reijnders, P.J.H., S.M.J.M. Brasseur & A.G. Brinkman, 2000. Habitatgebruik en aantalsontwikkeling van gewone zeehonden in de Oosterschelde en het overige Deltagebied. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Alterra-rapport 078. 56 blz.
- Ries, E.H., 1999a. Preliminary data on time budgets and haul-out patterns of radio-tagged harbour seals in the Dutch Wadden Sea. In: E.H. Ries, Population biology and activity patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- Ries, E.H., 1999b. Population biology and activity patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- Ries, E.H. & P.J.H. Reijnders, 1999. Characteristics of a core breeding area for the Wadden Sea harbour seal population: the Eems-Dollard estuary in: E.H. Ries, Population biology and activity patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea, IBN Scientific Contributions 16, DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- Ries, E.H. & I.M. Traut, 1993. Diving patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the shallow Wadden Sea, assessed by VHF-telemetry. Abstr. 10th Bien. Conf. on/ the Biol. of Mar. Mamm., Galveston, Texas, p. 90.
- Ries, E.H., I.M. Traut, P.W. Paffen & P.W. Goedhart, 1997. diving patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea, the Netherlands and Germany, as indicated by VHF telemetry. Can. J. of Zoology 75: 2063-2068.
- Ries, E.H., I.M. Traut, A.G. Brinkman & P.J.H. Reijnders, 1999. Net dispersal of harbour seals within the Wadden Sea before and after the 1988 epizootic. Journal of Sea Res. 41: 233-244.
- Santos Vázquez, M.B. 1998. Feeding Ecology of harbour porpoises, common and bottlenose dolphins and sperm whales in the Northeast Atlantic. A thesis presented for the degree of Doctor of Philosophy at the University of Aberdeen.
- Schulte, W., 1985. Invloed van klimaatsfactoren op het gedrag van zeehonden. Lutra 28 (1), 44.
- Skov H., D. Bloch & J. Durinck 2000. Meso scale variability in the distribution of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* – comparisons between estuarine and oceanic parameters. In: Evans P.G.H., R. Pitt-Aiken and E. Rogan, 2000. European research on cetaceans – 14. Proceedings of the fourteenth annual conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland.
- Slijper, E.J., 1958. Walvissen. D.B. Centen's Uitgeversmaatschappij, Centen's Natuurhistorische Boekerij, Amsterdam.
- Sonntag, R.P., H. Benke, A.R. Hilby, R. Lick, D. Adelung, 1999. Identification of the first harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) calving ground in the North Sea. Journal of Sea Res. 41: 225-232.
- Stanley, H.F., S.P. Casey, R.K. Wayne, M. Walton, S.J. Goodman & J. Harwood, 1993. Mitochondrial DNA variation among Harbour seal and Grey seal populations, p. 102. Abstr. 10th Bien. Conf. On the Biol. Of Mar. Mamm., Galveston, Texas.
- Teilmann, J., M-P. Heide-Jørgensen, R. Dietz, R.P. Sonntag, H. Benke, U. Siebert & G. Desportes, 1997. Diving behaviour of a harbour porpoise in Danish waters 108 in: Evans, P.G.H., E.C.M. Parsons & S.L. Clarks (eds.). European Research on

- Cetaceans - 11. Proceeding of the eleventh annual conference of the European Cetacean Society, Stralsund, Germany 10-12 March 1997.
- Teilmann, J., F. Larsen & G. Desportes, 1999. Satellite tracking of harbour porpoise used to estimate the potential interaction with gillnets in Danish waters. Abstracts of the 13th biennial conference on the biology of Marine Mammals, The Society for Marine Mammalogy, Wailea, Maui, Hawaii.
- Teilmann, J., F. Larsen & G. Desportes, 2001. Time allocation and diving behaviour of a harbour porpoise in Danish waters 108 in: Evans, P.G.H., E.C.M. Parsons & S.L. Clarks (eds.). European Research on Cetaceans - 15. Conference guide & Abstracts of the fifteenth annual conference of the European Cetacean Society, Rome, 6-10 May 2001.
- Thompson, P.M., 1989. Seasonal changes in the distribution and composition of common seal (*Phoca vitulina*) haul-out groups. J. Zool. Lond, 217: 281-294.
- Thompson, P.M., 1993. Harbour seal movement patterns. Symp. Zool. Soc. Lond. 66: 225-239.
- Thompson P.M. & Miller 1990. Summer foraging activity and movements of radio-tagged Common Seals (*Phoca vitulina* L.) in the Moray Firth, Scotland. J Appl Ecol 27: 492-501.
- Thompson, P.M., B.J. McConnell, C.J. Hunter, D. Wood & D.J. Tollit, 1993. Comparative activity and movement patterns of harbour and grey seals from the Dornoch Firth, N.E. Scotland. 10th Bien. Conf. on the Biol. of Mar. Mamm., Galveston, Texas; 106.
- Thompson, P.M., K.M. Kovacs & B.J. McConell, 1994. Natal dispersal of harbour seals (*Phoca vitulina*) from breeding sites in Orkney, Scotland. J. Zool. Lond. 234: 668-673.
- Thompson, P.M., D.J. Tollit, S. Greenstreet, A. Mackay & H.M. Corpe 1996a. Between-year variation in the diet and behaviour of Moray Firth harbour seals; causes and consequences. p 44-52. In: Aquatic Predators and their Prey. (Eds: S.P.R. Greenstreet & M.L. Tasker). Blackwells Scientific publications, Oxford.
- Thompson, P.M., B.J. McConnel, D.J. Tollit, A. MacKay, C. Hunter & P.A. Racey 1996b. Comparative distribution, movements and diet of harbour and grey seals from the Moray Firth, N.E. Scotland. J. Appl. Ecol.
- Thompson, P.M., K. Grellier, G.D. Hastie, B. Wilson & P.S. Hammond, 2000. Comparative distribution and habitat use by seals and dolphins in a coastal ecosystem in P.G.H. Evans, R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans - 14, Proceedings of the Fourteenth Annual Conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland, 2-5 April 2000.
- Tolley, K.A., P.E. Rosel & G. Vikingsson, 1999. Intra-Oceanic population structure of harbour porpoises from the North Atlantic based on mitochondrial DNA sequence variation. Abstracts of the 13th biennial conference on the biology of Marine Mammals, The Society for Marine Mammalogy, Wailea, Maui, Hawaii.
- Tougaard, S., 1989. Monitoring harbour seal (*Phoca vitulina*) in the Danish Wadden Sea. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 43: 347-356.
- Trine, B. & B. Arne, 1999. Harbour seal (*Phoca vitulina*) mother-pup interactions-the degree of limitation of nursing. Abstracts of the 13th biennial conference on the biology of Marine Mammals, The Society for Marine Mammalogy, Wailea, Maui, Hawaii.
- Van Parijs, S.M., P.M. Thompson, D.J. Tollit & A. Mackay, 1997. Distribution and activity of male harbour seals during the mating season. Anim. Behav, 54: 35-43.

- Van Scheppingen, W.B., A.J.I.M. Verhoeven, P. Mulder, M.J. Addink & C. Smeenk, 1996. Polychlorinated biphenyls, dibenzo-p-dioxins and dibenzofurans in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded on the Dutch coast between 1990 and 1993. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 30: 492-502.
- Verwey, J., 1975. The cetaceans *Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus* in the Marsdiep area (Dutch Wadden Sea) in the years 1931-1973. Int. Rep. Neth. Inst. for Sea Res. 17a,b: 1-153.
- Walton, M., 1994. Genetic Diversity of harbour porpoise population around the British Isles: Preliminary results in P.G.H. Evans (ed.), European Research on Cetaceans – 8, Proceedings of the Eight Annual Conference of the European Cetacean Society, Montpellier, France, 2-5 March 1994.
- Walton, M., 1995. Genetic structure of harbour porpoise population in the seas around the the UK, Eire and the Netherlands in P.G.H. Evans & H. Nice (ed.), European Research on Cetaceans – 9, Proceedings of the Ninth Annual Conference of the European Cetacean Society, Lugano, Switzerland 9-11 February 1995.
- Weir, C.R. & S.H. O'Brien, 2000. Association of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) with the western Irish sea frond in P.G.H. Evans, R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans – 14, Proceedings of the Fourteenth Annual Conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland, 2-5 April 2000.
- Werner, M.H.J., S.M.J.M. Brasseur, E.H. Ries & P.J.H. Reijnders, 1995. Habitatgebruik, activiteitspatroon en gedrag van teruggezette, gerevalideerde gewone zeehonden in de Oosterschelde: winterperiode 1993/94. IBN-rapport 180. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen.
- Westgate, A.J., A.J. Read & T.C. Cox, 2000. Watching puffing pigs from space: defining critical habitat using satellite telemetry in P.G.H. Evans, R. Pitt-Aiken & E. Rogan. European Research on Cetaceans – 14, Proceedings of the Fourteenth Annual Conference of the European Cetacean Society, Cork, Ireland, 2-5 April 2000.
- Williams, T.M., J.E. Haun, W.A. Friedl, R.W. Hall & L.W. Bivens, 1991. Assessing the thermal limits of Bottlenose dolphins: a cooperative study by trainers, scientist, and animals. IMATA Soundings, Fall issue, 16-17.
- Wilson, B. 1995. The ecology of bottlenose dolphins in the Moray Firth Scotland, a population at the northern extreme of the species range. Unpublished Ph. D. thesis. University of Aberdeen.
- Witte, R.H., 1998. Zeehonden in de Delta. M.m.v. P.A.Wolf, H. Zandstra & H.J.M. Baptist. Delta Project Management, Provincie Zeeland, Rijksinstituut voor Kust en Zee. Rapport RIKZ-98.010.
- Witte, R.H., 2001a. De betekenis van de Westerschelde voor de Gewone Zeehond. De Levende Natuur 102 (3): 32-33.
- Witte, R.H., 2001b. Aantallen zeezoogdieren wereldwijd, huidige en referentie-aantallen voor populaties. Bureau Waardenburg bv, rapport 01-120.
- Witte, R.H., 2001c. De functie van de Westerschelde voor zeezoogdieren, kansen en bedreigingen voor met name de Gewone zeehond en Bruinvis. Project ZEEKENNIS. Bureau Waardenburg bv, rapport 01-116.
- Witte, R.H., H.J.M. Baptist & P.V. Bot, 1998a. Increase of harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Dutch Sector of the North Sea. Lutra 40 (2): 33-40.
- Witte, R.H., R.C.W. Strucker, C.M. Berrevoets & P.L. Meininger, 1998b. Watervogels en zeezoogdieren in de Voordelta 1997/98 inclusief tellingen van zeezoogdieren in Oosterschelde en Westerschelde. Rapport RIKZ-98.033.

- Witte, R.H., G.W.N.M. van Moorsel, R.J. W. van de Haterd & S. Dirksen, 2001. An airport island in the Dutch sector of the North Sea: effect on marine mammals. Flyland – Marine Ecology & Morphology. Bureau Waardenburg bv Rapport 01-085.
- Woods, D., D.J. Tollit & P.M. Thompson, 1993. Characteristics of harbour sea foraging trips, p. 114. Abstract of 10th Bien. Conf. on the Biol. of Mar. Mamm., Galveston, Texas.
- Worthy, G.A.J. & E.F. Edwards, 1990. Morphometric and Biochemical factors affecting heat loss in a small temperate cetacean (*Phocoena phocoena*) and a small tropical cetacean (*Stenella attenuata*). *Physiological Zoology* 63: 432-442.



9 Samenvatting

In deze samenvatting worden in respectievelijk § 9.1 en § 9.2 de belangrijkste conclusies en leemten in kennis samengevat. Voor diverse hoofdgroepen (planten, wieren, macrobenthos, vissen vogels en zeezoogdieren) werden overeenkomstige conclusies getrokken of dezelfde kennislacunes geconstateerd. Deze worden dan ook gezamenlijk gepresenteerd. Voor een uitgebreidere samenvatting per soortgroep wordt verwezen naar de afsluiting van de afzonderlijke hoofdstukken.

In paragraaf (§ 9.3) wordt behandeld in hoeverre deze studie invulling heeft gegeven aan de doelstellingen die in § 1.2 werden geformuleerd.

De laatste paragraaf (§ 9.4) vat enkele toepassingen samen.

9.1 Conclusies

Voor de zuidelijke Noordzee en het kustgebied zijn een aantal conclusies te trekken die opgaan voor alle hoofdgroepen.

- Het verspreidingsgebied van een soort en de veranderingen daarin vormen de resultante van reproductie, overleving en dispersie. Dispersie - de verplaatsing van een verspreidingseenheid van een organisme in de vorm van een ongerichte beweging naar een (mogelijke) habitatplek - speelt een centrale rol in relatie tot ruimtelijke samenhang.
- Het vóórkomen van soorten wordt traditioneel vooral gecorreleerd aan lokale habitatfactoren. Tegenwoordig komt er in de ecologie echter steeds meer aandacht voor het belang van dispersie, mede door het beschikbaar komen van nieuwe technieken om verwantschappen tussen populaties te bestuderen.
- Bij alle hoofdgroepen komen soorten voor die bestaan uit populaties die genetisch van elkaar verschillen. Dit duidt op het bestaan van barrières en mogelijk op verschillen in dispersie tussen populaties van een soort. Binnen de biogeografie vormt de eenheid 'soort' dan ook vaak een té ruim begrip om recht te doen aan de diversiteit aan verplaatsingspatronen.
- Als frequente genetische uitwisseling plaatsvindt op een ruimtelijke schaal die groter is dan grofweg de zuidelijke Noordzee, dan is ruimtelijke samenhang voor de Nederlandse situatie geen *issue*.
- Gezien de grote verschillen in levensstrategie van soms nauwverwante soorten is het meestal niet mogelijk te generaliseren over ruimtelijke samenhang in relatie tot taxonomisch gebonden soortengroepen. Dit geldt ook voor verschillende soorten in dezelfde levensgemeenschap. Effectvoorspelling bij mariene natuurontwikkelingsprojecten vraagt dan ook om een soort- of populatiegerichte benadering; nadat geformuleerd is welke soorten (on)gewenst zijn kan met de dispersie van die soorten rekening worden gehouden.
- De kans dat onbezet gebied gekoloniseerd wordt is groter vanuit een 'source' dan vanuit een 'sink' en is een afgeleide van de kolonisationsnelheid en de afstand tot bezet gebied.

- De grootte en het reproductieve succes van een ouderpopulatie beïnvloedt de kans op succesvolle kolonisatie elders. Zo zijn zeereepsoorten, door te investeren in veel zaden, waarschijnlijk beter in dispersie dan soorten van kwelders en schorren en zeegrassen.
- Naarmate er minder diasporen (zaden, sporen, eieren, larven *et cetera*) zijn wordt de toevalsfactor bij dispersie belangrijker.

Voor planten, wieren, macrobenthos en primaire stadia van vissen (eieren, larven, juvenielen) kan een aantal conclusies getrokken worden die voor al deze hoofdgroepen opgaan. Ze hangen samen met het in het algemeen passieve dispersiepatroon bij deze soorten/levensstadia.

- Zeestromen zijn van groot belang voor verspreiding. Ze verklaren waarom de verspreiding in één bepaalde richting beter verloopt dan in een andere. Incidenteel afwijkende zeestromingen kunnen van groot belang zijn in relatie tot dispersie.
- De 'traditionele' dispersie van veel soorten middels sporen, zaden, plantendelen of pelagische larven bedraagt makkelijk tientallen kilometers per jaar.
- Daarnaast kunnen alternatieve vormen van dispersie voorkomen. Planten kunnen zich verspreiden als steppenroller of door middel van drijvende plantendelen. Voor de dispersie van wieren (soms over duizenden kilometers) zijn drijvende voorwerpen of de aanwezigheid van drijfblazen van belang. Macrobenthossoorten kunnen zich ook op alternatieve wijze verplaatsen, bijvoorbeeld door byssus drifting bij juveniele schelpdieren of door rollend transport over de zeebodem door adulten zoals bij de Zeeanjer. Ook hier kunnen drijvende voorwerpen van belang zijn, zoals in het geval van antropogeen transport met behulp van schepen. Met name bij soorten die niet over pelagische verspreidingseenheden beschikken zijn deze alternatieve mechanismen relatief belangrijk voor de dispersie.

Bij adulte vis, vogels en zeezoogdieren vormen verplaatsingen, soms tegen-strooms, een levensvoorwaarde. Vergeleken met de andere hoofdgroepen (planten, wieren en macrobenthos) is de potentiële (actieve) dispersie veel groter. Bij vogels en zeezoogdieren is deze zó groot dat ruimtelijke samenhang geen rol lijkt te spelen op een schaal ter grootte van de zuidelijke Noordzee. Wel kan de actieve voortbeweging zich juist manifesteren in de vorm van (broed)plaatstrouw. Hieronder volgen specifieke conclusies voor de hoofdgroepen vogels en zeezoogdieren:

Vogels

- Vogels van een groeiende populatie (de 'oorspronkelijke' broedlocatie 'loopt vol') vertonen een grotere dispersie dan indien er ruimte beschikbaar komt op de 'oorspronkelijke' broedplek.
- (Her)kolonisatie vindt sneller plaats indien een soort (broed)plaatstrouw is en veel minder snel bij (broed)plaatstrouwe soorten.
- Ook buiten de broedtijd gelden begrippen als plaatstrouw en routevastheid en is de flexibiliteit daarin beperkt.

- Verschillende vogelsoorten overwinteren in hun eerste winter op veel grotere afstand van het broedgebied dan adulte vogels. Door de sterke genetische basis van dispersie bij juveniele vogels vertoont deze leeftijdsgroep, ook bij een dalende populatietrend, uitgebreid dispersiegedrag. Aangezien juvenielen het meest plaatsontrouw zijn, spelen zij een belangrijke rol bij de ontdekking van nieuwe overwinteringsgebieden. Ten aanzien van de broedplaats spreiden deze soorten soms een zeer sterke plaatstrouw ten toon.
- Door dispersie van nieuwe broedvogels worden waarschijnlijk afstanden tussen geschikte broedplaatsen van minstens 100 km overbrugd. Voor soorten van hoogdynamische milieus, zoals de overgang van land naar zee, is deze afstand vermoedelijk groter. Dit betekent dat de (on)bereikbaarheid van potentiële broedplaatsen op de schaal van het Nederlandse kustgebied voor de meeste soorten waarschijnlijk geen *issue* is. Dit geldt naar verwachting ook voor de (on)bereikbaarheid van potentiële plekken voor niet-broedvogels.

Zeezoogdieren:

- Het gehele Nederlandse deel van Noordzee en aangrenzende kustzone ligt binnen afstandsbereik van zowel Gewone Zeehonden als Bruinvissen.
- Voor zowel de Bruinvis als de Gewone Zeehond geldt dat de dieren in de Noordzee, kustzone en Waddenzee (voor zover bekend) één (meta)populatie vormen. De ruimtelijke samenhang van dit gebied lijkt dus niet bepalend voor het voorkomen.
- In het algemeen geldt vermoedelijk dat het verspreidingsgebied van veel zeezoogdiersoorten op mondiale schaal beperkt wordt door de watertemperatuur. Warmwaterstromen kunnen misschien een barrière vormen waardoor een noordelijke soort bepaalde geschikte gebieden niet kan bereiken. Koudwaterstromen kunnen misschien een barrière vormen voor warmteminnende soorten. Op de schaal van de Noordzee speelt dit geen rol van betekenis.
- Soms wordt de beperking voor het verspreidingsgebied niet bepaald door het zeezoogdier zelf maar door het voorkomen van de prooi-soort. Dit geldt met name voor de Bruinvis in relatie tot het voorkomen van energetisch hoogwaardige vis, zoals de Haring.
- Het gehele Nederlandse deel van Noordzee en de aangrenzende kustzone liggen binnen het afstandsbereik van zowel Gewone Zeehond als Bruinvis.
- Voor zowel de Bruinvis als de Gewone Zeehond geldt dat de dieren in de Noordzee, kustzone en Waddenzee (voor zover bekend) één (meta)populatie vormen. Binnen dit gebied lijken geen grote genetische barrières aanwezig.
- Soms wordt het verspreidingsgebied niet beperkt door een zeezoogdier zelf maar door het voorkomen van de prooi-soort, zoals de haring voor de Bruinvis.
- Zeehonden zijn, met name tijdens de zoog- en ruiperiode, afhankelijk van hun ligplaatsen, zodat hun verspreidingsgebied relatief kustgebonden is.

9.2 Leemten in kennis

Ook voor wat betreft de kennisleemten zijn een aantal conclusies te trekken die opgaan voor alle hoofdgroepen (planten, wieren, macrobenthos, vissen, vogels en zeezoogdieren).

- Gegevens in de literatuur over *long-range* dispersie zijn vaak kwalitatief van aard, het kwantitatieve aspect (hoe veel, hoe snel) blijft vaak onderbelicht. Zowel voor een goed begrip van de areaalontwikkeling van soorten, als de ruimtelijke samenhang tussen gebieden in de Noordzee en kustwateren, bestaat dringend behoefte aan meer kwantitatieve gegevens over dispersie. In dit rapport worden onder andere gesignaleerd: (zaad)dispersie, kiemkrachtigheid/vitaliteit zaden, de vitaliteit van voortplantingsorganen van drijvende zeewieren, larvale levensduur van macrobenthos, de frequentie van (extreme) toevalstreffers en de bijdrage van verspreiding door vogels (ook bij het transport van mariene organismen).
- Het bestaan van verschillende populaties maakt het vaak moeilijk om generaliserende uitspraken te doen over een soort. Door genetische technieken in te zetten wordt inzicht verkregen in de verwantschap van soorten/populaties. In combinatie met kennis over verspreidingsmechanismen maakt dit conclusies mogelijk over dispersie. Dit type onderzoek dient dan ook gestimuleerd te worden.
- Specifiek voor vis werd gesignaleerd dat de migratieroutes van adulten weliswaar bekend zijn, maar dat er nog veel onduidelijk is over het zwerven (*roaming*) van bepaalde (delen van) jaarklassen. Juist dat laatste is van belang voor een goed begrip van dispersie.
- Iets dergelijks geldt overigens ook voor sommige vogelsoorten waarbij dispersie vooral plaatsvindt in het juveniele stadium (zie boven). Betreffende de hoofdgroep vogels werd gesignaleerd dat er veel onderzoeksmateriaal beschikbaar is dat uitgewerkt dient te worden om meer te weten te komen over plaats(on)trouw en het genereren van dispersiecurven.
- Met name ten aanzien van de Bruinvis bestaat er nog erg weinig inzicht in migratiepatronen en afstanden die door deze dieren kunnen worden afgelegd. Er bestaat nagenoeg geen verdelingspatroon van de afstand tussen de gebieden waar zeezoogdieren geboren worden en gebieden waar ze zich voortplanten.

9.3 Invulling doelstelling

In hoeverre beantwoordt deze studie de twee vragen die gesteld werden in § 1.2: Doelstelling van deze studie?

1. voor welke soort(groep)en in en op de Noordzee en de Nederlandse kustwateren is de ruimtelijke rangschikking van (deel)leefgebieden van belang voor het vóórkomen van deze organismen?

Voor zowel voor vogels als zeezoogdieren, organismen die in goed in staat zijn om zelf hun ruimtelijke positie te kiezen, werd geconstateerd dat de ruimtelijke rangschikking van (deel)leefgebieden geen issue is voor het vóórkomen op een schaal ter grootte van de zuidelijke Noordzee of kustwateren. Voor de andere hoofdgroepen (hogere planten, zeewieren, macrobenthos en vissen) kan dit wel het geval zijn. Daarbij is van belang welke levens- en met name voortplantingsstrategie gehanteerd wordt. Gezien de grote diversiteit daarin, ook bij nauwverwante soorten of soorten uit hetzelfde biotoop, kan alleen op het niveau van de soort, of liever nog populatie, bepaald worden in hoeverre ruimtelijke rangschikking van belang is (en dan nog alleen mits voldoende informatie over met name dispersie beschikbaar is).

Op welke ruimtelijke en temporele schaal speelt deze materie?

Voor diverse hoofdgroepen werd geconstateerd dat dispersie met name optreedt op een lokale schaal: van tien(tallen) tot ongeveer honderd kilometer(s) per jaar. Dit hangt veelal samen met de vitaliteit van diasporen, bijvoorbeeld de maximale levensduur van pelagische larven en de afstand waarover ze ondertussen door zeestromen getransporteerd worden. Dit rapport bevat echter ook voorbeelden van soorten waarbij de gebruikelijke dispersie (afstand tussen 'geboorte' en voortplantingslocatie van een organisme) niet meer dan enkele meters per jaar bedraagt. In de bovengenoemde conclusies werd al gememoreerd dat alternatieve vormen van transport, ondanks hun incidentele aard, relatief belangrijk kunnen zijn voor de dispersie van dergelijke soorten.

9.4 Toepassing natuurontwikkeling

Er zijn diverse toepassingen denkbaar van de in dit rapport bijengebrachte biogeografische kennis bij natuurontwikkeling in zee:

- Op geïsoleerde locaties jaren kan het jaren duren voordat een soort spontaan verschijnt. Anderzijds zijn er perspectieven voor soorten met een beperkte dispersie omdat deze, zoals dat ook op het land gebeurt, met wat hulp van de mens een locatie kunnen koloniseren.
- Het instellen van MPA's (Marine Protected Area) vereist maatwerk: er dient rekening gehouden te worden met de ruimtelijke schaal van dispersie van de gewenste soorten. Voor veel soorten geldt dat, wil een habitatplek *self supporting* zijn qua reproductie, rekening gehouden moet worden met een afmeting van tientallen tot meer dan honderd kilometer binnen de overheersende stroomrichting.
- Gezien hetgeen boven vermeld is over een soort- of populatiegerichte aanpak wordt voor de Noordzee en het kustgebied in mindere mate de noodzaak gevoeld om te komen tot een ecologisch netwerkmodel zoals dat het geval is op het land.

Bijlage 1 Terminologie

accessibiliteit
Bereikbaarheid.

benthisch
levend aan de bodem

biogeografie
De wetenschap die zowel patronen als processen in het ruimtelijke voorkomen van biologische fenomenen (o.a. organismen) onderzoekt (Hengeveld 1990)

biotoop
De (materiële) woonplaats van een soortengemeenschap (overlappende habitats).

directe ontwikkeling
larven die zich geheel in een eikapsel ontwikkelen en daaruit als een volledig ontwikkeld juveniel tevoorschijn komen. Er is dus geen pelagische fase

diasporen
Verspreidingseenheden: sporen, zaden/vruchten, eieren, larven, plantendelen, juvenielen, adulten, *etc.* al of niet in een verpakking, zoals peulen en eikapsels.

diplont
De plant is diploïd en produceert gameten, maar in tegenstelling tot een haplont worden deze gameten gevormd onder reductiedeling (aangezien gameten noodzakelijkerwijs haploïd zijn). De uit de gametenfusie gevormde zygote groeit uit tot een nieuwe (diploïde) plant (Stegenga & Mol 1983).

dispersie
De verplaatsing van een verspreidingseenheid (*diaspore*) in de vorm van een ongerichte beweging naar een (mogelijke) habitatplek.

dispersieafstand
Afstand tussen de plek waar de reproductieve eenheid is ontstaan en waar deze later zelf tot reproductie komt;
vogel: de afstand tussen de plaats waar deze uit het ei komt en de plaats waar deze één of meer jaren later voor het eerst tot broeden komt (Van den Bosch *et al.* 1992).
plant, wier: de afstand tussen de moederplant en de plek waar het zaad kiemt en zelf (ooit) tot reproductie komt.

ecotoop
Een ruimtelijk te begrenzen (discrete) ecologische eenheid, waarvan de samenstelling en ontwikkeling worden bepaald door de combinatie van abiotische, biotische en antropogene (beheer) aspecten (Wolfert 1996).
(= fysiotop + beheersvorm en ontwikkelingsstadium)
ook: kleinste landschapseenheid die nog functioneert als ecosysteem.

ecotopenstelsel
Indeling van ecotopen, waarin de van belang zijnde ecotopen in een gebied op overzichtelijke wijze gerangschikt zijn. Kenmerkend is het integrale karakter van de ecotopen, maar ook het gebruik van indelingskenmerken die gekoppeld zijn aan beleids- en beheersmaatregelen.

ecosysteem

Wordt gekenmerkt door een complex van elkaar onderling beïnvloedende biotische en abiotische factoren.

filopatrie

Plaatstrouw

fysiotoop

Eenheid die homogeen is voor wat betreft abiotische condities die van belang zijn voor de biotische aspecten.

habitat

De (materiële) woonplaats van een soort ('adres').

habitatplek

Ruimtelijk gedefinieerde plek waar de habitat van een soort is gerealiseerd (Pouwels 2000).

haplont

De plant is haploïd en produceert gameten. De zygote is het enige diploïde stadium en maakt een reductiedeling door, het product van deze deling levert weer een haploïde plant op (Stegenga & Mol 1983).

haplodiplont

Hier bestaat zowel een haploïde als een diploïde fase, beide als zelfstandige plant. De haploïde plant (gametofyt) produceert gameten, deze versmelten en uit de zygote ontstaat een diploïde plant (sporofyt), welke onder reductiedeling sporen levert. Deze sporen geven pas de haploïde fase terug. Bij dit type kunnen de haploïde en diploïde fase van gelijk uiterlijk zijn (isomorf, bijvoorbeeld *Ulva* (Zeesla)) of van verschillende vorm en grootte (heteromorf, bijvoorbeeld *Laminaria saccharina* (Suikerwier)). Het laatste betekent meestal dat twee planten van geheel verschillend uiterlijk tot één en dezelfde soort behoren (Stegenga & Mol 1983).

homing

Eigenschap waarmee een organisme de weg terugvindt naar zijn plek van herkomst.

kreukelberm

Bestorting langs een dijk ter hoogte van de laagwaterlijn, op de overgang naar de permanent onderwater gelegen geulhelling of op de overgang naar een slik. Zo genoemd omdat hier in veel gevallen alikruiksen ("kreukels") voorkomen.

K-soort

Soort met een conservatieve levensstrategie. soortkenmerken: energie wordt vooral in handhaving gestopt; langzame groei; hoge leeftijd; voortplanting op late leeftijd; weinig nakomelingen per jaar (cf. r-soort).

lecithotrofe ontwikkeling

larven die zich in het planktonstadium beschikken over hun eigen voedselvoorraad in de vorm van een hoeveelheid dooier

MPA

Marine Protected Area

metapopulatie (= netwerkpopulatie)

Een aantal groepen van individuen die verschillende ruimtelijk gescheiden habitatplekken bewonen en waartussen via dispersie uitwisseling bestaat (Burgman *et al.* 1993 Pouwels 2000).

migratie

Gerichte verplaatsing zoals trek, maar ook dagelijkse verticale verplaatsing.

NCP

Nederlands Continentaal Plat, het Nederlandse deel van de Noordzee buiten de territoriale wateren.

niche

Functionele relaties van een soort met biotoopfactoren en andere soorten in de gemeenschap, de hulpbronnen die een soort exploiteert, de rol in het ecosysteem ('beroep').

pelagisch

levend in de waterfase

planktotrofe ontwikkeling

larven die zich met materiaal in de waterfase kunnen voeden

RAPDanalyse

Genetische techniek om populaties te vergelijken: Rapid Amplified Polymorphic DNA analyse.

r-soort

Opportunistische (revolutionaire) levensstrategie. soortkenmerken: snelle vestiging op open plekken; snelle groei; voortplanting op jonge leeftijd; veel nakomelingen per jaar (cf. K-soort).

roaming

Ongerichte verplaatsing, zwerven; vooral gebruikt in de ichthyologie.

selectief getijden transport

Verplaatsing in een bepaalde richting met de eb- of vloedstroom doordat een organisme zich tijdens een bepaalde getijdenfase in de waterkolom begeeft. Dit mechanisme wordt aangetroffen bij verschillende levensstadia (larven, juvenielen, adulten) van zowel vissen als ongewervelde diersoorten.

substraat

Ondergrond.

teleplanische larven

Larven die extreem lang (maanden tot > een jaar) in de waterfase verblijven en zo over grote afstand verplaatst kunnen worden.

transport

Beweging waarbij een medium of organisme als vector voor verplaatsing optreedt.

trek

Een gerichte en langdurige verplaatsing tussen twee gebieden die in een zekere regelmaat plaatsvindt door individuen die zich in een bepaalde fysiologische staat bevinden (Dingle 1997).

vagiliteit

Zwerfvermogen.

verbreiding

Zie dispersie.

verplaatsing

Op zichzelf een onbruikbare term waarmee allerlei bewegingstypen kunnen worden aangeduid die een totaal verschillende functie en aansturing hebben.

verspreiding

Een dubbelzinnig term die maar het beste vervangen kan worden door *dispersie* (een proces) dan wel *verspreidingsgebied* (verspreidingspatroon).

verspreidingsgebied

Gebied waarin een soort of populatie voorkomt, ook wel leefgebied of areaal. Vaak zijn er onderverdelingen mogelijk op basis van jaargetijde of ontwikkelingsstadium: broedgebied, opgroeigebied, doortrekgebied, overwinteringsgebied, paaigebied etc. Het verspreidingsgebied is de resultante van het dispersieproces.

Bijlage 2 VERSLAG WORKSHOP BIOGEOGRAFIE NOORDZEE EN KUSTWATEREN

4 december 2001
RIKZ Den Haag

Deelnemers:

- Jaap Graveland	RIKZ Den Haag
- Mariska Harte	RIKZ Den Haag
- Peter (L.) Meininger	RIKZ Middelburg
- Fred Twisk	RIKZ Middelburg
- Willem (F.) Prud'homme van Reine	RU Leiden - Nationaal Herbarium Nederland
- Cees (C.T.M.) Vertegaal	Vertegaal Ecologisch Advies
- Eric (W.M.) Stienen	Instituut voor Natuurbehoud, België
- Jan (P.) Bakker	RUG
- Marc (M.S.S.) Lavaleye	NIOZ
- Tom Ysebaert	NIOO-CEMO Yerseke
- Henk (J.L.) Heessen	RIVO
- Jan Kranenbarg	RIZA
- Joost (T.C.M.) Backx	RIZA
- Mardik (F.) Leopold	Alterra Texel
- Jana Verboom	Alterra Wageningen
- Rogier Pouwels	Alterra Wageningen
- Sietse Bouma	Bureau Waardenburg
- Rob Lensink	Bureau Waardenburg
- Godfried (W.N.M.) van Moorsel	Bureau Waardenburg/ecosub

1 WELKOMSTWOORD, INLEIDING en TOELICHTING op het doel van de workshop door het RIKZ (Jaap Graveland en Mariska Harte)

Jaap Graveland zette kort achtergrond, doel en opzet van het project uiteen. De sheets van deze presentatie zijn bijgevoegd in bijlage 1 van dit verslag.

Rijkswaterstaat geeft ca. 25 miljoen Euro per jaar uit aan ecologische herstelmaatregelen: het Programma *Inrichting en Herstel*. In het kader van WONS (Werkstructuur Onderzoek Natte Sector), een onderzoeksprogramma betaald door het Hoofdkantoor van RWS, wordt ondersteunend ecologisch onderzoek gedaan voor het uitvoeringsprogramma.

Belangrijke vragen voor de uitvoering van herstelprojecten zijn: waar kan het project het beste worden uitgevoerd, en hoe snel zullen de beoogde soorten het ontwikkelde gebied koloniseren? Inzicht in de snelheid van vestiging is wenselijk om het resultaat van een project goed te kunnen beantwoorden. Immers, een soort kan ergens niet verschijnen omdat de abiotische condities ter plekke niet goed zijn, of omdat de soort het gebied (nog) niet heeft kunnen bereiken. Om deze vragen goed te kunnen

beantwoorden is inzicht nodig in het mogelijke belang van de ruimtelijke rangschikking van gebieden op de vestiging in een specifiek gebied. In zoute en brakke wateren werd daar nog geen aandacht aan gegeven, op het land (metapopulatiestudies van Alterra) en in de zoete wateren (netwerkstudies in rivierengebied van RIZA/Alterra) wel. Voor zoute wateren werd verondersteld dat ruimtelijke rangschikking binnen Nederland (inclusief het Nederlandse Continentale Plat) geen issue was, omdat organismen aangepast zouden zijn aan de dynamische milieus en omdat water een goed transportmedium zou zijn. Dat zijn echter hypothesen.

In 1999 is daarom een onderzoek gestart naar het belang van ruimtelijke rangschikking van gebieden voor het voorkomen van organismen in een bepaald gebied. Het onderzoek valt in twee delen uiteen: een gedetailleerde metapopulatiestudie aan Strandplevier en Bontbekplevier in het Deltagebied, en een breed literatuuronderzoek gericht op 'alle' soorten in zoute en brakke wateren. Het onderzoek aan de plevieren bestaat uit een veldstudie aan gekleurde individuen en de ontwikkeling van een individu-gebaseerd ruimtelijk expliciet metapopulatiemodel. Er is voor deze plevieren gekozen, omdat de populaties worden bedreigd, de vogels individueel gemerkt kunnen worden waardoor dispersie goed in kaart is te brengen en er al veel noodzakelijke populatiebiologische gegevens zijn of worden verzameld via andere projecten. De resultaten zullen gebruikt worden om alternatieve inrichtingsscenario's door te rekenen op hun effect op de plevierenpopulaties.

Het literatuuronderzoek, het onderwerp van de workshop, heeft als doel te inventariseren welke soortgroepen gevoelig zijn voor de ruimtelijke rangschikking van gebieden, op welke ruimteschaal dat speelt, door welke eigenschappen van de soorten of de omgeving dat wordt bepaald en, last but not least, wat voor informatie voorhanden is om voorgaande vragen te beantwoorden. In het ideale geval zou deze studie uitmonden in kwantitatieve vuistregels zoals: a) het heeft geen zin om project x voor soort s in de Oosterschelde uit te voeren, omdat het naar verwachting minstens vijftig jaar duurt vóór de soort de Oosterschelde bereikt vanuit bestaande bronpopulaties; b) om er voor te zorgen dat soort s zich binnen vijf tot tien jaar (een gebruikelijke termijn om project te evalueren) in een natuurontwikkelingsgebied vestigt, dient dit gebied zich niet verder dan 50 km van de bronpopulatie te bevinden.

Vanwege de breedte van het soortenspectrum en van mogelijke ruimtelijke en ecologische barrières is dat natuurlijk onmogelijk voor het gehele soortenspectrum. Bovendien was duidelijk dat er weinig kwantitatieve gegevens zijn, met name over dispersie. Het is ook niet zo bezwaarlijk als de studie grotendeels globaal is: ruimtelijke rangschikking wordt nu vrijwel niet meegenomen in de overwegingen rond ecologisch herstel, dus 'alle beetjes helpen'.

Deze studie zal dus veel globaler zijn dan de plevierenstudie. Anderzijds moet deze studie niet zo globaal zijn dat ze alleen leidt tot kwalitatieve uitspraken en open deuren als: 'vogels zijn minder gevoelig voor ruimtelijke rangschikking dan planten omdat vogels kunnen vliegen'. De verwachting was dat er voor een aantal soorten wel relevant kwantitatief materiaal beschikbaar is over dispersieafstanden e.d.

2 PRESENTATIE VAN HET CONCEPTRAPPORT door Bureau Waardenburg

(Godfried van Moorsel, Sietse Bouma en Rob Lensink)

De PowerPoint presentatie is bijgevoegd in bijlage 2 van dit verslag.

3 DISCUSSIE OVER DE INHOUD VAN HET CONCEPTRAPPORT

3.1 Algemeen

In eerste instantie werd in drie afzonderlijke groepen gediscussieerd over de inhoud van het conceptrapport (hierbij werden de deelnemers ingedeeld aan de hand van hun expertise). De groepen waren:

- Groep 1: Hogere planten en wieren
- Groep 2: Macrobenthos en vissen
- Groep 3: Vogels en zeezoogdieren

Na deze afzonderlijke groepsdiscussies vond er een plenaire terugmelding plaats, waarbij de resultaten en discussiepunten van de verschillende groepen gezamenlijk werden besproken. Aan het einde van deze plenaire terugmelding zijn alle resultaten samengevat in een aantal “hoofdisues”.

3.2 Resultaten afzonderlijke groepsdiscussies

Groep 1: Hogere planten en wieren

Gezien de doelstelling van het project (de informatie gebruiken bij herstel- en ontwikkelingsprojecten en effectstudies) is het van belang om te bepalen welke soort(groep)en problemen zouden kunnen hebben met hun verspreiding. Om hier achter te komen zouden alle soorten van kwelders en schorren en van zandige kusten opgenomen moeten worden in het rapport. Dit is overigens niet veel werk, want in Nederland gaat het slechts om een beperkt aantal soorten. Door de soorten op te nemen in een tabel, waarbij kort een aantal facetten van de *life history traits* (reproductie, overleving en dispersie van de soort) genoemd worden, zoals de levensduur van de zaden, de levensduur van de ouderplant, de zaadproductie (o.a. aantal), het drijfvermogen van de zaden en de kiemkracht van de zaden, zijn de soorten in te delen in groepen met gelijke dispersie strategieën en is eenvoudig af te leiden welke soort(groep)en problemen zouden kunnen hebben met hun verspreiding. Bovendien komen aan de hand van deze tabel meteen de kennisleemten aan het licht.

Bij de soortkeuze zou de “gidssoorten benadering” van het RIZA gevolgd kunnen worden. Hierbij worden representatieve soorten voor een bepaald type natuur geselecteerd aan de hand van een aantal filters, zoals de soortgebonden versnipperingsgevoeligheid, de relevantie van een soort voor het gebied, de

vertegenwoordiging van specifieke ecotopen of ecotoopgroepen en de beschikbare kennis over de soort.

Bij de geografische verspreiding van soorten dient tevens rekening gehouden te worden met de **dynamiek van het landschap** (soms worden gebieden door successie na een bepaalde periode ongeschikt voor een bepaalde soort) en **competitie** tussen soorten binnen en tussen verschillende hoofdgroepen (wanneer hard substraat bezet wordt door mosselen zullen wieren zich daar bijvoorbeeld niet meer kunnen vestigen). Voor het beheer is deze informatie van belang om in te schatten of de te verwachten ontwikkelingen gewenst zijn.

Concrete opmerkingen

Prud'homme van Reine:

- We weten nog maar heel weinig van wieren.
- Volgens een Europese richtlijn moet elk land in verband met de waterkwaliteit nu ook de "Other aquatic Flora" monitoren. Daarvoor zullen wel mensen opgeleid moeten worden om o.a. zeewieren juist te determineren. In dat geval kan het ook mogelijk worden om moeilijker te onderscheiden soorten, zoals *Ceramium* en *Polysiphonia* in biogeografische studies binnen Nederland op te nemen.

Jan Bakker:

- Deze studie focust zich op mogelijke beperkingen in de dispersie, maar ook het tegenovergestelde is van belang. Sommige soorten komen ergens zo snel, en breiden zich zo snel uit, dat de vestigingskans voor andere organismen daardoor afneemt (competitie binnen en tussen soort(groep)en). Dus ook de zeer snelle vestiging van sommige soorten is relevant om mee te nemen.
- Er bestaat een database met *life history traits* over hogere planten. Deze gegevens zijn eenvoudig te verkrijgen en zullen aan Jan Reitsma geleverd worden.

Groep 2: Macrobenthos en vissen

Keuze soort (groep)

Macrobenthos

De keuze voor de soortgroepen is niet voldoende expliciet onderbouwd vanuit de doelstelling en opzet van de studie. Soorten zijn nooit representatief voor een groep, maar moeten gezien worden als voorbeeld. Gesuggereerd wordt om bij de keuze van soortgroepen meer rekening te houden met:

- Ruimte- en tijdschalen
- r-K strategieën
- functionele groepen
- doelstelling

Bij toepassing van de resultaten (natuurontwikkeling, m.e.r.-studies) kan het echter ook gewenst zijn om als ingang meer aan te sluiten op het biotoop (litoraal/sublitoraal, hard/zacht, estuariën/kustzone/Noordzee).

Bij de soortengroep 'estuariën hard litoraal' en 'estuariën hard sublitoraal' kan de toevoeging estuariën worden weggelaten.

Vis

De indeling van functionele groepen bij vis (met o.a. als onderbouwing de zouttolerantie) is een goed uitgangspunt.

'Uitgestorven' zou geen criterium moeten zijn om een soort (bv. Steur) weg te laten. Een analyse van de factoren die tot uitsterven hebben geleid kan van belang zijn om herhaling bij andere soorten in de toekomst te voorkomen. Bovendien kun je bij de Steur nog aan herintroductie denken.

Algemeen

Uiteindelijk leidt de keuze voor één soort per soortengroep altijd tot een voorbeeld. Er bestaat niet zoiets als één representatieve soort voor een biotoop. Gesuggereerd wordt om ook een echt kortlevende soort mee te nemen, met meerdere generaties per jaar. Om een indruk te krijgen van het scala aan mogelijkheden dient meer dan één soort meegenomen te worden. Dit geldt overigens ook voor modellen.

Drie belangrijkste bepalende factoren:

- Levenstrategie (r-K, reproductieve strategie)
- Ouderpopulatie grootte (*source*) en beschikbaarheid
- Dispersievermogen (klein en groot)

Aanbeveling: genetische technieken, studie naar de uitbreiding van exoten en het uitrusten met zenders (m.n. bij vissen) leveren zinvolle aanwijzingen op over dispersie. Er wordt daarom sterk aanbevolen om dit type onderzoek uit te voeren.

Groep 3: Vogels en zeezoogdieren

Vogels

Omdat het rapport voor het onderdeel vogels ten tijde van de workshop in zeer beperkte mate was ingevuld, is in deze groep minder gesproken over soorten en meer over processen. In dat kader is het proces dispersie en daaraan gekoppeld plaatstrouw het belangrijkste gevonden.

Dispersie is bij vogels een Poisson-verdeling met een groot aandeel in de korte afstand en een zeer klein aandeel in de grote afstanden: veel vogels verplaatsen zich over een kleine afstand tot de bronpopulatie, minder over een grote afstand, en enkelen kunnen ook op een zeer grote afstand worden teruggevonden. Dit wordt *plaatstrouw* genoemd. De verdeling van first-time-breeders heeft een langere (en dikkere) staart dan van second-time-breeders, oftewel: vogels die voor het eerst gaan broeden verspreiden zich over het algemeen meer tot op grotere afstanden dan de vogels die al in het broedgebied hebben gebroed. Onder kolonievogels zou de kolonie zelf ook een entiteit met een dispersie curve kunnen zijn: afsplitsingen of verhuizingen van een kolonie

(second-time-breeders) kunnen zich over grote afstand afspelen en zijn vanwege het grote aandeel oudere vogels vaak succesvol.

De dispersie-afstand van broedvogelsoorten lijkt op de schaal van de Nederlandse kustzone geen beperkende factor, maar deze inschatting dient wel met ringgegevens onderbouwd te worden. Alleen op basis van deze gegevens is te achterhalen of en in welke mate er uitwisseling kan bestaan tussen de Waddenzee en de Delta.

Ook voor niet-broedvogels lijkt dispersie-afstand geen beperkende factor, al kennen sommige soorten wel degelijk plaatstrouw, met als meest sprekende voorbeeld de Eidereend. Deze soort sterft in de westelijke Waddenzee massaal door voedselgebrek, terwijl in de oostelijke Waddenzee volop voedsel is. Waarom de soort de mosselen in de Oosterschelde niet exploiteert, is in dit verband een even zo groot raadsel.

Gedragsveranderingen in een soort zijn een onvoorspelbaar fenomeen, maar kunnen grote gevolgen hebben voor de verspreiding. In dit verband is de kolonisatie van de kustgebieden door Aalscholvers illustratief (van zoet naar zout). De verhuizing van de Lepelaar van de zoete moerasgebieden naar de zoute en brakke kwelders, alsmede de bijbehorende toename waren niet voorzien.

Koloniegrootte op een bepaalde plek kan bepaald worden door habitataanbod of voedsel. Inzicht in bepalende factoren is van belang voor beoordeling van (effecten van) plannen. Wanneer voedsel namelijk de bepalende factor is, is het aan te raden een nieuw gebied alleen daar aan te leggen waar voldoende voedsel aanwezig is. In dat geval is dan ook inzicht nodig in de foerageerstanden vanuit de kolonie. Wanneer habitat de bepalende factor is, is het aan te raden een nieuw gebied zo dicht mogelijk aan te leggen bij het brongebied.

Conclusies van groep 3

In het kader van herstel- en ontwikkelingsprojecten zijn alle relevante zee- en kustvogelsoorten binnen afzienbare tijd langs de hele Nederlandse kust te verwachten (ervan uitgaande dat het habitat en voedselaanbod geschikt zijn). Hierbij is overigens wel de populatiefase (groei of afname) van belang. Als een populatie al aan het afnemen is door factoren in het broedgebied (bijvoorbeeld door predatiedruk of afname van geschikt habitat) is de kans dat een nieuw gebied gekoloniseerd wordt veel kleiner dan wanneer de populatie groeit en de hoeveelheid beschikbaar habitat en het voedselaanbod niet beperkend zijn. Daarnaast komen niet alle soorten even snel op een bepaalde plek en kan concurrentie een reden zijn waardoor een bepaalde soort niet op een zekere locatie terecht kan komen. Als voorbeeld kan genoemd worden de concurrentie tussen meeuwen en sterns.

Het valt te overwegen om Rotgans (herbivoor), Noordse Stormvogel (pelagisch) en Eidereend ook als soort op te nemen; laatstgenoemde mogelijk als alternatief voor de Zwarte zee-eend.

Het verhaal zal meer dan tot nu toe een procesbenadering moeten krijgen. Er zal meer ingezoomd worden op de processen die leiden tot een bepaald verspreidingspatroon.

Zeezoogdieren; opmerkingen bij rapport

De conclusies voor de zeezoogdieren dienen herzien te worden. Het stuk is namelijk te veel toegespitst op het habitat en zal meer over dispersie moeten gaan.

Zeehonden zijn het hele jaar afhankelijk van ligplaatsen, hebben een ruime voedselkeus (opportunisten) en zijn niet afhankelijk van fronten.

Een mogelijke barrière kan gevormd worden door de bouw van windparken in de migratieroutes tussen Wadden en Delta. Een deel van de vrouwelijke dieren die in Zeeland verblijven migreert naar de Waddenzee om daar jongen te werpen; vermoedelijk vanwege een te grote onrust in het Zeeuwse.

3.3 Hoofdissues

Bij de keuze voor soortgroepen en soorten is het van belang welke criteria gehanteerd worden. In deze studie zouden de verschillende *life history traits* van soorten een belangrijk criterium moeten zijn. Deze benadering is een betere benadering dan de benadering van r- en K-strategie, omdat de *life history traits* benadering breder is en meer specifieke kenmerken (bij zaden bijvoorbeeld drijfvermogen, gewicht, levensduur) omvat. Daarnaast is het criterium of een soort een gidssoort is in deze studie van belang. In de "gidssoorten benadering" (RIZA) wordt naast de *verschillende life history traits* namelijk tevens rekening gehouden met een aantal belangrijke andere criteria, zoals beleidsrelevantie van soorten, beschikbaarheid van informatie en de vertegenwoordiging van specifieke ecotopen of ecotoopgroepen. Daarnaast zijn ruimte- en tijdschalen en functionele groepen belangrijke criteria die meegenomen dienen te worden bij de keuze voor soortgroepen en soorten.

Het doel van het project bepaalt in belangrijke mate welke criteria gehanteerd zouden moeten worden. Het doel van dit project is tweeledig. In de eerste plaats zal de informatie gebruikt worden bij de eventuele locatiekeuze voor projecten in de Noordzee. Daarnaast dient de informatie om het vestigingsproces van soorten bij herstel- en ontwikkelingsprojecten te kunnen beoordelen. Voor het beoordelen van het vestigingsproces en de locatiekeuze is het van belang om soorten te kiezen met uiteenlopende *life history traits*. Op deze manier kan inzicht verkregen worden in de snelheid van kolonisatie.

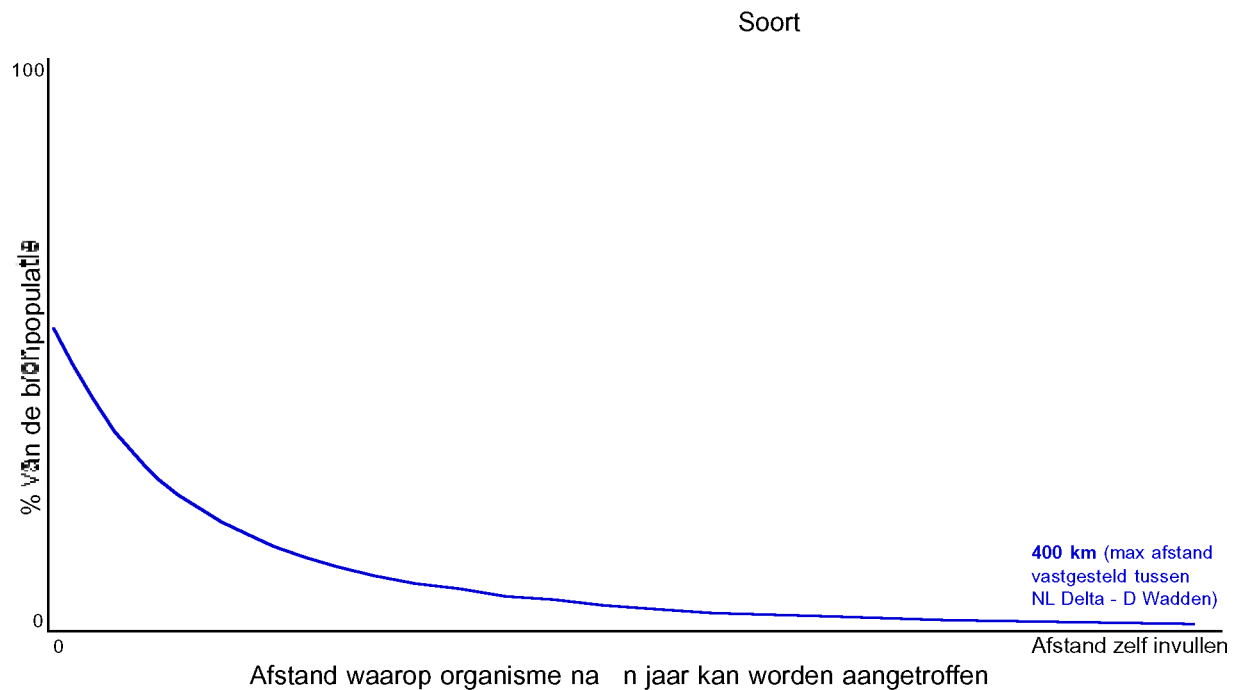
• KENNIS VERTALEN NAAR CIJFERS: DISPERSIECURVES EN TIJDTABELLEN

Belangrijke vragen voor de uitvoering van herstelprojecten

- Waar kan het project het beste worden uitgevoerd, en

- Hoe snel zullen de beoogde soorten het ontwikkelde gebied koloniseren?
- Inzicht in de mogelijkheid en snelheid van vestiging is wenselijk om het resultaat van een project goed te kunnen beantwoorden. Om deze redenen hebben we in de workshop getracht globale regels te formuleren door het invullen van afstandcurves en tijdstabellen (fig. 1 en 2).

Figuur 1: Afstandcurve, voorbeeld geeft afstandcurve voor Strandplevier weer.



Stel: er worden herstelprojecten uitgevoerd gericht op een betreffende soort.
Hoe lang (in jaren) duurt het voordat de soort uit zichzelf in de aangegeven gebieden verschijnt?

- 1: Een binnendijks natuurontwikkelingsproject langs de Westerschelde
- 2: Een kerf ten zuiden van Zandvoort
- 3: Kwelderontwikkeling buitendijks NoordoostFriesland
- 4: Een zeereservaat van op ca 10 km uit de kust ter hoogte van Egmond

[illegible]

de dichtheid in en de grootte van de bronpopulatie, het dispersiemechanisme, aanwezigheid van deelleefgebieden (broed- én foerageergebied, kraam- én paaiplaats), het seizoen waarin het project gerealiseerd wordt, de overheersende richting en snelheid van de zeestroming (planten en benthos), concurrentie door al gevestigde soorten en heel belangrijk: het toeval. Voor snelle kolonisators (waarvoor de Hollandse kust één metapopulatie vormt) geldt, dat deze binnen één jaar overal te verwachten zijn. Voor langzame kolonisators speelt het toeval een grote rol.

Voor hogere planten geldt, dat na één jaar 50% van de individuen van de bronpopulatie zich kunnen vestigen op een afstand van 10 tot 100 meter van de bronpopulatie. Zo'n 10% van de bronpopulatie lijkt te kunnen dispergeren over een afstand van 100 tot 1000 km. Het wordt echter moeilijk en niet informatief bevonden om deze curve te maken, omdat na één jaar alleen pioniersoorten verschijnen die of makkelijk verspreiden of al in de grond aanwezig zijn. Vestiging is sterk afhankelijk van successie.

Voor wien geldt dat 50% van de individuen van de bronpopulatie na één jaar, afhankelijk van de stroomrichting en -snelheid, afstanden van tientallen kilometers kunnen overbruggen.

Ook voor benthos geldt, dat de afstand in één jaar afhankelijk is van het dispersiemechanisme (larvaal en adult) en het stromingspatroon. Ook hierbij worden afstanden van tientallen tot 100 km genoemd.

Voor vis worden afstanden van 10 km voor roggen (maximale afstanden van 30-50 km) en 100 km voor bot genoemd (maximale afstanden van 200-300 km).

Voor vogels wordt vermeld, dat voor de meeste soorten de hele Nederlandse kustzone één metapopulatie vormt en dat de soorten zich binnen een jaar overal zouden kunnen vestigen. Dit is echter sterk afhankelijk van de toestand van de bronpopulatie en de

locaties van andere broedkolonies (concurrentie). Als voorbeelden worden de Grote stern en de Strandplevier genoemd. Grote sterns uit Zeebrugge disperseerden naar Griend en sloegen potentiële broedgebieden in de Zeeuwse Delta over. Uit ringgegevens lijkt de Strandplevier sterk plaatstrouw te zijn. Een enkele vogel heeft zich van de Zeeuwse Delta naar het Waddengebied verplaatst (ruim 400 km), maar vrijwel alle individuen blijven binnen 150 km van de bronpopulatie.

Uitspraken over hoe lang het in jaren duurt voordat een soort op een bepaalde plek verschijnt zijn (zie voor locaties figuur 2):

Soort/Locatie	1	2	3	4
Gemiddelde kweldersoort	5			
Vloedmerk- en sommige kweldersoorten		2		
Kweldersoorten			5	
Hogere planten				Nooit
Zeegras (<i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i>)	?	Nooit	Nooit?	Nooit
Zeeraket (<i>Cakile maritima</i>)	1	1	1	1
Lamsoor (<i>Limonium vulgare</i>)	3	1	1	Nooit
Zeekool (<i>Crambe maritima</i>)	1-2	3-4	Nooit	Nooit
Blaaswier (<i>Fucus vesiculosus</i>)	Nooit	Nooit	?	3-4
Japans bessenwier (<i>Sargassum muticum</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	5
Kleine zee-eik of Platwier (<i>Fucus spiralis</i>)	Nooit	Nooit	3-4?	2
Suikerwier (<i>Laminaria saccharina</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	10-15
<i>Sphacelaria plumigera</i>	Nooit	Nooit	Nooit	Nooit
Schorpioenwier (<i>Bostrychia scorpioides</i>)	Nooit	?	3-4	Nooit
Iers mos (<i>Chondrus crispus</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	1-2
Kokkel (<i>Cerastoderma edule</i>)	1	1	Nooit	Nooit
Wadslak (<i>Hydrobia ulvae</i>)	1	?	1	Nooit
Alikruik (<i>Littorina littorea</i>)	?	?	1	Nooit
Wulk (<i>Buccinum undatum</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	10
Paling (<i>Anguilla anguilla</i>)	1?	Nooit	1?	
Steur (<i>Acipenser sturio</i>)	Nooit	Nooit	>20	>20
Haring (<i>Clupea harengus</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	1
Rog (<i>Raja clavata</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	15-30
Schol (<i>Pleuronectes platessa</i>)	Nooit	1	Nooit	1
Dwergstern (<i>Sterna albifrons</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	1
Kleine mantelmeeuw (<i>Larus graellsii</i>)	Nooit	Nooit	?	1-3
Grote stern (<i>Sterna sandvicensis</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	1-3
Strandplevier (<i>Charadrius alexandrinus</i>)	1	Nooit	Nooit	Nooit
Scholekster (<i>Haematopus ostralegus</i>)	1	1	3	?
Lepelaar (<i>Platalea leucorodia</i>)	5-10	Nooit	Nooit	Nooit
Bruinvis (<i>Phocoena phocoena</i>)	Nooit	Nooit	Nooit	1?

Tot slot wordt vermeld, dat dit soort kennis heel goed te modelleren is.

Intermezzo

Het bouwen van een toolbox voor ruimtelijke analyses van een landschap (toelichting door Jana Verboom en Rogier Pouwels van Alterra)

Door Alterra is een model ontwikkeld, genaamd LARCH, welke met behulp van verschillende applicaties (onder ander LARCH-rivier en LARCH-scan) inrichtingsplannen met elkaar kan vergelijken, wat betreft de ruimtelijke samenhang van ecotopen. Het model is ontworpen op het concept van ecologische netwerken. Ecologische netwerken treden in werking als leefgebieden gescheiden zijn van elkaar (versnippering). Het idee achter ecologische netwerken is, dat een samenhangend geheel van kleine leefgebieden van een soort evengoed kan voldoen aan de ruimtebehoefte van die soort als een groot gebied.

Het model is met tot nu toe ontwikkeld voor terrestrische ecosystemen en rivieren. Waarschijnlijk kan het ook toepasbaar worden gemaakt voor mariene ecosystemen. Belangrijk in het model is dat bij de verspreiding van soorten op verschillende schaalniveaus gekeken kan worden (bijvoorbeeld van een zeedijk tot heel Europa). Uit het model is gebleken, dat er een positieve relatie bestaat tussen de oppervlaktebehoefte van een soort om een minimale populatie in stand te houden en de dispersiecapaciteit van een soort. Een belangrijke stap in de ontwikkeling van een dergelijk model is de soortenkeuze. Er dient een set indicatorsoorten te worden gekozen die representatief is voor een grotere groep soorten. Ter illustratie wordt tabel 2 getoond.

Tabel 2. Uit: R.Pouwels, N. Geilen & R. Jochem 2001. LARCH-rivier: evaluatiesysteem voor de ecologische netwerkfunctie van rivieren. RIZA/Alterra, Arnhem/ Wageningen.

Voorbeelden van ecologische profielen voor versnipperinggevoeligheid van habitat. Elk ecologisch profiel is een andere combinatie van het benodigde oppervlakte voor een sleutelpopulatie en het dispersievermogen van een soort (naar Vos et al. 2001).

dispersie vermogen benodigd oppervlak habitat	↔	↔↔	↔↔↔
	- Hoog uitsterfrisico - Weinig kolonisatievermogen <i>Meest gevoelig voor versnippering habitat (bijv. boomkikker)</i>	- Hoog uitsterfrisico - Middelmatig kolonisatievermogen	- Hoog uitsterfrisico - Groot kolonisatievermogen <i>(Bijv. grote vogels)</i>
	- Middelmatig uitsterfrisico - Weinig kolonisatievermogen	- Middelmatig uitsterfrisico - Middelmatig kolonisatievermogen	- Middelmatig uitsterfrisico - Groot kolonisatievermogen
	- Laag uitsterfrisico - Weinig kolonisatievermogen	- Laag uitsterfrisico - Middelmatig kolonisatievermogen	- Laag uitsterfrisico - Groot kolonisatievermogen <i>Minst gevoelig voor versnippering habitat (bijv. oeverloper)</i>

5 HOE VERDER?

In de middag is in de drie afzonderlijke groepen gediscussieerd over de verdere ontwikkeling (wat zijn de kennisleemten en hoe kunnen deze verder ingevuld worden?) en de toepassing van deze kennis. Hieronder volgen de resultaten weer per groep.

Groep 1: Hogere planten en wieren

Om te komen tot een soortkeuze had voor dit project in een voorstadium een analyse gedaan moeten worden van soorten en soortgroepen, waarbij dispersieproblemen te verwachten zijn.

Gesuggereerd wordt een tabel op te stellen met het gros van soorten van kwelders en zandige kust, met kenmerken m.b.t. zaadverspreiding.

Er zou een inventarisatie uitgevoerd moeten worden van reeds uitgevoerde herstel- en ontwikkelingsprojecten en van de resultaten van die projecten voor zover bekend (grijze literatuur?). Vragen die dan beantwoord zouden kunnen worden zijn: Welke soorten komen er voor en hoe snel zijn deze soorten er gekomen? Welke soorten komen er niet voor? Zijn er verschillen in de *life history traits* van soorten die wel voorkomen en van soorten die niet voorkomen? Aan de hand van deze informatie kunnen beheersmaatregelen opgesteld worden om bepaalde ontwikkelingen te stimuleren, dan wel te remmen.

Groep 2: Macrobenthos en vissen

Leemten in Kennis

Dispersiemechanismen

Er is nog veel onbekend in relatie tot dispersie:

lengte larvale fase e.d. (in het veld)

tijdstip van reproductie (voor sommige algemene macrobenthossoorten ontbreken zelfs nog gegevens over de voortplantingsperiode)

Populatie

Vergeleken met organismen op het land is er bij macrobenthos nog relatief veel onbekend over *life history traits*. De rol van dynamiek wordt weerspiegeld in de levenstrategie van veel soorten uit estuaria en de kustzone (weinig K-strategen). De levenswijze van veel macrobenthossoorten (als adult niet mobiel – voortplanting door middel van pelagische larven) is zodanig, dat het de vraag is of bestaande modellen voor landpopulaties hier zonder meer mee uit de voeten kunnen. Alvorens kennis kan worden toegepast in modellen moet eerst duidelijk zijn wat in zee wordt bedoeld met een begrip als een (stabiele) (meta-)populatie en een *minimal viable population*.

Toepassing

De bovengenoemde leemten in kennis vragen om invulling alvorens bepaalde toepassingen mogelijk zijn.

Toepassing van de kennis bij natuurontwikkelingsprojecten

Bij natuurontwikkeling in en aan zee dient rekening te worden gehouden met dispersiemechanismen. Een duurzame populatie is alleen aanwezig indien geregeld verjonging plaatsvindt. Bij soorten met een beperkte dispersiecapaciteit kan een gebied van enkele tientallen vierkante meters al volstaan. Voor soorten die afhankelijk zijn van de aanvoer van larven moet vaak worden uitgegaan van een ruimtelijke schaal van minstens enkele tientallen kilometers.

Voor de Stekelrog met zijn beperkte dispersie (plaatstrouw) zijn er mogelijkheden voor herstel, maar bij een beschermd gebied dient wel een deel van de kustzone betrokken te worden.

Groep 3: Vogels en zeezoogdieren

Van alle relevante soorten is de geschiedenis van vestiging, toename, afname, enz. van de afgelopen eeuw goed gedocumenteerd. Hierdoor is er een goede basis om de geschiedenis tot nu toe na te rekenen (validatie modellen) en gereedschap voor effectvoorspellingen te ontwikkelen.

Er zijn ook voldoende wiskundige modellen beschikbaar om populaties in ruimte en tijd te modelleren; alsook om de eventuele gevolgen van ruimtelijke ingrepen op het populatie(netwerk) te voorspellen. Kust- en zeevogels vormen in het zuidelijk deel van de Noordzee mogelijk één metapopulatie; enkele soorten (bijvoorbeeld Dwergstern) zouden een uitzondering kunnen zijn.

Van de meeste kustbroedvogels is in de afgelopen decennia veel informatie verzameld over relevante populatieparameters als reproductie, overleving en dispersie. Voor een aantal soorten zijn de gegevens uitgewerkt en gepubliceerd (in rapporten) voor andere soorten zitten de basisgegevens in PC's en zullen bewerkt moeten worden. Veldwerk lijkt derhalve niet meer nodig.

Het blijft voorlopig een verrassing wanneer Kuifaalscholver, Noordse stormvogel en Drieteenmeeuw zich (definitief) in Nederland zullen vestigen.

Van zeehonden is eveneens voldoende materiaal aanwezig om modellen te valideren en daarna te gebruiken voor effectvoorspellingen en dergelijke.

6 EVALUATIE OPZET EN UITVOERING VAN DE WORKSHOP

Het gevoel bij veel experts was dat veel discussies van de dag ongericht waren, omdat de doelstelling van de workshop van tevoren niet voldoende duidelijk was.

Deelnemers aan workshop gaven aan dat de inleidingen 's morgens de zaak goed verduidelijkt hadden. We hadden echter de onderwerpen misschien meer moeten beperken. Maar dat had ook weer nadelen gehad. Deze studie was een eerste brede inventarisatie. Er is veel boven water gekomen dankzij deze brede aanpak.

De conceptteksten van de afzonderlijke hoofdgroepen hadden eerst becommentarieerd moeten worden door de verschillende experts voordat het als conceptrapport naar de deelnemers van de workshop verstuurd werd.

De workshop was bedoeld om suggesties en ideeën naar voren te brengen. In overleg met de opdrachtgever zal worden bepaald welke suggesties wel en welke niet overgenomen zullen worden.

Bureau Waardenburg, 7 februari 2002

Workshop Belang ruimtelijke rangschikking voor ecologie

4/12/1

Aanleiding

- ¥ Ruimtelijke rangschikking geen issue bij effectstudies en herstelmaatregelen
- ¥ Herstelmaatregelen: 50 M€/jr
- ¥ Voorbeelden
- ¥ Onderzoek i.o.v. HK, RDs
- ¥ Wat, hoe ? (habitateisen, morfologie)
- ¥ Niet: waar?
- ¥ En ook niet: hoe snel?

ws RUIMSAM 041201

1

Zee is continuüm en organismen zijn aangepast aan dynamische milieu s

Tegenvoorbeelden

- ¥ Vislarventransport
- ¥ Zalm
- ¥ Hvp s-foerageergebieden steltlopers
- ¥ Broedplaats-foerageergebied kustbroedvogels
- ¥ Noordzeedagen

ws RUIMSAM 041201

2

Onderzoek

- ¥ (meta)populatiestudie plevieren: t.b.v. beheersadvies herstel (RIKZ, SOVON, DPM)
- ¥ Studie alle soortgroepen: literatuur, interviews, expert meeting (BUWA e.a.): eerste stap naar ruimtelijke scenario-analyses (LARCH e.a.)
- ¥ Vestigingssnelheid op platen/geulen (RIZA)

ws RUIMSAM 041201

3

Workshop: wat willen we bereiken?

- ¥ Spanning tussen vraag en aanbod
- ¥ Maar: er zijn meer variabelen
- ¥ En: nu ruimtelijke rangschikking geheel niet meegenomen
- ⇒ globale kennis soms al voldoende verbetering
- ¥ Minimaal: aanvullingen rapport
- ¥ Maximaal: vuistregels m.b.t. vestigingsafstand en -snelheid voor soortgroepen, opzet aanvullend onderzoek

ws RUIMSAM 041201

4

Deze workshop

Opzet

- ¥ Hele keten van kennis naar toepassing door
- ¥ Confrontatie kennis en beheervragen
- ¥ Toepassing (ruimtelijke modellen), aanvullend onderzoek
- ¥ Bespreking rapport
- ¥ Oefening in operationaliseren kennis
- ¥ Vervolg: toepassing, aanvullend onderzoek

ws RUIMSAM 041201

5



Biogeografie Noordzee en kustwateren

- ¥ Dr. G.W.N.M. van Moorsel
- ¥ Drs. S. Bouma
- ¥ Drs. A.J.M. Meijer
- ¥ Ir. R.H. Witte
- ¥ Drs. M. Poot
- ¥ Drs. Ing. R. Lensink
- ¥ Ir. J.M. Reitsma
- ¥ Drs. G.C.W. van Beek

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

Opbouw presentatie

- ¥ Achtergrond
- ¥ Doelstelling en uitgangspunt
- ¥ Definitiestudie (1 oktober 2001)
- ¥ Toelichting conceptrapport
 - methoden
 - resultaten per hoofdgroep

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

Achtergrond

- ¥ Projecten: o.a. Maasvlakte 2, slufteerdepot, windturbineparken, vliegveld in zee
- ¥ RWS: WONS (Werkstructuur Onderzoek Natte Sector), project *ruimtecol*
- ¥ MER: verandering in milieuparameters & gevoeligheid organismen en factoren
- ¥ het geografisch effect wordt vaak onderbelicht

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

Doelstelling

Beantwoording van de volgende vragen:

- ¥ Voor welke soort(groep)en in en op de Noordzee en de Nederlandse kustzone is de geografische positie van (deel)leefgebieden van belang voor het voorkomen van deze organismen?
- ¥ Op welke ruimtelijke en temporele schaal speelt deze materie?

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

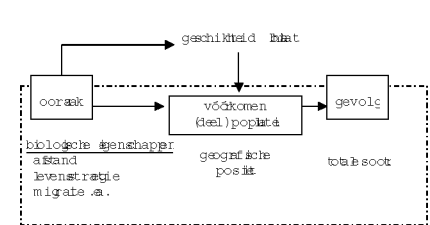
Uitgangspunt

- ¥ Deze studie probeert de aanwezigheid van soorten niet te verklaren vanuit de abiotische kwaliteit van de omgeving; aangenomen wordt dat aan de habitateisen van een soort wordt voldaan

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

Kader van de studie



Het onderzoek heeft betrekking op het deel binnen de gestippelde box.

Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2001

Definitiestudie

¥ Ruimte- en tijdsschalen

Ruimte: minimaal enkele km's

Tijd: vijf tot enkele tientallen jaren

¥ Afbakening studiegebied

zeekant grens van het NCP

landkant in het algemeen de HWL.

De Noordzee en de kustzone, met alle zoute wateren die hiermee in open verbinding staan: Waddenzee, Eems/Dollard, Grevelingenmeer, Oosterschelde en Westerschelde.



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

Definitiestudie

¥ Soortenselectie

6 taxonomische hoofdgroepen

Hogere planten

Wieren

Macroben thos

Vissen

Vogels

Zeezoogdieren

per hoofdgroep

2-6 soortengroepen

per soortengroep n soort

¥ Biologische eigenschappen

geografisch verspreidingsgebied

levensstrategie

dispersie

overig



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

Discussiepunt

- ¥ Welke processen zijn van belang voor de geografische verspreiding van soorten in de Noordzee en kustwateren? (zijn de verschillende mechanismen volledig beschreven?)



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

zeestromingen en watermassa's

Reststromen, watermassa's en fronten in de winter



Reststromen, watermassa's en fronten in de zomer



Reststroom 2-10 km per dag; Maximale getijdenstroom 1-2,5 km/uur



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

Toelichting conceptrapport

Methoden

¥ Literatuurresearch

ASFA van 1978 t/m september 2001 (Silverplatter)

Zoekmachines: Search4science en Scirus
Google: interessante websites

¥ Interviews

RIKZ (Den Haag, Middelburg, Haren)

RIZA (Lelystad, Arnhem)

RIVO IJmuiden

RUG Groningen

NIOZ Texel

NIOO-CEMO Yerseke

Nationaal Herbarium Leiden

Alterra (Texel, Wageningen)

Instituut voor Natuurbehoud Brussel

Vertegaal Ecologisch Advies



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

hoofdgroep 1

hogere planten



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieue

Workshop RIKZ4 edembe200

hogere planten

3 soortengroepen

soorten van ondiep zout getijdenwater

soorten van kwelders en schorren

soorten van zandige kusten

gekozen soort

Groot en Klein zee gras

Klein Slijkgras en
Engels Slijkgras

Zeeraket



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

Conclusies hogere planten

- ¥ Weinig concrete literatuurgegevens over dispersie van plantensoorten langs de Nederlandse kust
- ¥ Praktijk (bv. De Kerf): meeste soorten kunnen zich in potentie makkelijk over tientallen km's verplaatsen
- ¥ Dispersie: zaadverspreiding, losse plantendelen, losraken van ijsschollen en op het strand via het steppenrollermechanisme
- ¥ Voor zeereepsoorten geldt veelal: ze komen overal maar het milieu selecteert. Dit geldt in mindere mate voor soorten van kwelders en schorren, alsmede zee gras



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

Conclusies hogere planten

- ¥ Voor sommige soorten lijkt het stromingspatroon van de Noordzee kolonisatiemogelijkheden te beperken. Bijv.: oostelijke - westelijke Waddenzee, Waddenzee Deltagebied materiaal van Engelse/Ierse kust
- Echter: soms tegengestelde waterbewegingen door bv. weersomstandigheden.
- ¥ Binnen de zeearmen in het Deltagebied weinig tot geen beperkingen voor verspreiding van soorten, afgezien van de door de mens aangelegde dammen (proeven met gekleurde zonnebloempitten in de Oosterschelde)



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

Kennisleemten hogere planten

- ¥ Ontwikkelingen van zee gras: Oorzaken?
- ¥ Weinig informatie omtrent de dispersie van zeegrassen en de vitaliteit van de zaden
- ¥ Afstand waarover zaden van kweldersoorten reizen en hoe de kiemkracht ondertussen blijft
- ¥ Geen referentie in de literatuur naar de verspreiding van zaden door vogels
- ¥ Belang van genetisch onderzoek

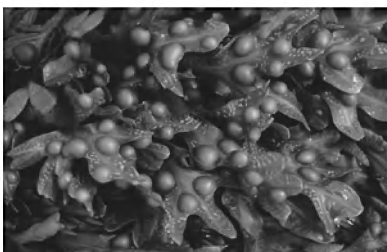


Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

hoofdgroep 2

wieren



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

wieren

2 soortengroepen

litorale wieren

sublitorale wieren

gekozen soort

Blaaswier

Japans bessenwier



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 oktober 2011

Conclusies wieren

(nog nader uit te werken)

- ¥ Wieren komen voornamelijk langs de randen van de Noordzee voor (hard substraat en licht)
- ¥ Wieren kunnen zich over grote afstanden verspreiden d.m.v. de zeestroming: eigen drijfvermogen (drijfblazen), vasthechting aan drijvende substraten
- ¥ Tijdsfactor afhankelijk van stroomsnelheid en afstand tot de kust

Conclusies wieren

- ¥ Aanspoelsels van wieren zijn vaak in goede conditie, waardoor wieren zich snel voort kunnen planten indien nieuw substraat aangeboden wordt
- ¥ Kennisleermenten (nog nader uit te werken)
- ¥ Hoe lang kunnen wieren rond blijven drijven zonder hun reproductiecapaciteit te verliezen?

hoofdgroep 3 macrobenthos



macrobenthos

6 soortengroepen

wad/estuariën litoraal
wad/estuariën sublitoraal
estuariën hard litoraal
estuariën hard sublitoraal
Noordzee kustzone
Noordzee offshore

gekozen soort

Nonnetje
Gamaal
Purperslak
Zeeanjer
Halfgeknotten strandschelp
Noordkromp

Conclusies macrobenthos

- ¥ Tegenwoordig ontstaat steeds meer het besef dat voor het voorkomen van soorten - naast lokale habitatfactoren - ook dispersiemechanismen van belang zijn.
- ¥ Dispersiemechanismen gaan vaak verder dan de traditionele larviale fase. Additionele mechanismen:
 - vastgehecht aan drijvende voorwerpen
 - pelagisch (tread- en byssusdrift)
 - demersaal (rafting)
 - bentisch (rollend als individu of in klwens hydroiden)
 - antropogeen transport (ballastwater / maricultuur)
 leveren vaak een belangrijke bijdrage aan de kolonisatie van lege habitatplekken.

Conclusies macrobenthos

- Snelheid uitbreiding geïntroduceerde soorten levert gegevens op over de afstand waarop dispersie zich afspeelt (tientallen kilometers per jaar).
- ¥ Genetische technieken bieden goede mogelijkheden bij het dispersieonderzoek
- ¥ Strategie (r-K), type voortplanting en watermassa zijn van belang bij kolonisatie van een nieuwe habitatplek.
- ¥ Natuurontwikkeling in zee vraagt een soortgerichte benadering.

Kennisleemten macrobenthos

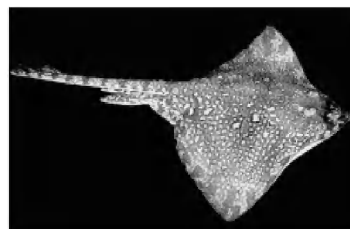
- ¥ Er is nog weinig bekend over de verspreiding van soorten via larven. De levenstrategie en het type larve vormen vaak al een duidelijke aanwijzing voor de dispersie, maar gedetailleerde uitspraken kunnen pas gedaan worden als ook de duur van de larvale fase bekend is.



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

hoofdgroep 4 vissen



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

vissen

5 soortengroepen

mariene pelagische vissoorten

mariene bentische vissoorten

estuariene vissoorten

anadrome vissoorten

katadrome vissoorten

gekozen soort

Haring

Stekelrog

Bot

Zeeforel en Spiering

Paling



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

Conclusies vissen

- ¥ Migratie is een essentieel onderdeel van de levenscyclus van vrijwel elke vissoort. Bij juvenielen is passief transport met zeestromen van groot belang. Grotere exemplaren migreren ook actief (bijv. Haring: tot 3000 km per jaar). Selectief transport met getijdenstromen maakt migratie over honderden kilometers mogelijk.
- ¥ Verschillende vissoorten (bijv. Haring en anadrome soorten) komen voor in lokale populaties met een eigen migratiepatroon. Er is uitwisseling door *roaming*.



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

Conclusies vissen

- ¥ Veel haaien en roggen kennen een geringe dispersie (standpopulaties).
- ¥ Het voorkomen en daarmee de dispersie wordt bij vissen relatief sterk beïnvloed door antropogene effecten, met name visserij.
- ¥ De trek van diadrome vis wordt naast zoutgehalte ook beïnvloed door vervuiling en barrières.
- ¥ *Roaming* alleen is waarschijnlijk onvoldoende om binnen enige tientallen jaren nieuwe anadrome populaties te laten ontstaan.



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

Kennisleemten vissen

- ¥ Onderzoek naar niet-commerciële soorten blijft achter bij dat van commerciële soorten.
- ¥ Veel visonderzoek gaat in op de relatie tussen voorkomen en habitatkarakteristieken. Over migratie is relatief weinig bekend (zelfs het paaigebied van de Paling is nog steeds niet goed opgehelderd).
- ¥ De genetische onderbouwing van aparte populaties is onvoldoende bekend.



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2011

hoofdgroep 5 vogels



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

vogels

6 soortengroepen

gekozen soort

broedvogels	estuariën/intergetijde	Strandplevier
	Noordzee kustzone	Grote stern
	Noordzee offshore	Kleine mantelmeeuw
doortrekkers/wintergasten	estuariën/intergetijde	Schalekster
	Noordzee kustzone	Zwarte zee-eend
	Noordzee offshore	Zee koet



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

Conclusies vogels

- ¥ (nog nader uit te werken)
- ¥ De verspreiding van broedvogels en veranderingen daarin zijn de resultante van reproductie, overleving en dispersie
- ¥ In (her)kolonisatieprocessen is (broed)plaatsontrouw veel belangrijker dan (broed)plaatsrouw
- ¥ De kans dat onbezet gebied gekoloniseerd zal worden is groter van uit een source dan vanuit een sink
- ¥ De kans dat onbezet gebied bezet wordt, is een afgeleide van de kolonisationsnelheid en de afstand tot bezet gebied



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

Conclusies vogels

- ¥ Ook buiten de broedtijd gelden begrippen als plaatsrouw en routevastheid en is de flexibiliteit daarin beperkt
- ¥ Kennisleemten (nog nader uit te werken)
- ¥ De belangrijkste kennisleemte bij vogels bestaat uit het gebrek aan informatie over plaatsontrouw



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

hoofdgroep 6 zeezoogdieren



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

zeezoogdieren

2 soortengroepen

gekozen soort

wad/estuariën	Gewone zeehond
Noordzeekust en Buitengaats	Bruinvis



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 december 2001

Conclusies zeezoogdieren

- ⌘ Hoogste dichtheden bruinvissen en gewone zeehonden ter hoogte van de fronten (ondieper dan 200m)
- ⌘ Verspreiding van veel zeezoogdieren vermoedelijk beperkt door de watertemperatuur. Warmwaterstromen kunnen een barrière vormen, waardoor een noordelijke soort bepaalde geschikte locaties niet kan bereiken
- ⌘ Koudwaterstromen kunnen een barrière vormen voor warmteminnende soorten
- ⌘ Soms wordt deze beperking niet bepaald door het zeezoogdier zelf, maar door de prooi



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 edembe2011

Conclusies zeezoogdieren

- ⌘ Zeehonden zijn voor een deel van het jaar afhankelijk van ligplaatsen op zandbanken; de verspreiding is dan vooral gebonden aan de kust



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 edembe2011

Kennisleemten zeezoogdieren

- ⌘ De ecologische kennis van zeezoogdieren in hun onderwater habitat ontbreekt nog grotendeels
- ⌘ De exacte relatie tussen thermoregulatie en maximale omgevingstemperatuur is niet bekend



Bureau Waardenburg bv
Adviseurs voor ecologie & milieu

Workshop RIKS4 edembe2011