

Kennisdocument Atlantische zalm

Salmo salar (Linnaeus, 1758)



Foto's voorblad:
Sportvisserij Nederland

Kennisdocument Atlantische zalm, *Salmo salar* (Linnaeus, 1758)

Kennisdocument 6

Uitgevoerd in opdracht van

Sportvisserij Nederland

door

G.A.J. de Laak

september 2007



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

Statuspagina

Titel	Kennisdocument Atlantische zalm, <i>Salmo salar</i> ((Linnaeus, 1758)
Organisatie	Sportvisserij Nederland Postbus 162 3720 AD BILTHOVEN
Telefoon	030-605 84 00
Telefax	030-603 98 74
E-mail	info@sportvisserij nederland.nl
Homepage	www.sportvisserij nederland.nl
Auteur(s)	G.A.J. de Laak
Emailadres	laak@sportvisserij nederland.nl
Redactie en begeleiding	W.A.M. van Emmerik & F.D. Moquette
Datum	september 2007
Opdrachtgever	Sportvisserij Nederland
Projectnummer	Kennisdocument 6
Trefwoorden	Atlantische zalm, biologie, habitat, ecologie
Aantal pagina's	95

Bibliografische referentie:

De Laak, G.A.J. 2007. Kennisdocument Atlantische zalm *Salmo salar* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 6. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

© Sportvisserij Nederland, Bilthoven

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyright-houder.

Sportvisserij Nederland is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede schade welke voortvloeit uit toepassing van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Sportvisserij Nederland.

Samenvatting

In dit kennisdocument is een overzicht gegeven van de kennis van de Atlantische zalm, *Salmo salar*. Deze kennis betreft informatie over de systematiek, herkenning en determinatie, geografische verspreiding, de leefwijze, het voedsel, de voortplanting en de verschillende ontwikkelingsstadia, migratie, specifieke habitat- en milieueisen, bedreigingen en beheer. Deze kennis kan bijdragen aan (het streven naar) behoud en herstel van deze internationaal bedreigde vissoort.

De Atlantische zalm is een anadrome vissoort: de vis brengt het een deel van zijn leven door in zee, maar voor de voortplanting trekt hij de rivier op. De jongen leven de eerste jaren op de beken of riviertjes en trekken na enkele jaren weer naar zee. Door zijn anadrome leefwijze en bijzondere levensstrategieën heeft de zalm in de loop der tijd een grote flexibiliteit ontwikkeld. Deze strategieën zijn ontwikkeld om een optimale fitness te bereiken, dat wil zeggen de kansen optimaal benutten om voor nageslacht te zorgen.

Zalmen hebben een economische en ecologische waarde. Iedereen, ook de niet viskenners, kent de zalm vanwege zijn springcapaciteiten. Het verspreidingsgebied van de Atlantische zalm ligt aan beide zijden van de Atlantische oceaan en het noordelijk deel van Europees Rusland. In veel landen is de zalmpopulatie fors achteruitgegaan of zelfs uitgestorven. Sinds 1950 werden er geen zalmen meer waargenomen in het stroomgebied van de Rijn en Maas. Aan het eind van de vorige eeuw werden er weer zalmen waargenomen, dit als gevolg van uitzettingen in Duitsland. Circa 90% van de nog gezonde Europese zalmpopulaties komen voor in slechts 4 landen (Noorwegen, Ierland, IJsland en Schotland), eerder kwamen gezonde zalmpopulaties voor in 19 landen.

De Atlantische zalm is in de meeste Europese rivieren tussen de 18^e en 20^e eeuw ernstig achteruitgegaan of zelfs verdwenen. De belangrijkste oorzaken daarvoor zijn: vernietiging van paai- en opgroeihabitat, watervervuiling, de grote visserijdruk en het toenemend aantal morfologische ingrepen in de rivier zelf, waaronder migratiebarrières. Voor herstel en behoud van de Atlantische zalm is het o.a. belangrijk dat er voldoende paai- en opgroeihabitat aanwezig is, migratie van zee naar de paaigronden en omgekeerd goed mogelijk is, er geleidelijke zoet-zout overgangen zijn en dat de waterkwaliteit goed is. Het risico op sterfte door vangst moet voldoende klein zijn.

Aanvullend onderzoek naar de migratiemogelijkheden, habitat en genetische aspecten is nodig.

Om de Atlantische zalm voor de Rijn te behouden / herstellen is meer nationale en internationale samenwerking benodigd. Samen met partners moet een herstelprogramma worden opgesteld en uitgevoerd. In het buitenland is veel ervaring opgedaan met het beheer van zalmpopulaties. De aanpak en resultaten van deze herstelprogramma's kunnen worden gebruikt voor het opstellen van een herstelprogramma voor de Rijn en Maas.

Inhoudsopgave

1	Inleiding.....	11
1.1	Beleidsstatus	11
1.2	Afkadering	12
1.3	Werkwijze.....	12
2	Systematiek en uiterlijke kenmerken	13
2.1	Systematiek.....	13
2.2	Uiterlijke kenmerken.....	15
2.3	Herkenning en determinatie.....	18
2.4	Genetische analyse ten behoeve van determinatie	19
3	Ecologische kennis.....	21
3.1	Leefwijze	21
3.2	Terminologie van de verschillende levensstadia	21
3.3	Geografische verspreiding.....	22
3.4	Migratie	23
3.4.1	Homing	23
3.4.2	Oriëntatie in de zoetwaterfase.....	27
3.4.3	Landlocked populaties	27
3.4.4	Migratie naar paaigebieden	28
3.5	Voortplanting	30
3.5.1	Paaigedrag en bevruchting.....	30
3.5.2	Sex-ratio bij de voortplanting	31
3.5.3	Paaigronden.....	32
3.5.4	Sterfte na de paai	32
3.5.5	Gonaden en fecunditeit.....	33
3.5.6	Duur van de reproductieve levensfase	34
3.6	Ontogenese	34
3.6.1	Ei-stadium	34
3.6.2	Embryonale en larvale stadium (<i>alevin</i> en <i>fry</i>).....	35
3.6.3	Juveniele stadium (<i>parr</i>).....	35
3.6.4	Precocious male parrs	38
3.6.5	Smoltificeren en zeewaartse migratie	39
3.6.6	Adulte stadium	40
3.6.7	Levensduur	40
3.7	Groei, lengte en gewicht.....	40
3.7.1	Lengtegroei zoetwaterfase	40
3.7.2	Lengtegroei zoutwaterfase	41
3.7.3	Gewicht	41
3.7.4	Lengte-gewicht verhouding	42
3.8	Voedsel	42
3.8.1	Zoetwaterfase	42
3.8.2	Zoutwaterfase	43
3.9	Overlevingspercentages in de verschillende levensstadia	44
3.10	Populatie dynamica.....	44
3.10.1	Minimum populatiegrootte	44
3.10.2	Populatieopbouw	45

3.10.3	Genetische aspecten	47
3.10.4	Hybridisatie	48
3.11	Parasieten / ziekten	48
3.12	Predatoren	52
4	Habitat- en milieu-eisen	53
4.1	Algemeen	53
4.2	Watertemperatuur	53
4.3	Zuurstofgehalte.....	54
4.4	Zuurgraad	55
4.5	Doorzicht en licht	55
4.6	Saliniteit.....	56
4.7	Stroomsnelheid / debiet / getijverschil	56
4.8	Waterdiepte.....	56
4.9	Bodemsubstraat	57
4.10	Vegetatie.....	57
4.11	Waterkwaliteit.....	57
4.12	Ruimtelijke eisen	58
4.13	Habitateisen paaiplaats	58
4.14	Ruimtelijke eisen	59
5	Achteruitgang van de zalm	61
5.1	Oorzaken van achteruitgang en bedreigingen.....	61
5.1.1	Visserij.....	62
5.1.2	Waterverontreiniging	63
5.1.3	Morfologie	64
5.1.4	Migratiebarrières	65
5.1.5	Aquacultuur	68
5.2	Kennisleemtes.....	70
5.2.1	Visserij.....	70
5.2.2	Waterverontreiniging	70
5.2.3	Aquacultuur	71
5.2.4	Paai- en opgroeigebieden	71
5.2.5	Overleving van verschillende levensstadia	71
5.2.6	Migratie.....	72
5.2.7	Introducties van Atlantische zalm	73
5.2.8	Beheer	74
5.2.9	Genetica.....	75
5.2.10	Overige kennisleemtes	76
6	Beheer, herstel en behoud.....	77
6.1	Initiatieven in Rijnstroomgebied	77
6.2	Initiatieven in Maasstroomgebied	79
6.3	Ervaringen met beheer van zalmachtigen in overige landen ..	80
	Verklarende woordenlijst.....	83
	Verwerkte literatuur	86

1 Inleiding

Dit kennisdocument maakt deel uit van een reeks die door Sportvisserij Nederland wordt opgesteld voor een groot aantal Nederlandse vissoorten (zie ook pagina 95).

1.1 Beleidsstatus

De zalm is een inheemse vissoort die is opgenomen in de Visserijwet in 'Regeling aanwijzing vissen, schaal- en schelpdieren 1982' en onder het 'Reglement minimummaten en gesloten tijden 1985.

In een wijzigingsbesluit van 3 april 2000 (Wijzigingsbesluit Reglement minimummaten en gesloten tijden 1985 (bescherming zalm en zeeforel)) is opgenomen dat vanaf 1 juni 2000 het gehele jaar 'gesloten' is voor de vangst van zalm en zeeforel in de binnenwateren en de 12 mijlszone langs de Nederlandse kust. Volgens EU-richtlijnen geldt een vangstverbod tussen 12 en 200 mijl uit de kust.

De zalm wordt niet (meer) genoemd in de nieuwe Rode lijst of de nieuwe Flora en Faunawet, omdat deze vissoort zich niet voortplant in Nederland.

Op Europees niveau heeft de Atlantische zalm een beschermde status gekregen. De zalm wordt genoemd in de Conventie van Bern en de Europese Habitatrichtlijn (92/43, V / II). Ook wordt de zalm genoemd in de Europese beschikking 3094/86 (Verordening inzake technische maatregelen van de instandhouding van visbestanden (oktober 1986)).

De Beneluxbeschikking 96-5 (Beschikking inzake de vrije migratie van vissoorten in de hydrografische stroomgebieden van de Beneluxlanden (mei 1996)) geeft voorschriften over de vrije migratie van zalm in het stroomgebied van de Maas. Op de IUCN (the World Conservation Union) lijst is *Salmo salar* niet opgenomen. In delen van Noord-Amerika is de zalm opgenomen in de Endangered Species Act.

De Atlantische zalm kwam vroeger in circa 2600 rivieren voor. Momenteel is voor 600 rivieren de status van de zalm niet bekend. In de resterende 2000 rivieren in 19 landen is in 15% de oorspronkelijke zalm verdwenen. Van circa 400 (20%) rivieren is de status *endangered*, van 12% *critical*, van 10% *vulnerable*. In 867 (43%) rivieren kan de status van de Atlantische zalm als *healthy* worden aangemerkt. (*Extinct* = uitgestorven; *Critical* is zal op korte termijn verdwijnen als geen maatregelen genomen worden; *Endangered* zal op langere termijn verdwijnen als geen maatregelen genomen worden, *Vulnerable* is staan op het punt van continue afname aantallen; *Healthy* is meer dan 500 *spawners* en gemiddeld 100% *spawning targets* bereikt in de afgelopen 2 jaar).

Ongeveer 90% van de Europese zalm populaties, die gezond zijn, komen in maar 4 landen voor (Noorwegen, Ierland, IJsland en Schotland) (WWF, 2001).

1.2 Afkadering

Binnen de hierboven aangegeven context is vooral de ecologische en taxonomische kennis van de Atlantische zalm relevant. Morfologische, anatomische en fysiologische informatie komen uitgebreid aan de orde. Daarnaast wordt aandacht geschonken aan de visserij op zalm, de achteruitgang en de bedreigingen van de soort en de mogelijkheden voor beheer en herstel.

De hoeveelheid beschikbare literatuur over salmoniden is enorm. Bedacht dient te worden dat de beschikbare literatuur van bijvoorbeeld de Pacifische zalmen (*Oncorhynchus* spp.) niet zonder meer toegepast mag worden op de Atlantische zalm. Ook literatuur betreffende de Atlantische zalm dient met enige voorzichtigheid bekeken te worden. In hoeverre conclusies uit onderzoeken uit andere regio's van toepassing zijn in het Rijn- en Maassysteem is maar de vraag. Door regionale verschillen kan genetische aanleg en gedrag van zalmen verschillen. In arctische streken (bijvoorbeeld in Noorwegen) verblijven *parrs* (juvenile vissen) tot circa 6 jaar in het zoete water. In het Rijnsysteem is dit gemiddeld circa 2 jaar. Effecten die door onderzoek naar intra- en interspecifieke concurrentie zijn vastgesteld in deze noordelijke streken zijn mogelijk niet of in mindere mate van toepassing in onze meer gematigde streek. Een ander belangrijk verschil tussen rivieren in Scandinavië en de Rijn is de lengte van het Rijnsysteem. Rivieren in Scandinavië zijn in het algemeen kort, terwijl het Rijnsysteem zich kenmerkt door zijn grote lengte en vele zijrivieren, die vroeger geschikt waren voor de paai en opgroei van de Atlantische zalm. Een ander probleem is dat van de Atlantische zalm in het Rijnsysteem weinig bekend is. Er is wel veel geschreven over de Atlantische zalm, maar deze informatie is over het algemeen verhalend en de genoemde feiten en gegevens zijn fragmentarisch in tijd en ruimte. Onderzoek in de 19^e eeuw werd ook bemoeilijkt doordat de Rijn door meerdere landen loopt. Het bleek heel moeilijk om overeenstemming in onderzoeksprogramma's te vinden. Toen op ministerieel niveau eindelijk internationale besluiten werden genomen (eind negentiende eeuw) was de zalm al hard op haar terugweg.

1.3 Werkwijze

De onderstaande kennis is grotendeels gebaseerd op literatuuronderzoek. Voor het hoofdstuk habitateisen is deels gebruik gemaakt van Quak (1993), voor algemene ecologie en migratie is deels gebruik gemaakt van Laak & Vriese, 2001, voor de historie is deels gebruik gemaakt van Laak 2002a en voor het onderdeel Beheer en Kennisleemtes is gebruik gemaakt van Laak, 2002b. De ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts) files zijn doorzocht met trefwoorden evenals de bibliotheek van Sportvisserij Nederland. Daarnaast is algemene literatuur en grijze literatuur (rapporten en verslagen) betrokken bij het onderzoek. Tevens is gebruik gemaakt van informatie op Internet.

2 Systematiek en uiterlijke kenmerken

2.1 Systematiek

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

De zalmachtigen waren voor het Pliocen (5,2 miljoen jaar-1,64 miljoen jaar geleden) al een aparte groep. Er zijn fossielen gevonden die duiden op een splitsing in meerdere genera in die tijd. Aangenomen wordt dat een fossiel genaamd *Eosalmo driftwoodensis*, die 35 miljoen jaren eerder leefde de voorvader van de zalmachtigen is geweest (Watson, 1999; Mills, 1989).

Over de taxonomische systematiek van de Salmoniden bestaat nog steeds onduidelijkheid (Crisp, 1993). Maitland & Campbell (1992) beschouwen Vlagzalmen en Coregonen als aparte families. Wheeler (1992) beschouwt deze families als geslachten van de suborde Salmonidei. De subfamilie Salmoninae kent tenminste de genera *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Salmothymus* en *Brachymystax* (zie tabel 2.2). Andere onderzoekers onderscheiden in de orde van de zalmachtigen (Salmoniformes) maar 1 familie: Salmonidae. In deze familie komen de subfamilie Coregoninae, Salmoninae en Thymallinae voor. De familie Salmoninae kent 2 soorten *Salmo salar* en *Salmo trutta*. De orde van de zalmachtigen (Salmoniformes) is nauw verwant met de ordes Osmeriformes (spieringachtigen), Esociformes (snoekachtigen), Salvinidae (arctische forellen) en Umbridae (hondsvissen).

Naamgeving

Tabel 2.1 **Tabel: Classificatie Salmoniden**

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

In het verleden is er veel discussie geweest over de naamgeving van salmoniden. Dit is niet verwonderlijk, gezien de vele verschijningsvormen van salmoniden in hun levenscyclus en het gedrag dat behoort bij de anadrome levenswijze van deze vis. Het voorkomen van meerdere salmonidensoorten in het stroomgebied van een rivier zal ook bijgedragen hebben aan onduidelijkheden. Sommige auteurs uit de 17e en 18e eeuw gaven de afzonderlijke levenstadia (*parr*, *smolts*, *kelts*) van de salmoniden specifieke Latijnse soortnamen of noemden de ondersoort variëteit (*varietas*) of vorm (*forma*). Beek- en zeeforel zijn dezelfde soort (*Salmo trutta*), vroeger werden de soorten nogal eens onderscheiden als *Salmo trutta trutta* en *Salmo trutta fario*.

Opmerkelijk is dat vele onderzoekers in die tijd al bekend waren met het fenomeen *precocious male* (mannetjes die niet naar zee trekken). Soms werden ook *precocious females* (vrouwtjes die niet naar zee trekken) gevonden (Oliva, 1981). Dit verschijnsel zal ook hebben bijgedragen aan de naamsverwarring. Köck (1995) geeft een beschouwing van de naamgeving van zalmachtigen door systematici rond 1850-1900. Het was niet vreemd dat een systematicus begin 1800 gedurende zijn leven drie totaal verschillende indelingen van de familie van salmoniden gaf.

Om onderscheid te kunnen maken tussen ondersoorten of rassen is in het verleden veel morfometrisch onderzoek gedaan. Op basis van statistische verschillen in lichaamsverhoudingen trachtte men het bewijs te leveren voor het bestaan van verschillende soorten. Door onderzoek van onder andere Menzies (1931), Jones (1959) en Mills (1970) werd meer duidelijkheid geschapen in de naamgeving en de levenswijze van salmoniden (Mills, 1989). Deze auteurs hanteren een fylogenetische systematiek. Hierbij wordt niet alleen uitgegaan van morfologische overeenkomsten tussen vissoorten, maar in de mate van verwantschap. De fylogenetische benadering heeft recent nog geleid tot een verandering van de wetenschappelijke naam van de regenboogforel van *Salmo gairdneri* naar *Oncorhynchus mykiss*.

Familie *Salmonidae*

De terminologie van de verschillende levensstadia van salmoniden in dit rapport is zoveel mogelijk in overeenstemming met de terminologie volgens Allen & Ritter (1977) (zie Tabel 3.1) en de benamingen van de levensstadia worden verklaard in de woordenlijst.

In Tabel 2.2 op de volgende bladzijde worden wetenschappelijke en Nederlandse namen vermeld van zalmachtigen die ook in dit rapport worden genoemd. Voor de volledigheid worden in deze tabel ook zalmforellen en de Donau zalmen vermeld.

Tabel 2.2 Wetenschappelijke- en soortnamen pacifische zalmen en nauw verwante soorten

Geslacht	Soort	Nederlandse naam
<i>Oncorhynchus</i>	<i>nerka</i>	Sockeye zalm
<i>Oncorhynchus</i>	<i>mykiss</i>	Regenboogforel, steelhead
<i>Oncorhynchus</i>	<i>clarki</i>	Cuttthroat forel
<i>Oncorhynchus</i>	<i>clarki clarki</i>	Landlocked Cutthroat
<i>Oncorhynchus</i>	<i>kisutch</i>	Coho zalm
<i>Oncorhynchus</i>	<i>gorbuscha</i>	Pink / Humpback zalm
<i>Oncorhynchus</i>	<i>keta</i>	Chum zalm
<i>Oncorhynchus</i>	<i>tshawytscha</i>	Chinook/ King zalm
<i>Oncorhynchus</i>	<i>masu/amago</i>	
<i>Oncorhynchus</i>	<i>chrysogaster/gilae enz</i>	
<i>Salvelinus</i>	<i>alpinus</i>	Beekridder
<i>Salvelinus</i>	<i>fontinalis</i>	Brook trout, bronforel
<i>Hucho</i>	<i>hucho</i>	Donauzalm
<i>Hucho</i>	<i>perryi</i>	Taimen
<i>Brachymystax</i>	<i>lenok</i>	Siberische lenok
<i>Salmothymus</i>	<i>obtusirostris</i> en <i>ohridanus</i>	Adriatische forel en Albanische / Macedonische forel

Geslacht *Salmo*

In Turkije komt ook nog een *Salmo (Plathysalmo) platycephalus*, (Behnke, 1968) voor. Door fylogenetisch onderzoek is gebleken dat deze soort toch zeer nauw verwant is aan de zeeforel en wordt de soort niet beschouwd als een aparte soort, maar gerekend tot het *S. trutta* complex. Door isolatie en specifiek habitat is deze vissoort genoodzaakt tot aanpassingen die resulteerden in speciale morfologie. De marble- of socatroun (*Salmo marmoratus*) wordt door diverse auteurs wel beschouwd als aparte soort (Sušnik, et al., 2004). In het meer Posta Fibreno (centraal Italië) komt de *Salmo fibreni* voor. Mogelijk is dit een morfologische aanpassing van de *Salmo trutta macrostigma* (Alfei et al., 1996).

Genetisch onderzoek zal in de toekomst nog meer duidelijkheid moeten scheppen in de oorsprong en mate van verwantschap. Resultaten van genetisch onderzoek zijn onderling niet altijd vergelijkbaar door de verschillende technieken die gebruikt worden.

2.2 Uiterlijke kenmerken

De familie van de zalmen onderscheidt zich van de meeste andere vissen door de aanwezigheid van een vetvin. Zalmen hebben geen bekdraden en de rugvin staat voor de buikvin. Het uiteinde van de kaak van de zalm loopt door tot onder het oog. De kaak heeft kleine, maar goed ontwikkelde tandjes. Naast deze onderscheidende kenmerken is de determinatie van de afzonderlijke soorten niet eenvoudig. De zalmachtigen hebben verschillende verschijningsvormen in de afzonderlijke levensstadia (zoet, *smolts*, zout). In de paaitijd zijn de vissen ook anders gekleurd en de lichaamsvorm en dan met name de kop verandert sterk bij het mannetje. Er ontwikkelt zich een *kype* of haakbek.

In Nederland komen de zalm, zeeforel en de regenboogforel voor. Deze kunnen verward worden (zie paragraaf 2.3).

Meristische kenmerken van de zalm: Rugvinstralen: 12-16 (9-15); Anale vinstralen: 10-13 (10-13); Vertebrae / rugwervels: (58-61), aantal schubben op de zijlijn 114-130 (109-131). De staartvin is licht gevorkt (Nijssen en de Groot, 1987, tussen haakjes gegevens van: www.Fishbase.org). Een zalm heeft vier kieuwbogen en op iedere kieuwboog zitten 15 tot 20 kieuwboogaanhangsels.

Zoetwaterfase



Eieren en alevins (foto: Sportvisserij Nederland)

De vrijzwemmende zalmpjes zonder doierzak in de zoetwaterfase worden eerst *fry* en later *parr* genoemd.



Zalm parr (foto: Sportvisserij Nederland)

Zalm *parrs* zijn te herkennen aan hun donkere ovale vlekken aan de beide zijanten van de vis, ter hoogte van de zijlijn. De *parr* heeft grijzige

vinnen, de vinnen en dan in het bijzonder de borstvinnen van zeeforelparrs zijn kleiner en vaak meer rood/oranje gekleurd.

Smoltfase

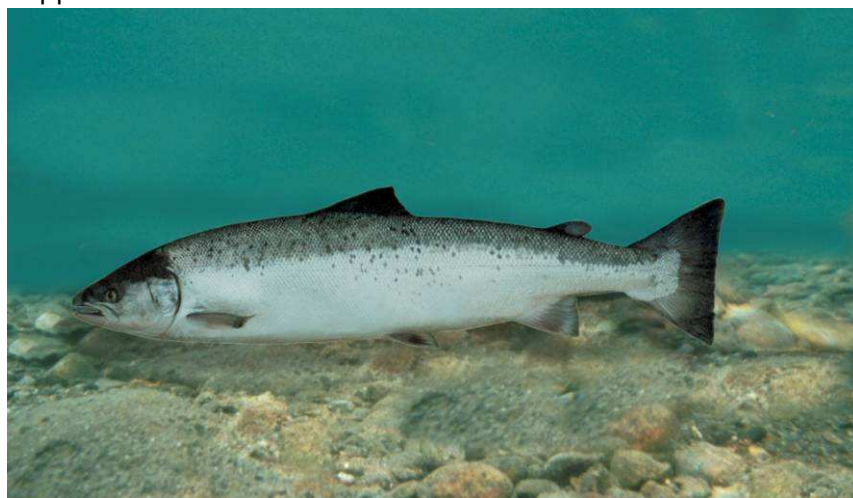
Tijdens de 'smoltificatie' veranderen de *parrs* inwendig en uitwendig. Inwendig verandert de hormoonhuishouding en de osmoregulatie. De belangrijkste uitwendige verandering is zichtbaar doordat guanine in de schubben wordt gevormd, waardoor de ovale vlekken verdwijnen. De *smolt* krijgt hierdoor een zilverachtig uiterlijk.



Zalmsmolt (foto: Sportvisserij Nederland)

Zeefase

Tijdens de zeefase zijn de zalmen zilverachtig gekleurd met een blauw / groene tint. De bovenkaak loopt door tot onder het oog. Boven de zijlijn bevinden zich zwarte plekkjes in de vorm van kruisjes. De staartwortel is dun en de staartvin loopt breed uit. De staartvin is meestal licht tot matig sterk gevorkt. De Pacifische zalmen zijn te onderscheiden van de zalm en de zeeforel, doordat de Pacifische zalmen op de rug- en staartvin zwarte stippen hebben.



Adult: de zeefase (foto: Sportvisserij Nederland)



Adult: Migratie en paaistadium mannetjessalm (foto: Sportvisserij Nederland)

Migratie en paai

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

2.3 Herkenning en determinatie

In deze paragraaf is een tabel opgenomen met de belangrijkste determinatiekenmerken van zalm en zeeforel.

De zalm en de (zee)forel zijn soms moeilijk te onderscheiden. De determinatie wordt soms bemoeilijkt doordat de vis beschadigd is of beschadigd is geweest, zodat een aantal relatief simpele kenmerken (aantal schubbenrijen tussen vetvin en zijlijn) niet te bepalen zijn. Als de vis beschadigd is geweest worden op de plaats van de verdwenen schubben zogenaamde geregenereerde schubben gevormd. Deze schubben zijn niet regelmatig van vorm en missen de leeftijdsinformatie tot het moment waarop deze nieuwe schub gevormd werd. Ook komen hybriden (kruisingen) van zalm en (zee)forel voor. Ook gekweekte exemplaren hebben weer een ander habitus (verschijningsvorm) dan natuurlijk opgegroeide exemplaren. Deze verschijningsvorm kan afwijken van de in de natuur voorkomende verschijningsvormen.

Tabel 2.3 Kenmerken zalm en forel. (Samengesteld uit OVB cursus Vissoorten, 1985).

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

2.4 Genetische analyse ten behoeve van determinatie

Er zijn meerdere methoden van genetisch analyse mogelijk. De diverse methoden en de voor- en nadelen zijn beschreven door Hallerman (2003). Om *Salmo salar* te onderscheiden van *S. trutta* bij de genetische analyse, worden sequenties van gedeelten van het mitochondriaal DNA van beide soorten vergeleken.

Van belang voor een juiste analyse is dat het materiaal in het juiste conserveringsmiddel bewaard moet zijn (geweest). Materiaal dat bewaard is in formaline is bijvoorbeeld ongeschikt voor genetische analyse van mitochondrieel DNA (Hallerman, 2003).

3 Ecologische kennis

3.1 Leefwijze

De Atlantische zalm is een anadrome soort die zijn volwassen leven grotendeels op zee doorbrengt en voor de voortplanting de rivieren optrekt.

In het kort verloopt de levenscyclus als volgt: In het late voorjaar, zomer of het najaar trekken de Atlantische zalmen de rivieren op om in november / december te arriveren op de paaigebieden. Na de paai sterft een deel van de ouderdieren en een klein deel (*kelts* (Engels) of hengsten) trekt terug naar zee om weer aan te sterken en eventueel nog een keer aan de paaitrek deel te nemen. De juvenielen blijven in de beekjes vlak bij de paaigronden en verblijven daar 1 tot 7 jaar. Na deze opgroeiperiode smoltificeren ze en trekken naar zee. Deze *smolts* groeien op zee erg snel en trekken naar foerageergebieden bij Noorwegen of zelfs Groenland. Na 1 tot 3 (zelden meer) jaren op zee te zijn geweest, trekken ze de rivier weer op om te paaien.

Diverse onderzoeken hebben aangetoond dat in een riviersysteem meerdere *stocks* of stammen van zalm (polymorfisme of sympatrische populaties) voorkomen, met verschillende morfologische kenmerken, stadium en leeftijd van geslachtsrijpheid, tijdstip van migratie in de rivier (*early spawners* v.s. *autumn spawners*) en de ligging van het paaigebied. Een deel van deze informatie is genetisch vastgelegd (Hansen, 1993 in Mills, 1993).

3.2 Terminologie van de verschillende levensstadia

In Tabel 3.1 is een overzicht gegeven van de terminologie van de verschillende levensstadia van de Atlantische zalm.

Mannelijke en soms vrouwelijke *parrs* kunnen geslachtsrijp worden. Zij worden dan *precocious* (vroegrijpe) *parrs* genoemd.

In de literatuur worden ook vaak de termen *grilse*, *whitling* en *finnock* gebruikt. Deze aanduidingen voor leeftijdsklassen verschillen per regio en *grilse* in Noord-Amerika is een *1SW* vis, terwijl het in Engeland een vis is die na een zomer op zee al weer de rivier optrekt. De term *fingerling* wordt ook vaak gebruikt. Hiermee wordt meestal het levensstadium bedoeld tussen *fry* en *parr*. *Fingerlings* hebben nog niet de kenmerkende donkere vlekken op de zijkant. Het levensstadium *fingerling* is echter een belangrijke fase in de ontwikkeling van de jonge zalm. In deze periode gaat het visje zich exogeen voeden en gaat de vis soortspecifiek gedrag vertonen, zoals territoriumdrift.

Tabel 3.1 Overzicht van de verschillende levensstadia van de Atlantische Zalm. Naar Alan & Ritter, 1977)

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

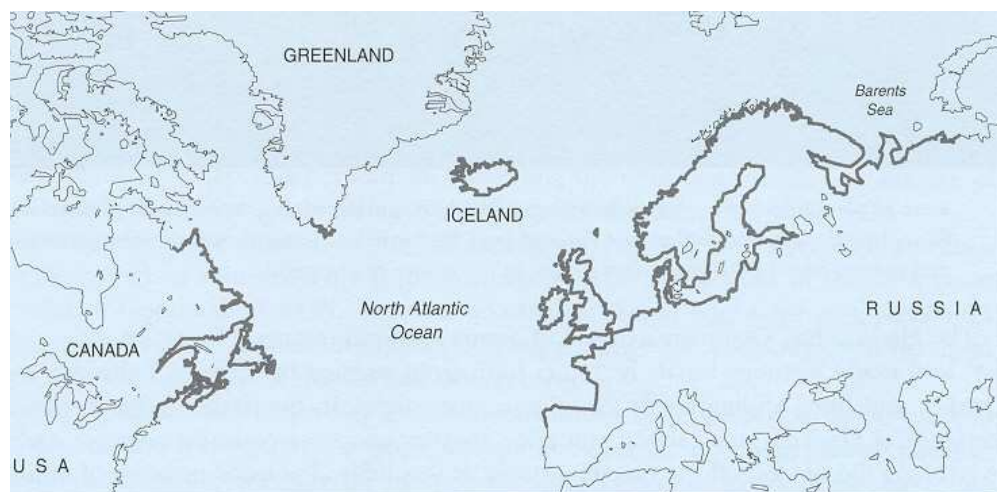
In Noord-Amerika wordt de zalmpopulatie vaak verdeeld in een 1ZW (*grilse*) en large salmon. Hierbij worden vissen op het oog ingedeeld in een van deze klassen op basis van lengte en gewicht. Op basis van schublezes blijkt dat hierbij fouten gemaakt worden. Gemiddeld is het percentage onjuiste schattingen op basis van lengte en gewicht circa 10%, maar uitschieters naar 22% per jaar komen voor (Jessop, 1986). Jacks zijn mannelijke Pacifische zalmen die al na een zomer (6 maanden) aan de paai deelnemen. Onder de term Hooknose wordt verstaan mannelijke Pacifische zalmen die na 18 maanden deelnemen aan de paai. De termen *whitling* en *finnock* worden in Wales en Schotland gebruikt voor een zeeforel die nog in het eerste jaar op zee zit in de zomer.

3.3 Geografische verspreiding

De soorten van de familie van de Salmoniden komen oorspronkelijk uitsluitend op het noordelijk halfrond voor. De meeste soorten worden in

de Arctische gebieden aangetroffen, of in hoog gelegen berggebieden, zoals de Alpen.

De Atlantische zalm komt voor vanaf het Oeralgebergte in Rusland (Kara rivier), Scandinavië, de Oostzee inclusief de Botnische Golf, de landen grenzend aan de Noordzee, inclusief Engeland en Ierland, Frankrijk en enkele rivieren in Portugal. Verder westwaarts komt de zalm voor in IJsland enkele rivieren in Groenland en de oostkust van Canada vanaf noord Quebec en de Verenigde Staten tot aan Connecticut Geografisch gezien ligt dit tussen de breedte- en lengtegraden 68°N - 38°N en 76°W - 55°E.



Figuur 3.1 Verspreidingskaart Atlantische zalm. Bron: Watson (1999)

In Brits Columbia (westkust van Canada) komen ook Atlantische zalmen voor. De Atlantische zalm is daar ontsnapt uit kwekerijen (Watson, 1999; Gaudet, 2002). Dit heeft nog niet geleid tot zichzelf instandhoudende populaties. Atlantische zalmen worden gekweekt of zijn uitgezet in onder andere de landen: Australië, Nieuw Zeeland, Chili en Argentinië. In deze landen worden Atlantische zalmen ook gekweekt in de aquacultuur.

3.4 Migratie

3.4.1 Homing

Al in de Middeleeuwen werd door sommige mensen onderkend dat salmoniden een *homing* instinct hebben (Mills, 1989). Pacifische en Atlantische zalmen leggen in de zeefase duizenden kilometers af en komen met grote precisie tenslotte weer bij de geboorterivier terug. Dit is een van de meest fascinerende gebeurtenissen in de natuur en heeft tot veel discussie en onderzoek geleid. De exacte mechanismen zijn met de hedendaagse hoogstaande technieken tot op de dag van vandaag niet ontrafeld. Veel is bekend over het trekgedrag van salmoniden, maar Dempson *et al.* (1986) schrijven treffend: *In spite of some information on distribution and timing, our knowledge of salmon in the sea is dominated not by what we know but by what we do not know...*

Onder *homing* wordt verstaan: 'het naar de geboorterivier trekken van salmoniden om daar te paaien'. Onder *homing* wordt dus niet verstaan vissen die in een rivier verblijven om bijvoorbeeld te foerageren. Van zeeforel is bekend dat niet paarijpe exemplaren (*grilse*) soms een rivier optrekken om daar gedurende enkele weken tot maanden te verblijven. Deze vissen worden *dummy runners* genoemd. *Strayers* zijn vissen die een rivier optrekken, die niet hun geboorterivier is. *Strayers* kunnen een rivier ver optrekken, maar behoren, gezien hun afkomst niet tot de originele salmonidenpopulatie van die rivier.



Volwassen zalmen op paaitrek (bron: Hendry & Cragg-Hine, 2003, foto; Gilbert van Rijckevorsel).

Anadrome zalmachtigen keren terug naar het zoete water in het voorjaar of het najaar (*vernal and hiemal forms*). Afhankelijk van de soort verblijven de vissen gedurende de zomer in het riviersysteem en paaien in het late najaar of trekken vanuit de zee in het najaar gelijk door naar de paagronden. Sommige zalmachtigen kunnen ook meer dan een jaar in het zoete water verblijven en dan pas paaien. De start van de migratie wordt bepaald door genetische eigenschappen in combinatie met groei en fysische omstandigheden op de oceaan (Klemetsen, 2003).

Veel theorieën zijn ontwikkeld en getest om te verklaren waardoor salmoniden hun weg terug kunnen vinden naar hun geboorterivier. Buckland (*in*: Mills, 1989) suggereerde in 1880 dat zalm werd geleid door het vermogen de geur van de geboorterivier vanuit de oceaan te volgen. In het begin van de 20^e eeuw werden klimatologische en fysische factoren als belangrijkste redenen aangevoerd. Factoren als temperatuur, verloop van zoutconcentratie, zuurstof of CO₂ gradiënten in zoet naar zoutwater, waterhardheid, zee-stromingen, verplaatsingen op basis aardmagnetische velden in combinatie met een bicoördinaat systeem ('landkaart'), lichtintensiteit en lichttrichting werden als belangrijke factoren gezien voor het *homing* gedrag (Mills, 1993; Banks, 1969; Berg & Berg, 1987). Fysisch-chemische parameters kunnen echter niet de enige reden of prikkel zijn

voor de migratie van salmoniden. Zouden dit de enige prikkels zijn, dan zouden alle vissen behorend tot een populatie in dezelfde zijrivier paaïen, of zouden vissen moeite hebben met het kiezen uit wateren met dezelfde fysisch-chemische karakteristieken. Ook zijn de fysisch-chemische parameters niet constant genoeg voor de periode dat de vis als smolt de rivier verlaat en weer terugkeert (na 1 tot 4 jaar) als volwassen exemplaar (Hasler 1951; In: Hoar & Randall, 1971).

Straying (zwerfen)

In natuurlijke populaties van zalm is het straying percentage (vissen die niet de geboortrivier optrekken) maximaal circa 4%. Bij verstoring en uitzetting wordt een hoger percentage strayers gevonden (Stabell, 1984). Berg & Berg (1987) vonden voor relatief korte rivieren in Noorwegen hogere straying percentages, tot wel 58% voor zalm. Dit hoge percentage wordt geweten aan het feit dat de korte rivieren kunnen droogvallen en andere minder gunstige paai- en opgroeimogelijkheden hebben. De stammen die deze rivieren bevolken hebben hun strategie hierop aangepast en zijn minder *homing* vast.

Ook is het straying percentage bij kweekvissen hoger dan bij wilde vissen, ook al worden de kweekvissen (opgegroeid in kwekerij en gevoed met water uit de geboortrivier) losgelaten in de geboortrivier. Dit wordt toegeschreven aan een verminderd navigatievermogen (o.a. gebrekkige inprenting), veroorzaakt door de kunstmatige bevruchting van inter-populaties. Hierdoor ontstaat een inter-populatie hybride, die door overerving een lager vermogen heeft de geboortrivier terug te vinden (Stabell, 1984; Youngson & Verspoor, 1998). De oorzaak van een verminderd *homing* percentage heeft dus zowel een genetische als gebrekkige inprentingscomponent.

Oriëntatie in oceaan en kustgebieden

Atlantische zalmen trekken in het volwassen stadium naar zoet water om te paaïen. De migratie begint op een gegeven moment (als gevolg van lengte en groei, in combinatie met genetische eigenschappen van een stam) op de oceaan.

Er zijn meerdere theorieën beschreven over de wijze waarop zalmen zich oriënteren. Deze worden hieronder beschreven.

- **Gezichtsvermogen (Visual sense)**

Hasler *et al.* (1958; In Hoar & Randall, 1971)) veronderstelde aan de hand van laboratoriumexperimenten dat gebruik gemaakt wordt van een zonne-kompas bij de oriëntatie van vissen tijdens *homing*. Zij veronderstelden dat vissen een soort van kwantitatieve inschatting maken van de zonebeweging, die wordt bepaald door de daglengte en het jaargetijde (zonne-altitude: hoogte van zon t.o.v. horizon) en deze gebruiken om zich te oriënteren. Hasler & Schwassmann (1960; In Hoar & Randall, 1971) bevestigden deze uitkomsten.

Zalmen verblijven in de oceaan meestal in gebieden met een temperatuur van 5 tot 10 graden (Reddin & Friedland, In Mills, 1993). Tijdens hun weg van de oceaan naar de kust zwemmen salmoniden meestal in de bovenste waterlagen, waarbij ze zich kunnen oriënteren op de zonnestand.

Overdag, na de zonsopgang, zwemmen de vissen tot een diepte van

maximaal 60 meter, als de thermocline dit toelaat (Mills,1993). In hoeverre dit gebeurt in de kustgebieden is niet bekend.

Door andere onderzoekers wordt deze veronderstelling in twijfel getrokken, omdat tijdens de onderzoeken uitsluitend naar de rol van het zicht is gekeken en niet naar andere factoren die het *homing* proces kunnen beïnvloeden. Omdat zalmen deels ook 's nachts zwemmen en door regio's met bijna permanente bewolking trekken, trekken zij de conclusie dat salmoniden door middel van alleen zonneoriëntatie migreert, in twijfel.

- Zeestromingen

Tot vrij recent beweerden onderzoekers (o.a. Mathisen & Gudjonsson, 1978) dat zij aanwijzingen hebben gevonden dat salmoniden zich met zeestromingen mee laten leiden. Deze theorie vindt echter weinig aanhang. De verplaatsingssnelheid van salmoniden tijdens de migratie naar de kust ligt aanmerkelijk hoger dan de snelheid van de zeestromingen. Migratie is aldus een meer actief dan passief proces. Wel is het mogelijk dat salmoniden zich op zeestromingen oriënteren.

- Aardmagnetisme

De theorie dat salmoniden zich oriënteren door middel van aardmagnetische velden is aangetoond door onderzoek van Moore *et al.* (1990; in Mills, 1993). Salmoniden hebben op de zijlijn magnetische kristallen, die een grove indicatie van de trekrichting kunnen geven. Quinn & Groot (1984) stellen dat salmoniden ook een bicoördinaat systeem ('landkaart') moeten hebben om hun relatieve positie ten opzichte van de geboortevier vast te kunnen stellen. Plaatsbepaling alleen is immers niet voldoende om een migratieroute te bepalen. Al deze informatie kan aangevuld worden met een combinatie van kennis van standen van hemellichamen in de verschillende seizoenen, daglengte, zonnestand ten opzichte van de horizon en stromingen in de oceaan.

- Reukzin

De rol van het reukvermogen van salmoniden is in 1926 getest door Craigie voor kustsituaties (geciteerd in Stabell, 1984). Bij dit onderzoek (en later uitgevoerde onderzoeken) werd bij een deel van de vissen het reukvermogen beschadigd en bij een deel van de vissen werd het uitgeschakeld door het doorknippen van een zenuw. Uit de meeste van deze studies blijkt dat de nauwkeurigheid van *homing* sterk verminderde bij de vissen waarvan het reukzintuig was uitgeschakeld. Bij de vissen waarvan het reukzintuig beschadigd was, hadden een beter *homing* percentage dan vissen waarvan het reukzintuig uitgeschakeld was.

In de experimenten werden echter vissen betrokken die een intact zichtvermogen hadden (visual sense). Stasko (1971, geciteerd in: Stabell, 1984) veronderstelt dat vissen ook bijvoorbeeld door het scholingsgedrag in staat zijn de juiste rivier te vinden. Reukzin in de zee- en kustfase is dus niet het enige mechanisme waardoor salmoniden zich kunnen oriënteren, omdat de vissen ook van andere mechanismen gebruik kunnen maken bij afwezigheid van geurzin. Ook onderzoek van Hansen (*et al.*, 1987) toont dit aan. Door Stabell (1984) wordt geconcludeerd dat het reukvermogen wel vereist is voor succesvolle navigatie in kustgebieden. Reukzin is ook essentieel voor de kustmigratie van haring-

achtigen (o.a. fint *Alosa fallax*), chum salmon (*O. nerka*) en anadrome zeeforel (*S. trutta*).

Recente literatuur met betrekking tot oceaan en kustmigratie is samengevat in Mills (1993), Hansen (1993) en Hansen & Quinn (1998).

3.4.2 Oriëntatie in de zoetwaterfase

Hasler en Wisby (1951) en Hasler (1954) hebben het belang aangetoond van geurstoffen in de oriëntatie (olfactory hypothese) van vis en de afhankelijkheid van een intact reukzinnorgaan. Als bron van geurstoffen wordt door Hasler (1966) genoemd waterplanten en de minerale samenstelling van o. a. de bodemsamenstelling van de *homing* rivier. Stabell (1984) geeft een overzicht van de verschillende theorieën in de mechanismen van oriëntatie. De feromoon hypothese of '*smolt* trail' is een van de belangrijkste theorieën.

Tegenwoordig wordt de theorie van *sequentiële inprenting* het meest aangehangen. Harden Jones (1968) stelt dat *smolts* tijdens hun weg naar zee de geuren die zij oppikken tijdens de stroomafwaartse migratie opslaan in hun geheugen (*sequentiële inprenting*). Bij de paaimigratie wordt het geheugen gebruikt (als het ware in omgekeerde richting) om de thuisrivier weer terug te vinden. Hierbij wordt gebruik gemaakt van zowel regio-specifieke geurstoffen (globale oriëntatie zee- en kustfase), als populatie-specifieke oriëntatie (*tributary* oriëntatie), maar ook land-markers en specifieke stromingskarakteristieken (in estuaria) kunnen vastgelegd worden.

Door meer recent onderzoek is aangetoond dat het *homing* gedrag ook in meer of mindere mate bepaald wordt door een genetische component (Stabell, 1984; Hansen *et al.*, 1991; Nielsen, 1998). Onderzoekers zijn tot deze conclusie gekomen, omdat uit allerlei onderzoeken bleek dat kweekvissen (vis als juveniel exemplaar uitgezet in een riviersysteem) een lager *homing* succes hebben dan natuurlijk geproduceerde salmoniden, terwijl de overleving op zee even hoog is tussen beide groepen. Ook het feit dat zij bij hun oriëntatie op zee gebruik maken van de stand van hemellichamen en een bicoördinaatsysteem duidt op een genetische component.

3.4.3 Landlocked populaties

Er komen ook land-locked populaties (deze worden *ouananiche* genoemd: van de zee afgesloten populaties) van Atlantische zalmen voor. Deze vissen vertonen nog wel een trekgedrag. De volwassen vissen paaien in de beken die in een meer uitmonden en de jonge vissen groeien hier gedeeltelijk op. Later, na smoltificatie, trekken ook zij naar de diepere delen van meren om verder op te groeien (lacustrine levenswijze).

Er komen ook land-locked populaties voor die niet in meren kunnen opgroeien en hun gehele leven in de rivier/beek doorbrengen. Land-locked populaties in Europa zijn waarschijnlijk tijdens de laatste IJstijd (ongeveer 10.000 jaar geleden) ontstaan. Toen werden grote massa's land omhoog gestuwd door het optrekkende ijs en zijn bepaalde meren voor vissen afgesloten geraakt (Berg, 1985). In een zijrivier van de Namsen

(Noorwegen) leeft een land-locked zalmpopulatie, die zijn gehele leven op de rivier moet doorbrengen. In Noord-Amerika en Zweden zijn ook niet-migrerende salmonidenpopulaties (Noord-Amerika: *Salmo salar sebago*) bekend, hoewel het leefgebied van deze populaties niet afgesloten is van de zee (Mills, 1989). De lengte en het gewicht van niet-anadrome populaties kunnen grote verschillen vertonen. In Noord-Amerika komen zowel populaties voor waarbij de geslachtsrijpe vrouwelijk zalmen groter dan 60 cm worden met bijbehorende gewichten van 4 tot wel 20 kg. Maar er zijn ook rivieren bekend in Noord-Amerika, waar de geslachtsrijpe vrouwelijke zalmen maar gemiddeld ongeveer 10 cm worden. Ook in Noorwegen (Mellingselva, zijrivier van de Namsen) worden de vrouwelijke zalmen maar 14 tot 23 cm groot (Klemetsen, 2003).

3.4.4 Migratie naar paaigebieden

Zeefase

Het intrekmoment naar het zoete water blijft een mysterie, ondanks het vele onderzoek dat daarnaar is verricht. Uit diverse onderzoeken blijkt dat licht, temperatuur, afvoer, stroming, turbulentie en gradiënten in b.v. zoutgehalte en andere klimatologische omstandigheden een rol spelen bij de bepaling van het exacte intrekmoment naar het zoete water. Afhankelijk van de populatie (korte intrekperiode of juist een langere intrekperiode), de rivierlengte (snellere fluctuaties in afvoer en temperatuur) zijn relaties tussen de variabelen en het exacte intrekmoment duidelijk of minder duidelijk gecorreleerd.

Ad 1. Licht

De relatie tussen licht en het intrekmoment van zout naar zoet is voor de afzonderlijke zalmsoorten waarschijnlijk verschillend. Pacifische zalmen trekken gedurende het intrekmoment van zee naar de rivier in het algemeen juist gedurende de dag (Mills, 1968; Banks, 1969). Salmoniden trekken bij turbulent water zowel 's nachts als overdag, waarbij Atlantische zalmen een lichte voorkeur voor migratie gedurende de nacht lijken te hebben.

Ad 2. Temperatuur

Diverse onderzoeken hebben getracht een correlatie te vinden tussen de temperatuur en het intrekmoment. Ondanks dat er soms de beschikking was over meerdere temperatuurseries, kon er geen duidelijk verband gevonden worden. Power (1981, in: Mills, 1989) en Stewart (1973) concluderen dat het binnentrekken van de migrerende zalmen wordt bepaald door een geschikte zee- en riviertemperatuur. Uit dit onderzoek volgt dat de vissen in de noordelijke regionen gedurende een kortere tijd goede omstandigheden vinden om binnen te trekken.

Ad. 3. Afvoer, stroming, turbulentie en gradiënten in bijvoorbeeld zoutgehalte

Uit enkele telemetrie onderzoeken is vast komen te staan dat salmoniden in het estuarium zich in eerste instantie passief met eb en vloedstromingen laten meevoeren. Op het moment dat een vis wil binnentrekken, zwemt de vis tegen de stroom in of laat zich tegen de bodem zakken, waar de stroomsnelheid lager is. Op het moment van omkeren

van de stroomrichting door het opkomende zeewater zwemt de vis de rivier op, deels geholpen door de stroming. De vis verplaatst zich, onder natuurlijke omstandigheden, tot boven de grens waar de invloed van eb en vloed merkbaar zijn. Meestal geschiedt dit binnen 24 uur en het lijkt alsof de vis nauwelijks tijd nodig heeft om zich fysiologisch aan te passen aan het zoete water.

Een licht verhoogde afvoer kan er bijvoorbeeld voor zorgen dat MZW zalmen vroeg in het seizoen optrekken, terwijl *grilse* pas later in het seizoen optrekt (Laughton, 1991). Naast deze populatie-dynamische aspecten spelen ook aspecten als de grootte van het estuarium en seizoen een rol.

In Laughton (1991) en Vriese & Wiegerinck (1991) blijkt dat na een (licht) verhoogde afvoer een toename van de vangsten ontstaat, op het moment dat de afvoer alweer aan het afnemen is.

De morfologie van een rivier is in deze context ook belangrijk. Er bestaan duidelijke verschillen in afvoercharacteristieken tussen lange en korte rivieren. Bij korte rivieren is de afvoer minder stabiel en waterstanden fluctueren meer dan bij grote rivieren. Bij korte rivieren komt bij een lage afvoer vaak een deel van de bedding droog te liggen. De relatie tussen een migratie en afvoer is het duidelijkst bij kortere rivieren (Banks, 1969).

Salmoniden kunnen met behulp van thermo-receptoren en geur-receptoren kleine verschillen in geur en temperatuur waarnemen. Deze verschillen ontstaan in waterlagen die niet optimaal gemengd zijn, b.v. bij de instroom van zoet naar zout ontstaat een grensvlak zoet/zout. Salmoniden verplaatsen zich steeds door deze grensvlakken (thermocline / rheocline). Hierdoor kunnen ze zich oriënteren als het donker is en ook onder troebele omstandigheden.

Ad 4. Andere klimatologische omstandigheden

In diverse studies is gekeken naar de effecten van regen, wind, getijde en bewolingsgraad en maanstanden (Day, 1887; Huntsman, 1939, 1948; Hayes, 1953, in Banks, 1969). De conclusies van deze onderzoeken zijn niet gelijklopend. Banks (1969) stelt dat in het algemeen kan worden geconcludeerd dat landinwaartse wind met hoge waterstanden het effect van een toename in de afvoer (Engels: freshets) positief beïnvloed. Waarschijnlijk wordt dit veroorzaakt door het feit dat het zoete water met geurstoffen geconcentreerder en dichter onder de kust blijft. Dit komt overeen met de historische gegevens over de zalmvangsten in het Nederlandse rivierengebied tussen 1850 en circa 1930. Een west- tot noordwestenwind werd de zalmwind genoemd en in deze perioden was de vangst aan zalm meestal het grootst.

Over de migratiesnelheid op de oceaan en dicht onder de kust is weinig bekend.

Zoetwaterfase

Gedurende de zoetwaterfase trekken migrerende salmoniden met een snelheid tussen de 14,3-26,0 km per dag omhoog over relatieve korte afstanden. Bij langere afstanden (maximum 128 km) is het gemiddelde

20 km per dag (Bij de Vaate & Breukelaar, 1999). Dit gemiddelde komt goed overeen met het gemiddelde van andere telemetrische onderzoeken, zoals in de Loire en Ill (Bij de Vaate & Breukelaar, 2001).

De vissen hebben een positieve rheotaxis op stroming (ze zwemmen tegen de stroom in) en bewegen zich langs grensvlakken. Dit zijn vlakken tussen waterlagen met een verschillende temperatuur (thermoclines), stroming (rheoclines), verschillende concentraties geurstoffen of andere fysische kenmerken. De vissen rusten voornamelijk overdag in diepere poelen of achter obstakels (Webb, 1989; Laughton, 1991). De rustperiode wordt benut om weer op krachten te komen (Jones, 1959) en om zich te oriënteren. Salmoniden kunnen, met name in langere rivieren, wel meer dan een jaar verblijven alvorens te paaien. Waarom de vissen zolang op de rivier verblijven is niet bekend, de vissen hebben in zee immers betere groeiomstandigheden.

Overshooting en Backtracking

Het verschijnsel backtracking is beschreven in Ricker & Robertson (1935; geciteerd in Hasler, 1966) en in Wickett (1958; geciteerd in Hasler, 1966).

Backtracking is het vermogen van salmoniden om bij de terugkeer naar de geboorterivier een vergissing in de navigatie, te herstellen.

Vergissingen kunnen optreden als een vis tijdens de migratie de (zij)rivier voorbijtrekt (overshooting) en als de vis de verkeerde (zij)rivier optrekt. Het herstelvermogen berust waarschijnlijk op het feit dat salmoniden zich laten leiden door de stroming en een geurspoor. In principe volgt de vis de sterkste stroming, waarbij de vis steeds op het grensvlak tussen sterke en minder sterke stroming (rheocline) zwemt. Ook probeert de vis op het grensvlak van een geurspoor te zwemmen. Wordt een geurspoor na verloop van tijd niet meer gevonden, dan zal de vis teruggaan en proberen het spoor weer op te pikken. Dit verschijnsel wordt ook beschreven bij het verplaatsen van met zenders uitgeruste vissen in zoet water (Heggberget *et al.*, 1988).

3.5 Voortplanting

3.5.1 Paaigedrag en bevruchting

Tegen het eind van de herfst hebben de paarijpe dieren zich verzameld in stroomkommen (*pools*). Vrouwtjes arriveren in november en december als eerste op de paaiplaatsen. Een paaiplaats wordt *redd* genoemd. De locatie van deze *redd* is meestal aan het eind van een stroomkom (*pool*), waar de waterdiepte weer afneemt en de stroomsnelheid hoger wordt. Jones (1959) beschrijft het gedrag tijdens het paaien van zalm, waargenomen door observaties vanuit een observatietank.

1. Het vrouwtje onderzoekt het grindbed en doet enige pogingen om een kuil te maken.
2. Enkele mannetjes vechten ondertussen onderling. Het vechten bestaat meestal uit het imponeren van de tegenstander met open bek, onderling contact en verwondingen kunnen voorkomen.. Een mannetje blijkt dominant en stoot tegen het vrouwtje

3. Het vrouwtje concentreert zich op het uitdiepen van het paaibed. Het mannetje verjaagt opdringende mannen en indringende vrouwtjes.
4. Als het paaibed ongeveer 15 cm diep is, gaat het vrouwtje erin liggen. Het mannetje vergezelt haar en duwt met zijn hele lichaam tegen haar aan. Hom en kuit komen gelijktijdig vrij als de vissen in het paaibed liggen. Tijdens het lozen van de geslachtproducten hebben beide vissen de bek open. Het mannetje schudt (quivers) bij het vrijlaten van hom.
5. Daarna zwemt het vrouwtje iets stroomopwaarts van de redd en door staartbewegingen bedekt zij de eieren met grind en begint zij aan de voorbereiding van het volgende paaibed.
6. Deze stappen kunnen verschillende malen herhaald worden.

Voorafgaand aan de werkelijke paai, is er een heel scala aan gedragingen van zowel de mannelijke als de vrouwelijke vissen, inclusief het gedrag van indringers (intruders) die aan de paai willen deelnemen. Jones (1959) beschrijft dit tot in detail en korthedshalve wordt hiernaar verwezen.

De eieren worden dus in meerdere malen (in pockets) afgezet op bepaalde plaatsen in het paaibed. De totale paaiperiode bij individuele Europese zalmen kan 18 tot 75 dagen duren. Hoe noordelijker hoe eerder de zalmen paaien. In Rusland beginnen zalmen al in september te paaien, in Spanje pas in december of januari (Schneider, 2002). De paai kan onderbroken worden door koude of verhoogde afvoeren.

Het dominante mannetjes hoeft niet het grootste mannetje te zijn. Grootte van de kop en haakbek (*kype*) zijn ook van invloed. Het dominante mannetje wordt vaak op het moment suprême vergezeld van subdominante mannetjes of *male parrs*. De mannetjes kunnen elkaar verwonden tijdens het vechten, meestal leidt dit niet tot bloedvergieten (Jones, 1959). Ook *male parrs* worden aangevallen (Hutchings & Myers, 1985). *Male parrs* kunnen tot 65% van de eieren van een vrouwtje bevruchten. Bij zalm komen geslachtrijpe mannelijke en vrouwelijke *parrs* (*precocious male / female parr*) voor, met name in niet-anadrome zalm populaties (Oliva, 1981; Klemetsen *et al.*, 2003).

3.5.2 Sex-ratio bij de voortplanting

In de Big Salmon river werd een sex-ratio van 1 mannetje op 1,93 vrouwtjes vastgesteld bij 1ZW vissen. Op de totale populatie was het 1 mannetje per 2,58 vrouwtjes zonder onderscheid te maken tussen vissen die voor de eerste keer of al meerdere keren hebben gepaaid (Jessop, 1986).

In Finland is een geslachtsverhouding vastgesteld aan de hand van uiterlijke kenmerken van de Atlantische zalmen gedurende 14 jaar (Niemela *et al.*, 2000). Uit de gegevens blijkt dat de mannetjes iets vaker voorkomen in de totaal score (58%) op een totaal van ruim 31.542 vissen.

Opmerkelijk is dat bij de *kelts* (weer afzakkende zalmen) het percentage vrouw hoger ligt dan bij de optrekkende vis (dit houdt in meer sterfte bij mannetjes tijdens en na de paai en overwintering). Van de 2ZW en 3ZW cohort is echter het grootste deel weer vrouw, deze grotere vrouwtjes produceren meer en grotere eieren per kilogram lichaamsgewicht. Deze eieren zijn beter levensvatbaar.

In Britse rivieren ligt de verhouding bij naar zee trekkende *smolts* vaak in het voordeel van vrouwen (64%). De sexratio van terugkerende vissen is vaak 60-70% vrouw en 30-40% man (Shearer, 1992). Hier lijkt een probleem te ontstaan doordat er meer vrouwtjes dan mannetjes zijn. Problemen geeft dit niet omdat de mannetjes promiscue (paaien met meerdere vrouwtjes) zijn en er *precocious male parrs* voorkomen.

3.5.3 Paaigronden

De paaigronden van de Atlantische zalm bevinden zich in bovenlopen van rivieren. Voor de Rijn zijn dit zijrivieren als de Ruhr, Sieg, Ill, Ahr, Moezel, tot beken in Zwitserland. Zalm en zeeforel zijn kieskeurig in het bepalen van de *redds*. Crisp en Carling (1989; geciteerd in Elliott *et al.*, 1992) stelden het volgende vast:

- Het percentage fijn sediment (<1 mm diameter) in het paaibed was meestal < 15%. Porositeit van het paaibed lag tussen de 0,16 en 0,35.
- De stroomsnelheid lag boven de 15 cm per seconde op 0,6 maal de diepte van het water en was minder dan twee maal de lichaamslengte van het vrouwtje (per seconde).
- De diepte van het water ter plekke van het paaibed is dieper dan de hoogte van de vis, circa 0,2 maal de lichaamslengte.
- De redd was circa 3,5 maal de lengte van het vrouwtje (gezien in de stroomrichting) en 0,3 tot 0,6 maal de lichaamslengte (gezien dwars op de stroomrichting).
- De meeste eieren werden dicht bij elkaar afgezet, een klein deel lag verspreid in het paaibed.

Zie paragraaf 4.13 voor meer specifieke eisen.

3.5.4 Sterfte na de paai

Niet alle vissen die de paai overleven bereiken de zee. Van de uitgemaide zalmen sterft een hoog percentage door directe uitputting. Door schimmelaantasting, uitputting en predatie sterven op weg naar zee nog vele exemplaren. Het sterven van vissen na de paai is een fysiologisch verschijnsel. Bij een afname van het lichaamsgewicht van circa 40% of meer, treedt bij diverse organismen een verstervingsproces op.

Van de Rijnzalm zijn geen sterftepercentages bekend, maar op basis van buitenlandse literatuur mag worden aangenomen dat circa 90% sterft na de paai. Echter, bij korte rivieren in het westen van Schotland ligt het sterftepercentage bij zalmen veel lager (circa 65%).

Uit onderzoek (o.a. Jensen, 1968) is gebleken dat previous spawners altijd dezelfde rivier optrekken als de eerste keer. Het strayingpercentage bij deze categorie vissen is dus 0%. In de meeste gevallen keren de 1ZW vissen het volgende jaar weer terug om nogmaals te paaien. Klemetsen *et al.* (2003) beschrijft dat 2ZW en oudere vissen meestal om de twee jaren terugkeren om te paaien.

Vissen na de paaiperiode sterven vaak door uitputting nabij de paaiplaats of op weg naar de zee. Door *kelts* te vangen en te laten herstellen (reconditioneren) is men verzekerd van gezonde ouderdieren (Hambrook & Hare, 1993; Piggins, 1963), die grotere en meer eieren leveren dan

1ZW vissen. Het vangen van *kelts* voor het produceren van nakomelingen of consumptie heeft biologisch en sociaal gezien voordelen boven de vangst van nieuw aangekomen vissen uit zee.

3.5.5 Gonaden en fecunditeit

Door de complexe populatiestructuur van zalmen varieert de fecunditeit sterk. Als algemene regel geldt dat de aantallen eieren en de grootte toenemen met de lichaamslengte van het vrouwtje (Thorpe *et al.*, 1984; Glebe *et al.*, 1979).

Tabel 3.2 Verzamelde gegevens omtrent gonaden en fecunditeit van zalm.

Regio	Lengte/gewicht	Absoluut aantal eieren	Relatieve Fecunditeit Ei/kg	GSI	Maand	Ref.
Newfoundland	Dwergvorm residente populatie	33			?	1
Kola Peninsula, Varzuga R	2ZW	Max. 17892			?	1
Restigouche R. New Brunswick	3ZW prev. spawners	Gem. 12606 Gem. 16585				1
Miramichi R., New Brunswick	Prev. spawners, 82.1 cm		1331			1
Miramichi R., New Brunswick	1ZW		2035			1
Kola Peninsula, Varzuga R	?		1953-3084			1
Newfoundland	Gemiddelde van 10 rivieren (n=2440)		1278-2500			1
Noorwegen?	Mannetjes Mannetjes			0,4 3,2	Juli Paai	2
Noorwegen?	Vrouwtjes Vrouwtjes			2,8 28,6	Juli Paai	2
Almond, Scotland	1ZW, 63 cm, n = 66 2ZW, 81.9 cm, n = 38	4824+/-162 8820+/-391			Net voor paai	3
Rocky Brook New Brunswick	Vorklengte 65-80 n=28	$Y = -10250 + 215,7 * VL$			Paai	4
Magaguadavic New Brunswick	Vorklengte 65-80 n=18	$Y = -16498 + 316,9 * VL$			Paai	4
Big Salmon R. New Brunswick	Vorklengte 50-90 n = 31	$Y = -9756 + 226,7 * VL$			Paai	4
St. John R New Brunswick	Vorklengte 65-90 n = 16	$Y = 3904 + 69,0 * VL$			Paai	4
Imsa (Noorwegen) Anadroom	Vrouwtjes Mannetjes (<i>parr</i>)			22,2 4,1 (8,0)		5
Imsa (Noorwegen) Resident	Vrouwtjes			17,3		5
Schotland, North Esk 1961 en 1972	Vrouw	$\log_{10} Y = 3,0668 \log_{10} VL - 1,9955$				6
Schotland, Meig 1961 en 1972	Vrouw	$\log_{10} Y = 2,3345 \log_{10} VL - 0,5333$				6
Schotland, North Esk 1987 en 1988	Vrouw N=60 59.5-92 cm VL	$Y = 297,6 * VL - 13126,3$				6
Schotland	Vrouw	$\log_{10} N = 2,3345 \log_{10} L - 0,582$				7

1= Klemetsen *et al.*, 2003. 2 = Jonsson, Jonsson & Hansen, 1997. 3 = Thorpe *et al.*, 1984. 4 = Glebe *et al.*, 1979. 5 = Fleming, 1998. 6= Shearer, 1992, 7= Mills, 1970. Y = aantal eieren, n = aantal waarnemingen, VL = vorklengte. GSI- gonado-somatische index - de verhouding tussen het gewicht van de gonaden en het gewicht van het gehele lichaam van de vis.

Het absolute aantal afgezette eieren is erg variabel. Dit wordt veroorzaakt doordat de relatieve fecunditeit tussen de jaren kan verschillen met een factor 1,5 tot 2, de jaarlijkse variatie in sex-ratio en het verschil in lengte van de vrouwelijke zalmen. Bij vissen van dezelfde lengte hebben 1ZW vissen (55 tot 70 cm) een iets hogere fecunditeit dan oudere leeftijdsgroepen (Thorpe *et al.*, 1984).

Shearer (1992) noemt voor een aantal rivieren in Schotland waarden variërend van 4460 tot 7706 eieren voor vrouwtjesvissen van 70 cm VL (vorklengte) (zie ook Tabel 3.2).

3.5.6 Duur van de reproductieve levensfase

Het meerdere keren paaien van een vissoort tijdens zijn of haar leven heet iterparus. Atlantische zalmen zijn *iterparus*, in tegenstelling tot de Pacifische zalmen, die bijna allemaal sterven na het paaien (*semelparus*). De Atlantische zalmen die de paai overleven en terugkeren naar zee worden *kelts* of hengsten genoemd. Op zee sterft alsnog een bepaald aandeel. Het percentage Atlantische zalmen in Europa, dat herhaald aan de paai deelneemt is 11% (range 0.7 – 42.5 over 8 generaties, Fleming, 1998). In New Foundland, New Brunswick en Labrador ligt het percentage *repeated spawners* tussen de 9.7 en 85.2% (Cunjak *et al.*, 1998).

3.6 Ontogenese

3.6.1 Ei-stadium

De zalm is een lithofiele soort, waarbij de eieren en het broed zijn verborgen in kuilen in het substraat (of nesten; Engels: *redds*). De nesten worden niet bewaakt. Het voortplantingsgedrag van de soort is gericht op het optimaliseren van de omstandigheden voor de eieren resp. embryo's en *alevins*. Als belangrijke variabelen van het paaibed worden genoemd: waterdiepte, stroomsnelheid, permeabiliteit van het substraat, substraat-type (korrelgrootte; grootteverdeling), watertemperatuur, zuurstofgehalte en pH. Het zuurstofgehalte van het water speelt een grotere rol bij het overlevingspercentage dan de watertemperatuur. De eieren hebben veel zuurstof nodig en bij een te laag zuurstofgehalte verschimmelen ze snel. Dit gebeurt o.a. als er veel fijn zand in de *redd* komt. Mechanische- en temperatuursschokken hebben een negatieve invloed op de overleving tot het oogpuntstadium (Jones, 1959). De eieren ontwikkelen zich optimaal bij temperaturen van 1,5 tot 9 °C.

Een overzicht van de verschillende levensstadia van de Atlantische zalm is gegeven in Tabel 3.1.

De eieren zijn geel/oranje gekleurd en in het beginstadium kleverig. De diameter ligt tussen de 5,4 en 7,6 mm (Glebe *et al.*, 1979). Kazakov & Lyashenko (1987) vonden geen relatie tussen het aantal zoetwaterjaren

en de ei-grootte. Tussen het aantal zeewinters bestond wel een verschil, oudere exemplaren hadden grotere eiddiameters. De ei-diameter varieerde tussen de 6,16 mm (103 mg) en 6,86 mm (155 mg). Fleming noemt 105 mg (range 94-127) als eigewicht voor anadrome Atlantische zalmen en 87 mg (range 72-116) voor residente Atlantische zalmen (Fleming, 1998) In de rivier Almond (Schotland) was gemiddelde minimum ei-diameter 5,36 mm en de gemiddelde maximum diameter 6,09 mm (Thorpe *et al.*, 1984).

De relatie tussen eigrootte en lengte van *fry* is volgens Glebe *et al.* (1979) $Y = -1,26 + 2,98X$ (y = eigrootte in mm en X = total *fry* lengte).

3.6.2 Embryonale en larvale stadium (*alevin* en *fry*)

Op het moment dat de eieren uitkomen hebben de vrijzwemmende embryo's (*alevins*) een dooierzak. Ze verblijven nog steeds in de *redd* tussen de interstitiële ruimtes. De habitateisen voor deze *alevins* zullen niet veel afwijken van de eisen van het eistadium. Tussen de 2 en 8 °C ontwikkelen de *alevins* zich normaal. De groeisnelheid neemt bij hogere temperaturen af. De samenstelling van het grindbed bepaalt de mate van compactie (inzakken van het grindbed) na de paai. Een hogere mate van compactie beïnvloedt het overlevingspercentage negatief. Ook bepaalt de grindbedsamenstelling de mate van *entrapment* (ingesloten raken) van *alevins* die het grindbed willen verlaten. Het percentage *entrapment* neemt ook toe met het aandeel fijne deeltjes in het grindbed. Een hoog aandeel zand in het grindbed leidt er tevens toe dat eieren vroegtijdig uitkomen (*premature alevins*) en leidt tot een lager overlevingspercentage.

Gedurende circa drie tot vier weken heeft het dooierzakbroed (*alevin*) een negatieve *phototaxis*. Ook als de dooierzak al is opgeteerd, blijven de broedjes (*fry*) nog enkele dagen tot weken tussen het grind. Op een gegeven moment zwemmen de larven naar het open water en zwemmen naar het wateroppervlak (positieve *phototaxis*). Aan het oppervlak happen zij lucht om de zwemblaas te vullen en daarna keren zij terug naar de ruimtes tussen het grind. Eenmaal buiten het grindbed heeft het broed een positieve *rheotaxis*, zij zwemmen tegen de stroom in (Jones, 1959). Over specifieke habitateisen van de embryo's is weinig bekend in de literatuur, vergeleken met de oudere levensstadia.

3.6.3 Juveniele stadium (*parr*)

In het juveniele stadium wordt onderscheid gemaakt tussen *fry* en *parr* (stadium I t/m III), hoewel sommige auteurs ook *fingerlings* onderscheiden.

De pas uitgekomen larven verspreiden zich zowel stroomopwaarts (max. 166 meter) als stroomafwaarts (circa 700 meter) van de *redd* (Shearer, 1992).

Op het moment dat de *alevin* het paaibed verlaat (*hatch*), zal *fry* proberen een territorium te bezetten, meestal nabij de *redd*. Daarbij treedt agressie tegen soortgenoten op. In de tussentijd leert de larve (*fry*) ook prooiën te bemachtigen (exogene voedselopname).

Fry en *parrs* bezetten een territorium. Het territorium wordt niet actief verdedigd. In een territorium heeft de *parr* één of meerdere "stations". Van hieruit onderneemt de *parr* foerageeractiviteiten. Nabij het station of stations is de *parr* wel agressief.

Waar de *parr* verblijft is de stroomsnelheid laag. De jonge zalm laat zich tot de bodem zakken en laat zich door het uitspreiden van de relatief grote borstvinnen tegen het substraat aandrukken door de geringe waterstroom (*nose-velocity*). Hierdoor wordt geen energie verspeeld en komt meer energie ter beschikking van de groei. De stations liggen bij voorkeur wel in een gebied waar veel stroming plaatsvindt, zodat de kans dat er veel prooien voorbij komen, ook groot is. Vaak is een station dus gepositioneerd achter of net naast een wat grotere steen of tak (*homestone*). Omdat de verschillende leeftijdsklassen van de *parrs* verschillend voedsel tot zich nemen (o.a. het voedsel verschilt in grootte), kunnen de leeftijdsklassen overlappende territoria en stations hebben.

Dichtheden

De dichtheden waarin *fry* en *parrs* voorkomen wordt bepaald door:

- Abiotische factoren (waterkwaliteit, stroomsnelheid, habitatgeschiktheid)
- Biotische factoren (voedselaanbod, interacties met soortgenoten, predator-prooi relaties, enz).



Een *parr* (foto: Sportvisserij Nederland).

Naar de habitatgeschiktheid is veel onderzoek gedaan. De jonge zalmen komen meestal voor in ondiepere gedeeltes van de beek of rivier, de stroomversnellingen (*riffles*). Door de snelle en gebroken stroming heeft de jonge zalm indirect een beschutting tegen predatie. Diepere gedeeltes (*pools*) worden meestal bezet door oudere *parrs* of forellen of andere grotere (roof)vissen. De jonge zalmen zijn dan dus min of meer verplicht

gebruik te maken van deze ondiepere en snelstromende delen. Indien dit habitat niet voldoende voorhanden is treedt sterke concurrentie op. Dit geeft een dichtheidsafhankelijke (verminderde) groei, het niet kunnen bezetten van een territorium en uiteindelijk tot emigratie / uitspoeling en sterfte. De borstvin van zalm *parr* is circa 50% groter dan die van forel, waardoor de zalm *parr* zich beter in de stroming kan handhaven dan forel *parr* (Karlström, 1969).



Typisch habitat van een jonge zalm (bron: Hendry & Cragg-Hine, 2003, foto: Sue Scott)

Het benodigde territoriumoppervlak is afhankelijk van de lengte van de *parr*, de voedselvoorziening (productie van de rivier) en de inrichting van het habitat. Teveel dode takken of wortels (*instream cover*) belemmeren het foerageren, zowel fysiek als het waarnemen van prooien. Belangrijk bij de inrichting van het habitat is ook de mate waarin de *parrs* elkaar zien. Bij een open homogene bodemstructuur komen de *parrs* in lagere dichtheden voor dan in het geval er een aantal grote stenen (boulders) of takken liggen. Hierachter of hiernaast kunnen de *parrs* zich verschuilen. Ook bij een vergroting van de stroomsnelheid en de troebelheid neemt het oppervlak van het territorium af. Voor de uiteindelijke productie is ook het winterhabitat van belang. In de winter gaat een deel van de vissen in rust (zie smoltificeren) en daarbij is het van belang dat *parrs* voldoende schuilgelegenheid hebben. De schuilgelegenheid bestaat uit *instream cover*. Is deze gelegenheid er niet, dan komt de *parr* in een situatie terecht waarin hij moet concurreren met *parrs* die iets groter zijn (en waarvan het grootste deel volgend voorjaar smoltificeert). In deze situatie zal de *parr* niet voldoende voedsel kunnen opnemen (korte dagen spelen hierbij ook een rol met name in noordelijke gebieden) en is het energieverlies hoog omdat de *parr* zich moet handhaven in de stroom. Uiteindelijk zal de *parr* uitspoelen en sterven.

Ook zalm *parrs* hebben een *homing* gedrag. Sommige *parrs* waren in staat bij een verplaatsing van circa 240 meter in staat hun eigen plaats

weer te vinden. Vissen die stroomafwaarts werden verplaatst lukte dit beter dan vissen die stroomopwaarts werden uitgezet. Waarschijnlijk spelen geur en zicht een belangrijke rol bij dit *homing* proces (Shearer, 1992).

In het algemeen liggen de dichtheden zalm *parrs* tussen de 0,01 en 0,5 individu per m², met uitschieters tot 1,5 individuen per m² (Karlström, 1977). In de Noord-Zweedse rivieren kunnen in de winter concentraties van *parrs* voorkomen.

Soms komen *parrs* ook in poelen voor, waar ze in groepen verblijven, waarbij agressie niet of nauwelijks voorkomt. *Parrs* van verschillende stammen hebben een verschillende mate van agressie (ICES, 2004).

Uit de meeste onderzoeken is gebleken dat *fry* zich vestigt nabij *redds*. Lukt het *fry* niet om daar een territorium te vinden en te bezetten, dan zal het jonge broed zeer waarschijnlijk sterven door voedselgebrek en uitspoeling. Er zijn echter ook zalm *parrs* die zwerven over geschikte habitats, zonder een territorium te hebben. Deze vissen worden in sommige onderzoeken aangetroffen en worden *floaters* genoemd.

Juvenile zalmen vertonen een complex activiteitenpatroon gedurende de dag. Ze zijn niet uitsluitend gedurende de dag actief. Afhankelijk van het seizoen of lichtomstandigheden verplaatsen ze de activiteiten ook naar de schemer of de nacht. Als de watertemperatuur onder de circa 10^o graden zakt, wordt de activiteit gedurende de dag lager. Ze verblijven dan meer bij hun *homestone* en verleggen de activiteit naar de schemer en nacht. Dit is op zich vreemd want de *parrs* zijn zichtjagers. De verschuiving van de activiteiten houdt in dat de voedselopname lager is. Omdat de verbrandingssnelheid en verteringssnelheid lager zijn in de winter, is een verminderde foerageerefficiëntie in de winter niet zo erg als een verlaagde foerageerefficiëntie in de zomer. De reden dat de *parr* de activiteit verschuift naar de schemer en de nacht is de verminderde kans op predatie gedurende de schemer en de nacht. Gedurende de dag is de predatie van met name vogels en zoogdieren (poolkat, beren, otters en wezelachtigen) in de herfst en de winter hoog. Bedacht moet worden dat de waterstanden in de beekjes in de herfst en de winter vaak het laagst is.

In noordelijke regionen verplaatst de *parr* zich ook vaak naar diepere delen, zodat de *parr* niet ingesloten kan raken in het ijs (Johnston *et al.*, 2004).

3.6.4 Precocious male parrs

Het aandeel geslachtsrijpe *parrs* in een noord Zweedse rivier ligt tussen de 0 en 32%. De meest voorkomende leeftijdsgroep was 3⁺, dit zijn vissen in het vierde levensjaar. *Parrs* kunnen bij een leeftijd van een jaar en een groeiseizoen (1+) geslachtsrijp zijn. De oudste leeftijdsklasse was 6⁺ jaar. De leeftijdsopbouw en de lengte van de geslachtsrijpe *parr* varieert tussen de jaren, maar ook tussen rivieren. De mechanismen achter het al dan niet geslachtsrijp worden hangen af van de lengte van de winter en de groeiomstandigheden in het voorjaar. Een korte winter waarin de *parr* weinig vet verliest geeft een hoger percentage

geslachtsrijpe *parrs*. In zuidelijke regionen komen dus meestal meer van deze geslachtsrijpe *parrs* voor. De *parrs* van de 1⁺ klasse zijn circa 7,5 cm lang en hebben een gewicht van 3,5 gram. De grootste *parrs* zijn 20,4 cm en wegen 68,7 gram. Na het derde levensjaar neemt de groei van de *parr* nauwelijks meer toe.

Geslachtsrijpe *parr* mannetjes zijn kleiner bij dezelfde leeftijd als *smolts*. Voor het smoltificeren moeten de *parrs* een bepaalde lengte bereikt hebben in het najaar. Door het geslachtsrijp worden neemt de groeisnelheid echter af van de *parrs* (m.n. vetreserves worden gebruikt voor ontwikkeling van geslachtsproducten in de late zomer en de herfst), zodat ze niet kunnen smoltificeren (Heinimaa & Erkinaro, 2004).

Het percentage mature *male parrs* kan variëren van 6,2 tot 32% in de rivier Teno en zijrivieren (Heinimaa & Erkinaro, 2004), 57% in Newfoundland, 53% in Maritimes en 22% in Quebec. In Frankrijk varieert dit van 0 -100%, terwijl een gemiddelde van 10% is berekend voor het Russische Kola schiereiland. Het lagere aandeel mature *male parrs* in noordelijke streken wordt toegeschreven aan de slechtere voedselomstandigheden in de lange winterperiode waardoor veel lichaamsvet verbruikt wordt.

3.6.5 Smoltificeren en zeewaartse migratie

Afhankelijk van de breedtegraad van de rivier gaan *parrs* op een gegeven moment smoltificeren. Normaal gaan *parrs* die het jaar daarop pas smoltificeren in een soort winterslaap. Het tijdstip van smoltificeren is grotendeels genetisch vastgelegd, maar wordt geïnduceerd door prikkels vanuit de omgeving, zoals fotoperiodiciteit. Ook moet de *parr* voldoende groot ("drempellengte") zijn, het lichaam moet immers voldoende ontwikkeld zijn om een hoog zoutgehalte te kunnen verdragen. Door het bereiken van deze drempellengte en de juiste prikkels gaat het lichaam hormonen produceren, die leiden tot het smoltificeren. De kritische drempellengte is genetisch vastgelegd en verschilt per populatie en ras. In juni/juli van het jaar voorafgaand aan de smoltificatie is al een geringe bimodaliteit in de lengtefrequentie waar te nemen. De groeisnelheid van de kleinste vissen (OM = Onder Modaal) neemt af in de zomer en de groeisnelheid van de grootste vissen (BM = Boven Modaal) neemt toe in de zomer (Quak, 1993).

De zeewaartse migratie wordt geïnduceerd door de toename van de riviertemperatuur, hoewel geografische verschillen in drempelwaarden voor temperatuur bestaan. In noordelijke streken vertrekken *smolts* bij lagere temperaturen naar zee dan in bijvoorbeeld Ierse wateren (McCormick *et al.*, 1998. Jonsson, 1991 in: Byrne *et al.*, 2003). De lichthoeveelheid en temperatuur reguleerden de ontwikkeling van het smoltificeerproces. De totale hoeveelheid licht en de waterstand reguleerde de dagelijkse smoltmigratie. (Byrne, 2003). Lang geleden werd in Engeland ook al geconcludeerd dat de afvoer een prikkel is om stroomafwaarts te migreren. *The first spate in May, takes the smolts away* (Jones, 1959).

Tijdens de trek naar zee migreren de *smolts* met een snelheid van 5 tot 20 km per dag. In een uitzonderlijk geval wordt 70 km/dag genoemd. De lengte van de rivier bepaalt in hoge mate of de *smolt* snel zwemt(lange

rivier) of juist wat minder snel zwemt (korte rivier). Over het algemeen duurt de trek van *smolts* naar zee 10 tot 45 (Loire-Allier) dagen. In onze gematigde streken heeft de zee een temperatuur van 8-10 °C als de *smolt* de zee optrekt. Meer gegevens over overleving van de *smolts* komen beschikbaar bij een verdere uitwerking van onderzoeksgegevens van het transponderonderzoek dat uitgevoerd is in 2006 en 2007. Van 78 gemerkte *smolts* (uitgezet in Wupper en Sieg; beide zijrivieren van de Rijn) bereikten 36 exemplaren in 2007 de Noordzee (Ingendahl *et al.*, 2007)

3.6.6 Adulte stadium

De zalmen verblijven (afhankelijk van hun herkomst en leeftijd) in de zee bij Noorwegen, Faeröer of Groenland. Gewoonlijk verblijven zij daar op een diepte van circa 10 meter, in de nacht verblijven zij op grotere diepten. In sommige magen werden organismen aangetroffen die op een diepte van 300 meter leven. De foerageeractiviteit neemt af in de nachtelijke uren. Tijdens het foerageren zwemmen de zalmen met een snelheid van 0,5 tot 2,5 kilometer per uur. De zalmen foerageren in kleine scholen.

De groei en overleving van zalmen in de oceaan is vaak in verband gebracht met regionale indexen en co-variabelen. De NAOI (North Atlantic Oscillation Index) lijkt een goede voorspeller van de leeftijd van geslachtsrijpheid te zijn. Bij een toename van de NAOI van februari tot april neemt de zeeleeftijd voor geslachtsrijp zijn af. De NAOI in mei lijkt ook een goede indicatie te geven van de toename in lichaamsgewicht van *postsmolts* tot volwassenheid (Jonsson & Jonsson, 2004). De Baltische stammen blijven in de Oostzee.

3.6.7 Levensduur

De zalm groeit op in het zoete water en de maximale leeftijd in het zoete water, voordat de vis naar zee trekt is 7 jaar. Atlantische zalmen kunnen tot 5 winters op zee blijven. De maximale leeftijd is hiermee theoretisch 12 jaar. Volgens Fishbase is de maximale gerapporteerde leeftijd 13 jaar. Voor Europa wordt een gemiddelde leeftijd van terugkeerders/volwassen vissen van 4.1 jaar gegeven (Hutchings & Jones, 1998).

3.7 Groei, lengte en gewicht

3.7.1 Lengtegroei zoetwaterfase

De lengte die de zalm *parrs* aan het eind van het eerste groeiseizoen bereiken is afhankelijk van de populatieopbouw en de breedtegraad. In noordelijke regionen is de groei meestal langzamer dan in de zuidelijke regionen. Dit wordt veroorzaakt door de verschillen in daglengte. De groei van 0+ *parr* wordt positief beïnvloed door overstromingen en tijdelijke veranderingen in het habitat, zoals een hogere watertemperatuur. Oudere *parrs* reageren daar minder sterk op. Daarnaast spelen intra- en interspecifieke concurrentie en andere omstandigheden een grote rol. De groei van *parr* kan sterk variëren. Het is mogelijk dat 0+ *parr* in het najaar al een grotere lengte heeft dan 1+ *parr*. Het komt dan ook voor

dat 0+ *parr* in het volgende voorjaar al smoltificeert, terwijl de dan 2+ *parr* nog een jaar in het zoete water blijft. In het algemeen is de *parr* circa 15 cm als hij een *pre-smolt* wordt.

3.7.2 Lengtegroei zoutwaterfase

De groei van de *smolt* of *post-smolt* in het zoute water neemt toe ten opzichte van de groei in het zoete water. Aan het einde van de eerste zomer op zee hebben de vissen al een lengte bereikt van 35 tot 45 cm en deze vissen kunnen in het najaar aan de paai deelnemen. Een deel van de vissen blijft nog een winter op zee en bereikt in het najaar van het volgende jaar een lengte van 55 tot 70 cm (1ZW vissen). Vissen die twee winters op zee doorbrengen bereiken een lengte van circa 70-80 cm. Drie zeewintervissen bereiken lengtes van circa een meter. De werkelijke groei kan per individu sterk verschillen en is sterk afhankelijk van de voedselomstandigheden op de zee of oceaan (Mills, 1970). In Fishbase wordt een maximum lengte van 150 cm genoemd voor het mannetje en 120 cm voor het vrouwtje.

De Nederlandse benamingen voor 1 ZW vis is Jacobszalmen, in het buitenland worden deze categorie vissen vaak *grilse* genoemd. 2ZW en 3ZW exemplaren werden kleine zomerzalmen en grote zomerzalmen genoemd. 2ZW vissen die in de periode november tot mei werden gevangen werden winterzalmen genoemd.

Tabel 3.3 Gemiddelde MSA (Mean Smolt Age) en gemiddelde lengte per jaarklasse van zalm in verschillende Europese landen (Bron: Hutchings & Jones, 1998).

Land	MSA	1ZW	2ZW	3ZW
Noorwegen	2,6-5,4	49-67	73,8-90,3	>90
Ierland	1,75-2,24	60-63,7		
Engeland	1,11-2,07			
Schotland	2,03-2,71	60,5	74	88
Frankrijk	1,04-1,57	57-65	75-78,7	
Spanje	1,15-1,36			
Nederland ¹⁾		61-67	83-91	>103
Nederland ²⁾	1,8	64	79	

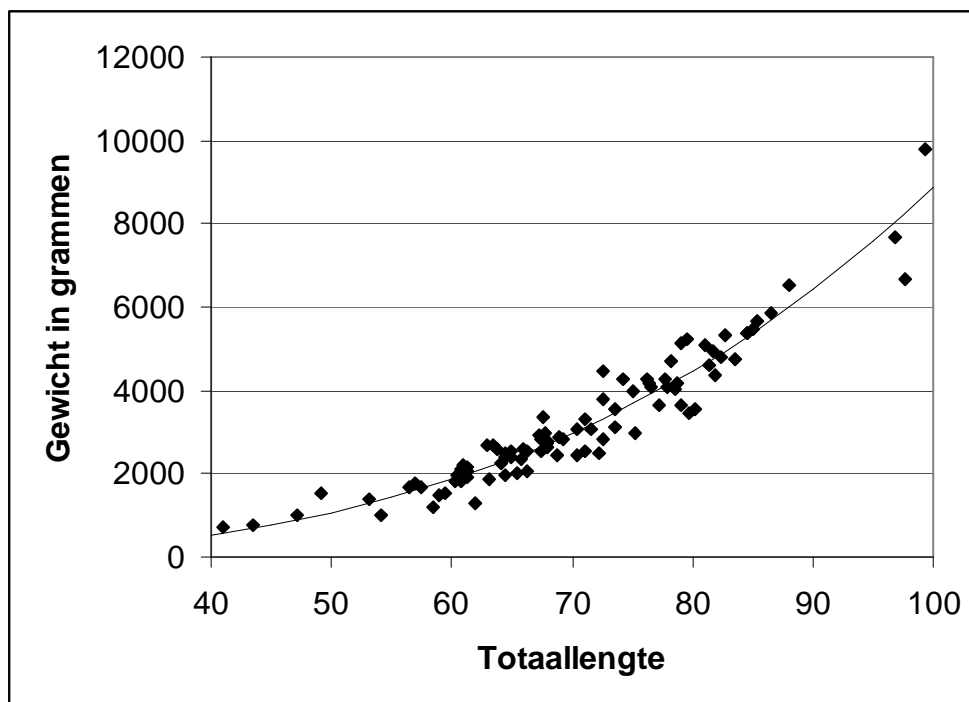
¹⁾: de Groot, 1989. ²⁾: Laak & Vriese, 2001.

3.7.3 Gewicht

Het maximale gerapporteerde gewicht van een zalm is 46,8 kg (www.Fishbase.org). In de Teno (Noorwegen/Finland) is een record gevestigd in 1928 door de vangst van een vis met de hengel van 35,9 kg. Er gingen in het verleden geruchten dat vrouwen de grootste zalmen vingen. Dit zou veroorzaakt worden door de geurstoffen die de vrouw overdraagt op het aas, meestal een kunstvlieg (zalmvlieg). In hoeverre dit waar is, is nooit echt onderzocht, maar het feit is wel dat sinds 1920 in Engeland het hengelrecord voor zalm op naam staat van Miss Ballantyne.

3.7.4 Lengte-gewicht verhouding

Van vele zalmpopulaties zijn lengte-gewicht verhoudingen bekend. Van de Nederlandse situatie zijn zalmen gevangen voor de Nederlandse kust ten behoeve van een telemetrie project. De lengte-gewicht verhouding voor de zalm is berekend als $G=a*(TL)^b$, waarbij $a = 0,006604$ en $b = 3,0643$ ($r^2 = 0,9587$) (Klein Breteler & de Laak, 2003). Er zijn 94 vissen gewogen met een lengte tussen 41,0 cm TL en 99,3 cm TL. Een zalm met een lengte van 41 cm weegt volgens de formule 578 gram; een zalm met een lengte van 99 cm weegt 8610 gram. De spreiding van de gewichten is in de volgende grafiek weergegeven.



Figuur 3.2 Spreiding van de individuele gewichten van zalm en het gewicht volgens de lengte-gewicht relatie (bron: Klein Breteler & de Laak, 2003).

3.8 Voedsel

3.8.1 Zoetwaterfase

Het pas vrijzwemmende *fry* eet plantaardig plankton en op latere leeftijd dierlijk plankton. In juni, bij een lengte van circa 3,6 cm bestaat het dieet voor het grootste deel uit *Ephemeroptera* (nimfen van meivliegen), *Chironomiden* (muggelarven en poppen) en *Trichoptera* (caddis vlies, larven van schietmotten/kokerjuffers). Daarnaast werden er nog wat *Plecoptera* (nimf van steenvliegen) en terrestrische organismen aangetoond in de maaginhouden van zalmen in de rivier Forss, Noord Schotland (Frost, 1950). Voor *parrs* in dezelfde rivier bestond het dieet uit dezelfde families van insecten, waarbij de families *Trichoptera* en *Coleoptera* een hoger aandeel hadden dan bij *fry*.

De maaginhoud van zalm *parrs* in een rivier bestond voor circa 65% van het volume (en bijna 100% *frequency of occurrence*) uit *Tricoptera*. *Ephemeroptera* en *Plecoptera* en terrestische fauna kwamen in circa 5% voor. *Megaloptera*, *Hemiptera*, *Odonata*, *Coleoptera*, *Diptera*, *Mollusca*, *Crustacea* en *Hirundea* kwamen op basis van hooguit enkele procenten voor. Vis werd niet aangetroffen in de zalm *parrs*.

De verhoudingen van de verschillende voedselitems verschilt per jaar, per periode en tussen de locaties in de rivier. In Newfoundland werd de voedselsamenstelling van estuariene en rivier *parrs* onderzocht. De *parrs* die in de rivier verbleven hadden naar verhouding minder of geen *Amphipoden* gegeten, meer *Diptera*-achtigen en veel minder terrestische invertebraten en vliegende insecten, dan hun estuariene soortgenoten (Cunjak, 2000).

3.8.2 Zoutwaterfase

Hoewel er meer informatie over de Atlantische zalm in de mariene fase wordt verzameld, weten we nog steeds weinig over voedsel en voedselzoekgedrag in de oceaan. De post-*smolt* eet in het estuarium invertebraten (chironomiden en crustacea vnl. *Gammarus*) en in latere stadia komt ook vis voor als voedselitem. Soms worden in het post-*smolt* stadium ook zandspiering (*Ammodytes* sp.) gegeten, maar ook larven van haringachtigen (*Clupidae* sp.) en krill (*Euphausidae*) komen voor. Krill wordt voornamelijk gevangen door met de bek open te zwemmen (*filter feeder*), waarbij het krill op de kieuwbogen wordt verzameld en later wordt doorgeslikt. Het dieet is sterk afhankelijk van de plaats, seizoen en de variatie in het soortenaanbod. *Smolts* komen voor in gebieden met een watertemperatuur van 8 tot 10 °C aan het oppervlak.



Kop van een volwassen zalm (foto: Sportvisserij Nederland)

Salmoniden zwemmen in de oceaan voornamelijk aan de oppervlakte, waar ze crustacea, vis en inktvissen eten. Zij foerageren in gebieden met

een watertemperatuur van 4 tot 10 °C aan het oppervlak. Door het eten van Crustacea (garnalen) krijgt het vlees van de zalm de karakteristieke oranje-roze kleur.

Zalmen die terugkeren naar de kust om de rivier op te trekken eten voornamelijk haring en zandspierungen. Tijdens de migratie in het zoete water eet de zalm niet of nauwelijks. In slechts 10% van de gevallen werden voedselitems aangetroffen in de magen van Atlantische zalmen (Hansen & Quinn, 1998).

3.9 Overlevingspercentages in de verschillende levensstadia

Net als alle andere organismen staat de zalm in alle levensfasen bloot aan allerlei gevaren. De sterfte in bepaalde levensfasen is hoog. Met name in de smoltificatiefase en de zeefase is de sterfte erg hoog. De overleving in de natuur is moeilijk te bepalen. Ook de behaalde resultaten moeten met enige voorzichtigheid geïnterpreteerd worden. Sommige auteurs bedoelen met de overleving van ei tot *smolt* de periode dat de *smolt* het opgroei-gebied verlaat, sommige auteurs bepalen de overleving tot aan het estuariene tijdstip. Jessop (1986) noemt ei tot *smolt* overlevingspercentages van 0,17%, van *parr* tot 1ZW vis 0,29% en van *parr* tot 2 of 3 ZW vis een overleving van 0,10 resp. 0,04%. De overleving op zee is volgens Hansen & Quinn (1998) <5 tot 40%. Volgens Shearer (1992) is de overleving van *smolt* tot terugkeer tussen de 14 en 53%, over een periode van 20 jaar voor de rivier North Esk.

3.10 Populatie dynamica

3.10.1 Minimum populatiegrootte

De populatiegrootte van Atlantische zalm is in absolute aantallen moeilijk te schatten, doordat steeds een deel van de vissen in de geboortebeek, op de zee of oceaan verblijft. De minimum populatiegrootte van Atlantische zalm kan erg klein zijn door de overlevingsstrategieën en mechanismen die de zalm heeft ontwikkeld sinds het ontstaan van de soort. In de Nordeast Brook, Newfoundland (afwateringsoppervlak 21 km²) komt een Atlantische zalm populatie voor van gemiddeld 104 voornamelijk 1ZW vissen (O'Connel *et al.*, 2001a). De opbouw van de populatie wordt complexer als er ook volwassen mannelijke *parrs* voorkomen, die aan de voorplanting deelnemen.

In het salmonidenonderzoek zijn maar weinig schattingen van de effectieve populatiegrootte bekend (Quinn, 2000). Bij een bestandsgrootte van 1000 exemplaren is de *genetic drift* niet meer belangrijk. Bij geïsoleerde populaties van 50 vissen of minder zal een substantieel deel van de genetische variabiliteit verdwijnen door *genetic drift* (Quinn, 2000, WWF, 2001).

3.10.2 Populatieopbouw

In anadrome populaties kunnen Atlantische zalmen voorkomen van bijna uitsluitend 1ZW vissen, met name in New Foundland. Ook in Noorwegen zijn er populaties zalmen in die binnen het jaar al naar zee gaan, dit is bekend uit enkele korte rivieren (Klemetsen *et al.*, 2003). Ook zijn er populaties die een hoog aandeel grilse hebben (dit zijn vissen die binnen het jaar alweer terugkeren).

Het andere uiterste is een anadrome populatie in bijvoorbeeld rivieren als de Tana (Teno) in Finland. Daar komen juvenielen voor die 2 tot 7 jaar in het zoete water verblijven en na smoltificeren 1 tot wel 5 winters op zee blijven. De populatiedynamica van deze zalmstock is dus uiterst gecompliceerd omdat allerlei combinaties van jaarklassen kunnen voorkomen.

De *previous/repeated spawners* paaien of ieder jaar (*consecutive spawners*), of in sommige rivieren zelfs om de twee jaar (*alternate spawners*).

In het algemeen trekken *smolts* in het voorjaar naar zee toe, maar er zijn ook populaties waarbij de *smolts* in het najaar naar zee trekken (Klemetsen, 2003). In het algemeen is het zo dat hoe noordelijker, hoe langer de *parrs* in de rivier verblijven. De aanpassing aan een extreem kort verblijf van de *parr* in het zoete water komt voor in korte rivieren. Deze rivieren voeren in de nazomer mogelijk te weinig water en/of vriezen in de winter geheel dicht (Klemetsen, 2003), zodat de *parrs* genoodzaakt zijn binnen een jaar naar zee te vertrekken.

Land-locked populaties kunnen paaien met anadrome subpopulaties. Een experiment tussen anadrome vrouwtjes en mannetjes met residente mannetjes en vrouwtjes gaf in alle gevallen een bevruchtingspercentage van de eieren van meer dan 95% (Hutchings, 1985).

In onderzoek van Niemelä *et al.* (2000) in de rivier Tana (Teno) in Finland blijkt dat er 1 ZW tot en met 5 ZW zalmen voorkomen en *repeated spawners*. Deze vissen hebben 2 tot 7 jaar op de rivier verbleven. In dit noordelijke gebied komt 1 jaar in het zoete water niet voor. In totaal konden in de optrekkende zalmen 23 combinaties van zoet- en zoutleeftijden worden onderscheiden en nog eens 17 combinaties bij *kelts* (Niemelä *et al.*, 2000). Dit geeft aan dat de populatiedynamica van zalmen bijzonder ingewikkeld kan zijn. Daarbij komt ook nog dat sommige cohorten in dit riviersysteem verschillende intrektijden hebben. De intrek van de 5 cohorten vis in de Tana (Teno) vindt ieder jaar volgens een bepaalde volgorde van binnenkomst plaats. De 1ZW vissen komen het laatst in augustus binnen (Niemelä *et al.*, 2000).

In Tabel 3.4 wordt een overzicht gegeven van 6 Britse rivieren, waarvan het meerjarig gemiddelde van de leeftijdsgroepen procentueel wordt weergegeven (Thorpe & Mitchell, 1981).

Tabel 3.4 Populatieopbouw zalm in 3 riviersystemen (6 rivieren) Britse rivieren. Aandeel in percentage (Thorpe & Mitchell, 1981).

Rivier	Jaren	Aantal zeewinters				Previous spawners
		1	2	3	4	
Test	1966-70	6,4	49,1	40,0	0,7	3,8
Itchen	1966-70	15,4	62,0	18,0	0,3	4,3
Usk	1965-73	18,9	53,2	24,8	1,8	1,2
Wye	1965-73	12,6	41,0	43,6	1,3	1,5
Foyle	1954-71	89,8	7,2			3,0
Finn	1954-71	18,7	78,4			2,9

De rivieren liggen bij elkaar in de buurt, zodat eventuele regionale verschillen waarschijnlijk weinig invloed hebben. Treffend is dat in de rivieren Foyle en Finn (Finn is een zijrivier van de Foyle in Noord Ierland) eigenlijk alleen 1 en 2 ZW vissen voorkomen, maar dat de verhouding tussen beide populaties geheel verschillend ligt. Tussen de drie riviersystemen kan onderling geen verband tussen de leeftijdsopbouw worden gevonden, ook niet over perioden van 5, 9 en 19 jaar (Thorpe & Mitchell, 1981).

In Nederland zijn tijdens het onderzoek naar de migratie van zeeforel en zalm ook schubben verzameld (Vriese *et al.*, 1999; 2000). Van de zalmen wordt de leeftijdsopbouw in Tabel 3.5 weergegeven. Als vergelijk zijn de gegevens van Niemelä *et al.* (2000) ook in deze tabel opgenomen.

Tabel 3.5 Procentueel aandeel zeewinterklassen bij zalm, excl. repeated spawners

	Aantal	0+	1ZW	2ZW	3ZW	4ZW	5ZW
Finland	31447	0	62.5	12.9	22.8	1.8	0.06
Nederland 1996-1999	79	6	64	30	0	0	0
Nederland 2000	22	18	45	36	0	0	0

Uit de tabel blijkt dat de populatieopbouw duidelijk verschilt tussen de beide landen, maar in Nederland ook tussen de jaren. Voor de Nederlandse situatie moet bedacht worden dat de vissen gevangen zijn voor de kust. Het is aannemelijk dat een groot deel van deze vissen nog niet intrekken.

In Noord-Amerika is uitgebreid onderzoek gedaan naar de populatiesamenstelling van de Big Salmon rivier. Ter illustratie wordt het percentage *grilse* weergegeven per jaar. De leeftijd is bepaald op basis van schubbezen (Jessop, 1986).

Tabel 3.6 Aandeel (%) *grilse* in Big Salmon river 1964 t/m 1973, gemiddelde vorklengte en gewicht

Jaar	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973
Aandeel	44,5	65,2	69,8	20,4	47,3	3,8	40,9	61,6	90,5	68,3
Vorklengte	54,0	58,1	54,3	56,0	52,6	51,9	49,4	52,3	55,3	51,3
Gewicht (kg)					1,66	1,60	1,39	1,64	2,11	1,57

Ook in deze rivier blijkt het aandeel 1ZW vissen sterk te fluctueren. Power (1981) deelt op basis van een meerjarige analyse van 500 stocks in Newfoundland en Quebec, de stammen in 5 regionale klassen. De Labrador klasse (noordelijk) bestaat uit hoge *smolt* leeftijden, *smolts* van normale grootte en een mixed *grilse* en 2ZW *runs*. *Grilse* is voornamelijk man. In Quebec bestaat de opbouw uit *smolts* met een lagere leeftijd en een meer evenwichtige opbouw van de sexen in *grilse*. In lange rivieren neemt het aandeel *grilse* af en 3ZW vissen nemen toe.

3.10.3 Genetische aspecten

Een belangrijke constatering is dat iedere stam unieke genetische informatie bezit. De genetische informatie heeft betrekking op de volgende karakteristieken (Nielsen, 1998): lichaamsvorm, moment van intrekken ouderdieren in zoete water, groeisnelheid, *homing*, habitat voorkeur, timing van *smolt* migratie, ziekte weerstand, ouderdiergrootte, run- en paaitijd en leeftijd waarop de vis volwassen wordt. Ook agressie en territoriumgedrag bij *parrs* is voor een deel genetisch bepaald. De definitie van een stam is een groep van vissen die paaien in een bepaald meer of rivier op een bepaalde tijd. Deze vissen paaien niet met andere groepen vissen of op een andere plaats of seizoen (Thorpe & Mitchell, 1981). Waarschijnlijk kwamen in de Rijn meerdere stammen voor (Schneider, 2002).

Van de Atlantische zalm zijn drie ondersoorten (de Noord-Amerikaanse, de Europese en de Baltische (Oostzee)zalm) bekend. Tussen de Europese en de Noordamerikaanse populaties zijn verschillen aangetroffen in serum, weefsel proteïne en esterases. De Europese ondersoort bestaat ook weer uit twee rassen, het Boreale ras en het Keltische ras. Het Boreale ras heeft ten tijde van Wurm 3 ongeveer 15000 jaar geïsoleerd geleefd in het stroomgebied van de Rijn/Noordzee. Daarna heeft deze ondersoort Engeland, Schotland, Scandinavië en delen van Ierland weer gekoloniseerd, doordat het ijs en de gletschers zich terugtrokken. Het Keltische ras bleef bestaan in de zuid- en zuidwestelijke regionen (Thorpe & Mitchell, 1981), maar verspreidde zich na de laatste IJstijd ook naar het noorden. De Baltische soorten (volgens sommige onderzoekers ontstaan uit het Boreale ras) trekken niet zover de oceaan op, ook vanwege de historie. Gedurende de laatste IJstijd, ongeveer 10.000 jaar geleden was de Baltische Golf of Oostzee afgesloten van de oceaan en waren de zalmen min of meer landlocked. Ook in het noorden van Rusland, Finland, Zweden en Noorwegen hebben zich niet-anadrome populaties ontwikkeld gedurende de IJstijd (Berg, 1985), mede doordat de zee en de oceaan erg koud waren in die tijd. Hierdoor verdween ook het voordeel van een trek naar het zoute water. Ook in de Ungava Bay (Noord-Amerika, meest noordelijke verspreiding Atlantische zalm) en Kola schiereiland (Rusland) komen subpopulaties voor, waarvan de vissen niet ver de zee op trekken of in het estuarium verblijven. De vissen trekken zelfs na een verblijf van een paar maanden alweer op vanuit het estuarium naar de beken om te paaien. Waarschijnlijk wordt dit veroorzaakt door het koude zeewater. Over de niet-anadrome populaties in Noord-Amerika is weinig bekend, daarom kan de discussie over het voeren van het ontstaan van niet-

anadrome populaties in Noord-Amerika nog niet gevoerd worden (Berg, 1985).

3.10.4 Hybridisatie

De paaigebieden van zalm en zeeforel kunnen elkaar overlappen. Hierdoor kunnen hybriden ontstaan. In het algemeen paait zalm op ondiepere en sneller stromende delen van een zijrivier. Vaak zijn deze delen hoger en meer stroomopwaarts gelegen. Menselijke invloeden op riviersystemen kunnen leiden tot een hoger percentage hybriden. Door afsluitingen van paaihabitat door bijvoorbeeld stuwen of vernietiging van dit habitat zijn zalmen genoodzaakt op stroomafwaartse delen te paaien. Hierdoor is de kans groter dat er hybridisatie ontstaat. Overigens bestaat in een natuurlijk bestand zeeforel en zalm ook hybridisatie, het percentage bedraagt <0,5% (Elliott *et al.*, 1992). In Elliot *et al.*, *et al.* (1992) worden percentages vermeld tussen 0% (niet verstoorde situatie) en 31% (verstoorde situatie).

Afhankelijk van de gebruikte onderzoeksmethode kunnen de gevonden percentages hybriden verschillen. Sommige onderzoekers baseren het percentage hybriden op de vorm van de schubben. Modernere technieken gaan uit van elektroforese of mitochondriaal DNA analyse.

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

3.11 Parasieten / ziekten

Voor de Atlantische zalm zijn tenminste 225 ziekten beschreven in zoet en zout milieu (Bakke & Harris, 1998). Dit noodzaakt tot een beperking van de beschrijving van de meest belangrijke ziekten.

Alle parasieten of pathogenen verbruiken energie van de gast. Dit uit zich in een verminderde groei, overleving en reproductie. Ook de populatieopbouw kan erdoor gewijzigd worden, wat weer consequenties kan hebben voor andere soorten. De meeste ziekten komen voor bij langdurige stress. Stress is bedreiging of verstoring van het fysiologische evenwicht in een organisme. Ook natuurlijke processen geven stress. Zo zal het verschijnen van een predator of een tijdelijke vertroebeling van het water stress geven bij jonge zalmen. Zolang dit binnen natuurlijke grenzen blijft, is herstel van evenwicht (bijvoorbeeld bloedwaarden: cortisol daalt weer na schrik) mogelijk en ondervindt de vis er geen last van.

Microparasieten (virus, bacterie, protozoën) hebben een lage biomassa, kunnen zich zeer snel vermeerderen (hoge reproductiviteit) op of in de gast en veroorzaken een afweerreactie (soms resistentie) bij de gast. Macroparasieten (luizen, wormen, nematoden en schimmels) hebben een lagere reproductiviteit, een langere generatietijd en de sporen of eieren verlaten de gast.

Vaak hebben de larvale stadia van wormen andere tussengastheren nodig om het infectueuze stadium voor vissen te bereiken. Voor diverse

wormensoorten zijn slakken of mossels en vogels een belangrijke tussengastheer.

In het verleden zijn enkele serieuze ziekteuitbraken onder wilde zalmpopulaties gerapporteerd. Meestal betrof het furunculosis, veroorzaakt door de bacterie *Aeromonas salmonicida*. Deze ziekte veroorzaakt in- en uitwendige bloedingen. Oorspronkelijk kwam de ziekte alleen in het zoete water voor, door kwekerijen in het zoute water komt de ziekte thans ook voor in de mariene omgeving. Ook parasieten als *Gyrodactylus* (trematode) en de bacterieziekte UDN (ulcerative dermal necrosis) hebben enkele malen voor een uitbraak in wilde populaties veroorzaakt. In natuurlijke situaties is de infectiedruk meestal laag, maar de aantasting door de parasiet *Gyrodactylus* van *parrs* is toch belangrijk. *Gyrodactylus salaris* is een kleine huidparasiet in het zoete water, die nauwelijks sterfte geeft, maar wel kan zorgen voor een afname van de groei, hierdoor wordt de smoltificeerleeftijd mogelijk uitgesteld. Door een aantasting van de huid met deze huidparasiet kan een aantasting door de schimmel *Saprolegnia* sp gemakkelijk plaatsvinden. De schimmel kan zich niet vestigen op een gezonde slijmvlies. *Saprolegnia* sp wordt ook vaak aangetroffen op *kelts* en stervende vissen. Ziektes van terugkerende volwassen zalmen zijn het best gedocumenteerd (Bakke & Harris, 1998).

Parasieten en ziektes kunnen onverwachte invloeden hebben in herstelprogramma's. Bij het beheer van zalmpopulaties dient men dit zich goed te realiseren. Het middel kan wel eens erger zijn dan de kwaal. Door het uitzetten van bijvoorbeeld *parrs* kan stress optreden bij de natuurlijke populatie. Als de uitgezette *parrs* ook nog eens besmet zijn met bijvoorbeeld *Gyrodactylus*, dan kan deze trematode zich snel verspreiden en zorgen voor een behoorlijke groeivermindering bij zowel natuurlijke als uitgezette *parrs*. (Bakke & Harris, 1998). Het bestrijden van ziektes als *Gyrodactylus* in de natuur heeft in Noorwegen niets opgeleverd. Alle vissen (en ook invertebraten) in de rivieren werden gedood met het middel Rotenon. De parasiet heeft het gebied razendsnel weer gekoloniseerd of bleek niet verdwenen.

De effecten van menselijke invloeden en bijvoorbeeld klimaatsveranderingen (Global warming) op ziektedruk zijn moeilijk te voorspellen. Stuwen en dammen geven een geleidelijkere afvoer dan in natuurlijke situaties. Hierdoor ontstaat een stabielere habitat, waardoor er meer soorten (in)vertebraten (= meer tussengastheren) kunnen voorkomen. Door eutrofiëring neemt het aantal soorten weer af, maar de soorten die voorkomen kunnen juist weer favoriete tussengastheren zijn. In geëutrofiëerde systemen zijn dit bijvoorbeeld *Asellus* (waterpissebed) en *Oligochaeta* (wormachtigen).

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

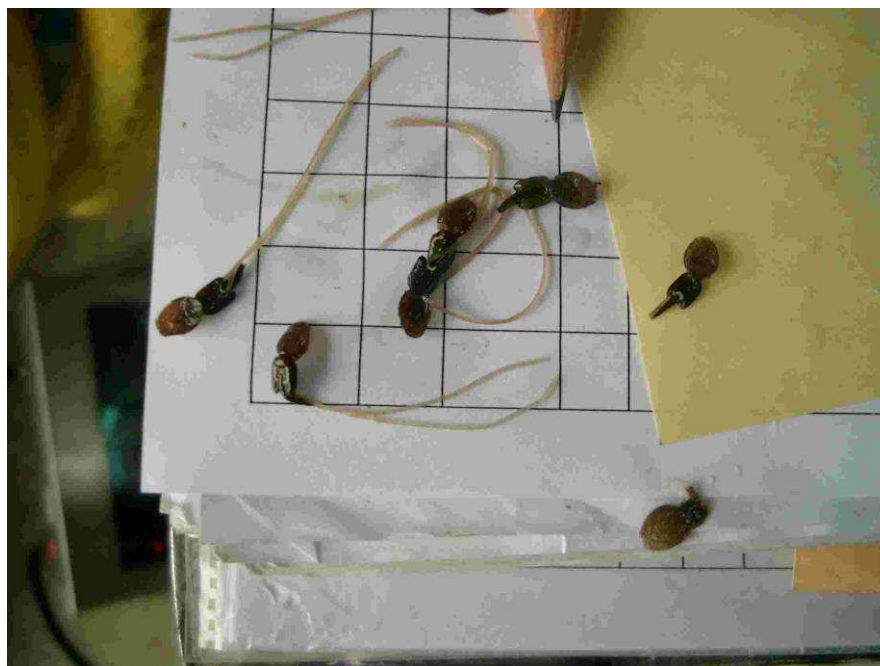
Door het verplaatsen van vissen bestaat ook het risico van het verplaatsen van ziektes. Door de export van regenboogforel naar Duitsland en Spanje is de *Gyrodactylus salaris* verspreid vanuit Finland. In Spanje bestaan nog maar een paar kleine gevoelige populaties van Atlantische zalm en de introductie van de parasiet in Duitsland kan gevolgen hebben voor het herstel van de Atlantische zalm in de Rijn. Alle Duitse bedrijven met regenboogforel zijn namelijk besmet (Bakke & Harris, 1998).

Daarnaast staan er mogelijk nog gevaren te wachten in de vorm van mutaties of spontane genetische uitwisseling, zoals onlangs is aangetoond tussen *Vibrio* en *Aeromonas spec.* (bacteriesoorten).

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



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



***Lepeoptheirus salmonis*. De staarten aan de copepode zijn de eieren. (foto: Sportvisserij Nederland)**

Als de infectie intensiteit boven de 30 zeeluizen per post *smolt* komt en de larven bereiken het pre-adult stadium, dan is een ernstige verzwakking bij de post-*smolts* waarneembaar en is sterfte te verwachten (Grimnes & Jakobsen, 1996). Ook oudere vissen die terugkeren naar de paaigebieden kunnen een ernstige infectie krijgen, hoewel de zeeluis niet kan overleven in zoet water.

Caligus elongatus wordt ook wel zeeluis genoemd, maar komt minder vaak voor en is wat kleiner dan de *Lepeoptheirus salmonis*. De *Lepeoptheirus salmonis* veroorzaakt veranderingen (afstoting en afsterven) van de opperhuid (epitheel) en de slijmhuid (mucous). Ook in huid en kieuwweefsel waar de luis niet aanwezig is werden veranderingen waargenomen. De infectie werd uitgevoerd met 3, 6 en 10 luizen per vis. Aangezien dit een matige infectie is onder natuurlijke omstandigheden, mag een behoorlijke negatieve impact van de zeeluisaantasting onder natuurlijke omstandigheden worden verwacht (Nolan *et al.*, 1999). Door de verstoorde Cl⁻ huishouding heeft de post *smolt* ook problemen met de osmoregulatie.

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

Echter veel weten we ook niet over ziekten en parasieten. Het is mogelijk dat *smolts* besmet raken in estuaria waar zalm gekweekt wordt met het

hoog pathogene ISA op hun weg naar de zee. Het ISA Virus (*Orthomyxovirus*) heeft een incubatietijd van enkele weken tot 8 maanden. Als deze vissen in een latere levensfase zouden sterven op de zee of oceaan, zou niemand dat opmerken. Dit zou wel eens een groot probleem kunnen zijn, maar er is echter nog weinig of geen aandacht aan besteed.

In 1978 is in Schotland een uitbraak geconstateerd van het letale retrovirus SSSV (Salmon Swimbladder Sarcoma Virus). Het virus ontwikkelt kankerachtige gezwellen in de zwemblaas.

3.12 Predatoren

In het eistadium worden de zalmeieren gegeten door bepaalde watervogels, forel, aal/paling, barbeel en riviergrondel.

In het leefgebied van de *parr* heeft de *parr* soms concurrentie of last van predatie van andere vissoorten. De meest genoemde vissoorten zijn forel (beek- of zeeforel), paling, elritsen, riviergrondel, rivierdonderpad, snoek, kwabaal en soms witvis (serpeling, winde, kopvoorn).

De zalm heeft in de verschillende levensstadia verschillende predatoren. In het opgroeigebied worden reigers, aalscholvers, zaagbekken, beekforel en snoek als belangrijke predatoren genoemd (Shearer, 1992). Incidenteel wordt gemeld dat otters en paling zalm *parrs* eten. Zeeforel en aal hadden soms ook zalmeieren of *parrs* in hun maag (Thomas, 1962).

Tijdens de stroomafwaartse migratie is de *smolt* gevoelig voor predatie. De *smolt* laat zich passief met de stroom meedrijven en zijn dus extra gevoelig voor predatie door grote roofvissen (snoek, snoekbaars, beekforel en roofblei). In het estuarium is de *smolt* gevoelig voor predatie van meeuwen, sterns, aalscholvers, kabeljauw, wijting en pollak. Ook zeehonden kunnen in het estuarium zowel *smolts* als volwassen zalmen prederen. Op zee en de oceaan zijn naast de genoemde zeevissoorten ook haaien, orka's, dolfinen en roggen predatoren van zalm (Shearer, 1992).

4 Habitat- en milieu-eisen

4.1 Algemeen

De zalm heeft geen of nauwelijks paai- en opgroeigebied in Nederland (Semmekrot, 1992). De rivieren in Nederland hebben slechts een functie in de migratie van zalm. In 1993 is door Quak een HGI (Habitat Geschiktheids Index) model voor juveniele zalm opgesteld. Dit model lijkt nog steeds goed bruikbaar. Enkele aanvullingen voor waterkwaliteitsparameters als pH and cadmium zijn voorhanden en wellicht zinvol om op te nemen in een nieuw HGI model. In het model van Quak (1993) wordt geen rekening gehouden met de migratie en de omstandigheden op zee. In Quak (1993) wordt veel gebruik gemaakt van Noordamerikaanse en Canadese onderzoeken. Het is de vraag of niet meer ingezoomd moet worden op de situatie zoals in bijvoorbeeld Duitsland. Door onderzoeken in Noordrijn Westfalen zijn veel belangrijke data beschikbaar gekomen met betrekking tot het opgroeigebied van salmoniden. Dit is echter meestal niet internationaal gedocumenteerd. Verder is het van belang te weten dat de zalm Nederland slechts gebruikt als doortrekroute. Misschien is het zinvol hiervoor een HGI model op te zetten. De doortrekroute moet immers ook aan allerlei voorwaarden voldoen, wil zij geschikt zijn voor de doortrek of overzomerling van de zalmen. Dit past ook in het kader van de Habitatrichtlijn, waarin trekroutes van bijvoorbeeld vogels expliciet worden genoemd als beschermde gebieden. Dit zou ook voor vissen moeten gelden. Het betreft ook andere trekkende soorten, zoals steur, elften, finten en coregoniden.

Voor enkele mogelijk interessante artikelen wordt verwezen naar Hawley *et al.* 2002),

Bij het opstellen van HGI modellen worden de variabelen vaak afzonderlijk beoordeeld als een eendimensionale relatie. Dit is echter niet reëel. Veel variabelen beïnvloeden elkaar positief of negatief. Bijvoorbeeld, ook al is de stroomsnelheid niet optimaal, dan kan de geschiktheid redelijk goed zijn als er voldoende groot substaat aanwezig is in combinatie met de waterdiepte. Dergelijke relaties worden o.a. gegeven in Hedger *et al.*, 2004. Uit dit onderzoek blijkt ook dat er tussen rivieren unieke relaties gelden. Een regionaal HGI model leek de productie van *fry* en *parr* niet in alle rivieren goed te voorspellen (Hedger *et al.*, 2004).

4.2 Watertemperatuur

De watertemperatuur is belangrijk in alle levensfasen van de zalm. De zalm is een euryhaliene (koudeminnende) soort. In het algemeen geldt dat in onze gematigde streken respectievelijk een temperatuur van 15 graden in de winter en 23°C in de zomer ongeveer de onder- en bovengrens zijn voor salmoniden. In een onderzoek van bij de Vaate en

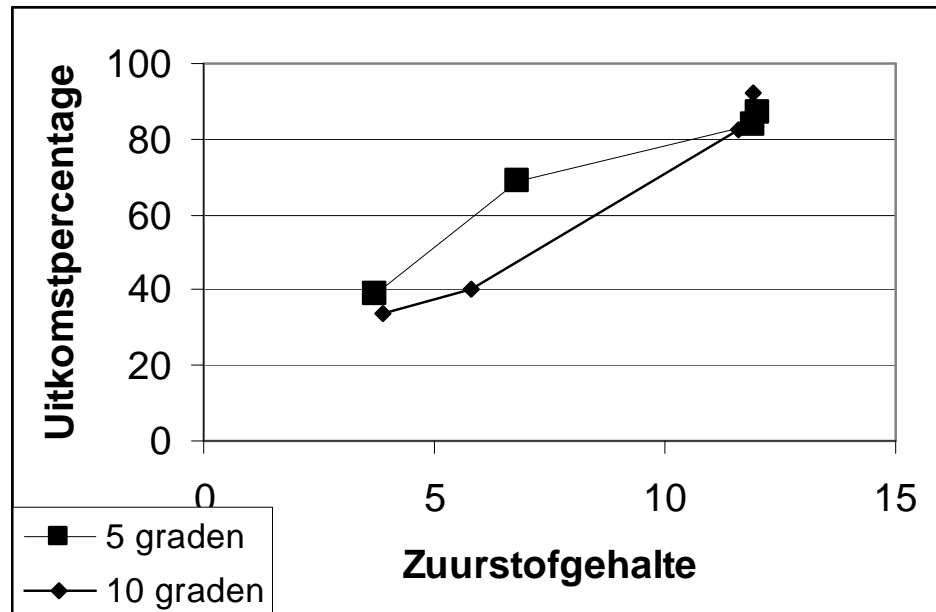
Breukelaar (2001) bleek de intrek en stroomopwaartse migratie van zeeforel te stoppen bij een rivierwatertemperatuur van 20°C. Meer gegevens zijn te vinden in de literatuur, maar hebben vaak betrekking op noordelijker gelegen regionen en zijn niet of minder bruikbaar voor de situatie in de stroomgebieden van Rijn en Maas.

Salmonideneieren kunnen zich ontwikkelen bij een watertemperatuur tussen 1,5 en 16 °C, maar boven 9 °C neemt de sterfte snel toe. De watertemperatuur bepaalt wel de ontwikkelingssnelheid van de eieren. Zalmeieren hebben iets meer daggraden nodig om uit te komen dan zeeforeleieren. Bij watertemperaturen van 1° C hebben de zalmeieren circa 210 dagen nodig, bij watertemperaturen van 10 °C hebben de zalmen circa 70 dagen nodig om uit te komen (Crisp, 1993). Jones (1959) noemt een periode van 90 dagen bij een watertemperatuur van 7,5 °C en bij 2 °C duurt het 114 dagen voordat de eieren uitkomen.

De maximum watertemperatuur die een zalm kan verdragen hangt af van het levensstadium en de tijdsduur van gewenning. De letale temperatuur van *parr* is door Garside (1973) berekend op 27,8 C bij een gewenningstemperatuur van 27,5 C. Bij een gewenningstemperatuur van 28,0 graden of hoger stierven alle vissen binnen 7 dagen. Alabaster heeft letale temperaturen bepaald voor *smolts* en *parrs* in Devon (Engeland). Hieruit blijkt dat de letale temperaturen voor *parrs* in april op 25,1 (binnen 2 uur) resp. 24,3 (16 uur) graden ligt. In mei ligt de letale waarde circa 1 graad hoger. Voor *smolts* liggen de waarden op 23,9 resp. 22,8 °C in april. Ook voor *smolts* ligt de temperatuur in mei 1 tot 2 graden hoger (Alabaster, 1967). In het HGI model van Quak (1993) wordt een optimum genoemd tussen 15 en 18 °C. Bij een temperatuur van 10 °C is de geschiktheid 0,3. Bij een temperatuur van 28 °C is de geschiktheid 0.

4.3 Zuurstofgehalte

In Figuur 4.1 wordt de relatie tussen uitkomstpercentage, zuurstofgehalte en temperatuur van zalmeieren weergegeven. Salmoniden benutten de rivieren in Nederland eigenlijk maar voor een vrij korte periode voor de trek naar zee van *smolts* of de trek naar de paaigebieden van de ouderdieren. Voor de opgroei van *parrs* is een zuurstofgehalte van 3 mg/l ongeschikt (geschiktheid is 0), een zuurstofgehalte van 6 mg/l heeft een geschiktheid van 0,4. Bij zuurstofgehaltenes hoger dan 8 mg/l is de geschiktheid voor *parrs* optimaal (Quak, 1993). Volgens Crisp (1993) moet het zuurstofgehalte van wateren voor salmoniden tenminste 4 mg/l bedragen. Bij hogere temperaturen moet het zuurstofgehalte hoger zijn, de zuurstofopname neemt sterk toe bij toenemende temperaturen.



Figuur 4.1 Relatie tussen zuurstofgehalte (mg/l) en de temperatuur en het uitkomstpercentage van zalmeieren. (bron: Quak, 1993)

4.4 Zuurgraad

De zuurgraad van het water is een belangrijke parameter voor alle levensstadia van de eieren en de juveniele stadia van de zalm. De pH is erg belangrijk, omdat bij een afnemende pH (het water wordt zuurder) er meer metaalionen kunnen oplossen in het water. De belangrijkste metaalionen zijn in dit verband aluminium, zink, lood en cadmium. Hoge doses van deze stoffen geven vergiftigingsverschijnselen. Bij een toenemende pH (het water wordt basischer) neemt de kans op weefselbeschadigingen toe. De pH is voor de Nederlandse situatie van minder belang, omdat zalmen de rivieren alleen als migratieroute gebruiken. Volgens Quak is de pH optimaal tussen de 6,2 en 8,5. Bij pH waarden van 4,5 en 10 is de geschiktheid 0. (Daye, 1982)

4.5 Doorzicht en licht

Ook voor doorzicht en licht geldt dat zalmen in de Nederlandse situatie alleen de rivieren gebruiken voor migratie. De specifieke omstandigheden voor een optimale migratie betreffende deze parameters zijn niet bekend. Voor de opgroeiende *parr* is een goed doorzicht van belang voor een goede signalering en locatie van de prooi. Volgens Quak (1993) is de een doorzicht van 0,5 meter ongeschikt (geschiktheid is 0), een zichtdiepte van 1 meter heeft een geschiktheid van 0,4 en bij 3 meter zichtdiepte is de geschiktheid 1.

4.6 Saliniteit

De gradiënt in saliniteit is voor salmoniden belangrijk bij de overgang van zout naar zoet water en omgekeerd.

De *smolts* moeten enige tijd hebben om zich fysiologisch aan te passen bij de veranderingen in het zoutgehalte. Komt de vis te vroeg of te laat in het zoute water, dan kunnen er problemen ontstaan. Door moeilijkheden bij de aanpassing is de vis gevoeliger voor o.a. predatie. Ook zijn er aanwijzingen dat de *smolts* tijdelijk of permanent minder kunnen zien door vertroebeling van het netvlies (dit verschijnsel heet cataract) als gevolg van problemen met de osmose. Dit speelt met name een rol als de *smolts* te laat in het zoute water komen.

De ouderdieren moeten zich ook aanpassen aan de veranderingen als zij vanuit de zee de rivier optrekken. Van volwassen zalmen is bekend dat zij dit erg snel (binnen een uur) kunnen doen. Dit is opmerkelijk omdat bij de overgang naar het zoete water het bloed met circa 12% verdund moet worden om de osmotische waarde in het lichaam aan te passen aan het zoete water. Hoe de vis dit kan overleven of in deze korte tijd kan aanpassen is een fysiologisch wonder.

Er zijn geen of weinig goede gegevens betreffende de saliniteitswaarden bij de stroomafwaartse migratie als *smolt* en ook niet voor de optrekkende volwassen vissen.

4.7 Stroomsnelheid / debiet / getijverschil

Ook voor deze parameter geldt dat er een onderscheid moet worden gemaakt in de *parr*fase, *smolt*fase en migratiefase als ouderdier.

Voor de *smolt*fase is veel onderzoek gedaan naar de relatie tussen deze parameters en het moment van naar zee trekken. Deze gegevens zijn niet zonder meer van toepassing op de Nederlandse situatie, omdat het Rijn-Maassysteem uit redelijk lange rivieren bestaat met van oorsprong een groot estuarium. Van het Rijnsysteem zijn geen gegevens bekend over onderzoeken in de natuurlijke situatie (voor het nemen van reconstructiewerkzaamheden en het afsluiting van zeegaten) met betrekking tot genoemde parameters.

Ook voor de volwassen vissen is veel onderzoek verricht naar het moment van intrek in relatie tot genoemde parameters. Ook voor deze onderzoeken geldt dat de situatie in het buitenland vaak behoorlijk verschilt met de Nederlandse situatie.

Volgens Quak is een stroomsnelheid in de opgroeigebieden van 5 cm/s ongeschikt (0), 20 cm/s geeft een geschiktheid van 0,7, een stroomsnelheid van 40 tot 60 cm/s is optimaal. Stroomsnelheden van meer dan 1 m/s zijn ongeschikt (0) voor *parrs*. Studies naar het microhabitat hebben de neusstroomsnelheid (de stroomsnelheid bij de kop) aangewezen als primaire factor in het habitatgebruik.

4.8 Waterdiepte

De waterdiepte lijkt bijna nooit een beperkende factor voor de migratie, behalve bij droogvallen van beek of rivierdelen.

Voor de opgroefase als *parr* is, volgens Quak (1993) een diepte van 10 cm ongeschikt (0), een diepte van 20 cm heeft een geschiktheid van 0,5 en tussen de 30 en 45 cm is de geschiktheid optimaal (1). Bij 60 cm is de geschiktheid weer afgenomen naar 0,7 en bij een diepte van 120 cm is de geschiktheid weer 0.

4.9 Bodemsubstraat

Voor de migratie van salmoniden door Nederland lijkt het substraat niet echt van belang.

Voor de opgroei van *parrs* is het percentage kiezel of keien van meer dan 2 centimeter van belang. De geschiktheid van het opgroeigebied is bij een percentage < 20% ongeschikt (0), bij een bedekking van 60% of meer is het optimaal. Een potentieel belangrijke richting voor verder onderzoek naar het microhabitat vormen de huisstenen (*homestones*). De selectie van huisstenen van 6-7 cm in de zomer tot 20 - 25 cm in het najaar, lijkt een biologische grondslag te hebben welke sturing geeft aan habitat-preferenties. Voor een beschrijving van habitatparameters voor de opgroeigebieden wordt verwezen naar paragraaf 4.12 en o.a. Jones (1959), Crisp, 1993 en Crisp & Carlin, 1989.

4.10 Vegetatie

Voor de migratie van salmoniden door Nederland lijkt het al dan niet voorkomen van vegetatie niet van belang. Voor de opgroei van *parrs* wordt in de literatuur geen vermelding gemaakt van optimale bedekkingspercentages van waterplanten.

4.11 Waterkwaliteit

Verontreinigingen hebben invloed op alle levenstadia van salmoniden. Relatief lage waarden van koper (5 µg/l), hebben al nadelige invloed op het percentage *smolts* dat stroomafwaarts migreert (Lorz & McPherson, 1976).

Mills (1989) geeft een indeling van giftige chemicaliën in -zuren en basen; - metalen; -fenolen (o.a. carbol) en cyanides en de groep van bestrijdingsmiddelen. Daarnaast zijn olie, oxidatie van organische stoffen, gesuspendeerde vaste stoffen, afvalwater van steden, industrie, boerderijen of viskwekerijen, radio-actieve stoffen en ijzerhoudend water (mijnbouw) in sommige gevallen giftig voor zalm en andere vissoorten. Ook zure regen wordt door sommige auteurs gemeld (Watt, 1987). Effecten van zure regen worden voornamelijk gemeld uit noordelijker streken, met van nature lage pH waarden van het water en lijken voor de Nederlandse situatie van een geringe relevantie, gezien de relatief hoge pH van het Rijnwater.

Koper en zink tasten de kieuwen van vis aan, fosfor veroorzaakt haemolyse (uiteenvallen van bloedlichaampjes) en een snelle dood. De giftigheid van stoffen is onder meer afhankelijk van de afbreeksnelheid en

de hardheid van het water. Ammonia oxideert snel, maar fenolen en sommige bestrijdingsmiddelen zijn persistent. De giftigheid van metalen is afhankelijk van onder meer de pH en waterhardheid. Letale dosis voor koper 48µg/l, zink 600µg/l bij een waterhardheid van 20mg/l. Effecten van verontreinigingen kunnen additief zijn (Mills, 1989). Brown (1969; geciteerd in van Brummelen, 1990) geeft als LC50 waarde voor ammonia, fenol en zink (als Zn²⁺) de volgende waarden op voor gekweekte regenboogforellen: 35,0, 8,0 en 4,0 mg/l. Het bestrijdingsmiddel Diazinon heeft een negatief effect op *homing* gedrag en alarm feromoonproductie tegen predatoren bij chinook salmon bij concentraties die in het veld zijn waargenomen (Scholz *et al.*, 2000).

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

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

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

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

4.12 Ruimtelijke eisen

Over de ruimtelijke eisen die een populatie stelt qua oppervlak is weinig beschreven in de literatuur. Waarschijnlijk heeft dit sterk te maken met de kwaliteit van het leefgebied. Uitgaande van literatuurgegevens kan gesteld worden dat voor een kleine populatie (500 exemplaren) waarschijnlijk circa 100 hectare opgroeigebied nodig is.

4.13 Habitateisen paaiplaats

De habitateisen voor paaibedden zijn voornamelijk verzameld aan de hand van gegevens van Quak, 1993: Het merendeel van de eieren bevond zich onder een laag keien met een diameter van 10 - 23 cm. De gemiddelde oppervlakte van een nest bedroeg 3,8 m² (Jordan, 1981). Het uitzwemmen (emergentie) van *alevins* vond hoofdzakelijk 's nachts plaats bij sterk stijgende watertemperaturen.

Tabel 4.7 Habitatieisen paaibed

Temperatuur	Diepte (min, max, gem.)	Stroomsnelheid (min, max, gem.)	Overleving	Referentie
7-10,5	22-74-36	27-83-49 ¹	93.1	Jordan (1981)
	- - 38	25-90-53 ¹		
	- - <30	31-46- ²		

¹ op 12 cm boven substraat; ² Oppervlaktesnelheid

White (1942 In: Crisp & Carling, 1989) nam waar dat nesten in het algemeen werden gemaakt in de staart van een stroomkom op de bovenrand van een kiezelbed, daar waar de diepte afneemt en de stroomsnelheid toeneemt.

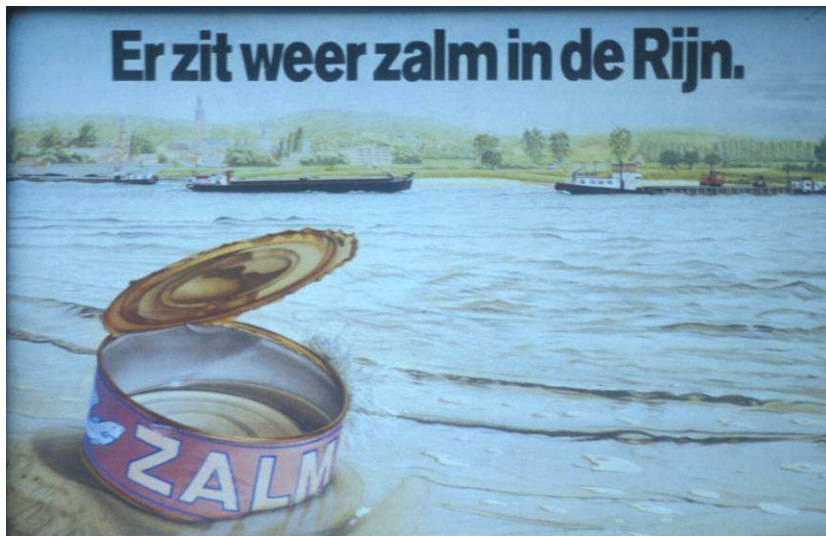
Het paaien stopte bij een oppervlaktestroomsnelheid van 5 - 8 cm/s. Jones (1959) beschrijft ideale paaibedden in kiezelbedden in stroomversnellingen, met aan beide zijden een helling in de richting van grote stroomkommen (poelen). Een dergelijk beeld is consistent in de literatuur. De relatie tussen maximum kiezelgrootte waarin salmoniden kunnen paaien is $P=0,5L+4.6$ (P =mediaan kiezelgrootte in mm en L = vislengte in cm).

Twee paaibedden met eenzelfde oppervlak geven meer opgroeigebied voor *parrs* dan een aaneengesloten paaibed (Kocik & Ferreri, 1998).

4.14 Ruimtelijke eisen

Zalmen worden bij de stroomafwaartse migratie gehinderd door obstakels in de rivier zoals stuwen, waterkrachtcentrales en waterkeringen zoals de Haringvlietdam. Ook bij de stroomopwaartse migratie hebben de optrekkende ouderdieren last van deze hindernissen. In natuurlijke situaties zijn zalmen in staat hoge watervallen en lange *riffles* te passeren. De benodigde migratietijd wordt er niet door in gevaar gebracht. Bij meerdere, grote belemmeringen of niet optimaal functionerende vispassages is er een probleem, omdat de optrekkende zalmen mogelijk niet op tijd de paaigronden bereiken.

Sommige stoffen als het bestrijdingsmiddel Diazinon (Moore & Waring, 1996) hebben een effect op het reukorgaan van *mature male parr*. Het bestrijdingsmiddel Atrazine beschadigt ook het reukvermogen van volwassen zalmen. Ook dit kan een probleem vormen bij het terugkeren naar de paaiplaatsen.



Hoopvolle berichten?

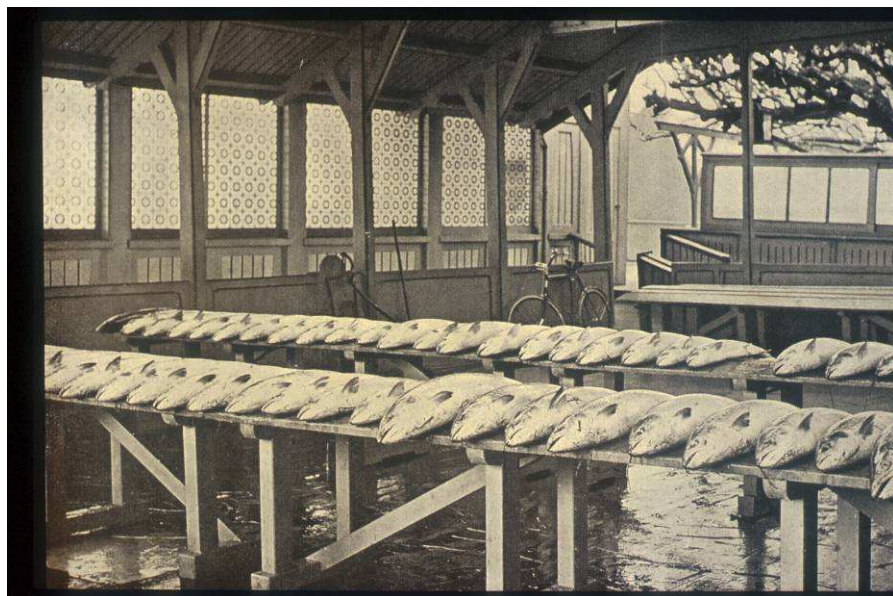
5 Achteruitgang van de zalm

Het gaat slecht met de Atlantische zalm. Ongeveer 90% van de Europese zalmpopulaties, die gezond zijn, komen in maar 4 landen voor (Noorwegen, Ierland, IJsland en Schotland) (WWF, 2001). De achteruitgang en bedreigingen zijn in dit hoofdstuk beschreven voor de Rijn en in mindere mate de Maas, maar de achteruitgang en bedreigingen zijn voor het overgrote deel ook van toepassing (geweest) op andere rivieren in Europa en Noord-Amerika.

5.1 Oorzaken van achteruitgang en bedreigingen

De zalm heeft een complexe levenscyclus en levenswijze. Hierdoor is het niet verwonderlijk dat er vele bedreigingen zijn en dat meerdere factoren hebben geleid tot de achteruitgang van de soort.

In de meeste gebieden waren meerdere factoren verantwoordelijk voor de achteruitgang van de zalm. Vaak wordt de grote visserijdruk als een van de belangrijkste factoren genoemd. Andere zeker niet minder belangrijke factoren zijn: de vervuiling van het water, migratiebarrières en de vernietiging van paai- en opgroei-habitat, scheepvaart, de aanwezigheid van exoten, etc. De belangrijkste factoren voor de achteruitgang van de koning der vissen in het Rijn- en Maassysteem worden hieronder beschreven. Er wordt geen uitspraak gedaan welke factor het belangrijkste is geweest voor de achteruitgang. Deels is dit niet meer te achterhalen en deels is het een onderlinge versterking van de afzonderlijke factoren geweest.



In de tijd dat de zalmvangsten nog goed waren...

5.1.1 Visserij

Al sinds mensenheugenis wordt er op de "koning van de vissen" jacht gemaakt. In de vroege prehistorie gebeurde dat met speren en schepnetten gemaakt van boomtakken, in de middeleeuwen met weren en eind 1800 met grote gemechaniseerde zegens tijdens de paaitrek op de Rijn. Echter rond 1900 kwam de zalm minder voor op de Rijn en verdwenen ook de visserijbedrijven.

De Groot (1989) tracht een reconstructie te geven van de zalmvangsten in Nederland en Duitsland. Moeilijkheden hierbij zijn onder andere dat de vangstinspanning niet gelijk is door de jaren heen. De aanvankelijk stabiel- en soms toenemende vangsten na 1850, worden waarschijnlijk veroorzaakt door de toename van de visserij-intensiteit door de mechanisering. In 1885 werd een record aantal zalmen gevangen (Nederland en Duitsland geschat 250.000 stuks). Duidelijk is wel dat kort daarna (1900) de zalmvangsten dramatisch afnamen. Na 1930 waren in Nederland geen grote zalmvisserijen meer actief. Ook het aantal drijfwantschuiten en zalmsteken was in 1928 gehalveerd ten opzichte van 1912.

In hoeverre de visserij een invloed heeft gehad op de teloorgang van de zalm is onbekend. In buitenlandse literatuur wordt de visserij eigenlijk nooit als belangrijkste oorzaak genoemd voor het verdwijnen van salmonidenpopulaties. Voor de Thames wordt de visserij wel genoemd als vrij belangrijke oorzaak, maar hier wordt de stroperij mee bedoeld.

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

In een recent meerjarig onderzoek in Newfoundland werd aangetoond dat de mariene overleving nog steeds erg variabel is en globaal tussen de 2 en 10% ligt. In 1992 zijn in dit gebied alle visserijen op zalm uitgekocht of stopgezet. De oorzaak van de nog steeds lage overleving wordt gezocht in de klimatologische veranderingen en de effecten daarvan op het ecosysteem. Deze effecten bestaan onder andere uit het verschuiven van vissoorten en de verspreiding van vissoorten, verandering van de lengtesamenstelling door de afwezigheid van grootschalige visserijen, het verdwijnen, respectievelijk verschijnen van nieuwe soorten en de toename van predatoren zoals zoogdieren en vogels (Dempson *et al.*, 2004). Ook de intensieve visserij op prooidieren (visjes en garnalen voor vismeelproductie) zou een rol kunnen spelen, alsmede de bijvangst van zalmen bij deze visserij. Momenteel vindt rond de Ierse kust nog visserij plaats op zalmen met stand want. Ook hier wordt getracht de visserijen zoveel mogelijk uit te kopen.

5.1.2 Waterverontreiniging

Rijn

Sinds de industrialisatie is de watervervuiling van de Rijn, maar ook in de bijvoorbeeld de Thames snel toegenomen. Na 1900 ging het snel bergafwaarts met de zalm in de Rijn. De zalm was niet meer te eten vanwege een carbolsmaak (ontsmettingsmiddel). Watervervuiling, riviernormalisatie en verstuwung eisten hun tol. Begin 1900 vonden voor die tijd ongewoon grote vissterftes plaats op de benedenloop van de Duitse Rijn. Waarschijnlijk had dit te maken met massale lozingen van organisch materiaal uit aardappel- en beetwortelfabrieken. Door Redeke (1927) wordt gesteld dat vissterftes een algemeen verschijnsel zijn geworden en dat dit geweten moet worden aan de slechte waterkwaliteit. Amper 25 jaar daarvoor stelde Hoek dat de schade door verontreinigingen gemakkelijk kan worden overschat. In 1877 werd in Engeland reeds gewezen op de ernstige effecten van verontreinigingen in 21 rivieren op de visserij. In Engeland werd al in de 14^e eeuw verboden om afvalproductie van leerlooierijen rechtstreeks op de rivier te lozen. Opmerkelijk is dat het de Rijnstaten niet gelukt is deze bedreiging te onderkennen. Mogelijk was men te zeer gericht op de vangstverdeling tussen Nederland en Duitsland en het uitzetten van jonge zalm. Rond 1950 werd de laatste zalm gevangen in Nederland.

De terloorgang van de zalm had internationaal sterk de aandacht, maar het daadwerkelijk tot uitvoering brengen van maatregelen bleef beperkt. Zo werd al in 1897 een Staatscommissie ingesteld, die de watervervuiling moest onderzoeken. In 1901 kwam de commissie met omvangrijke internationale regelingen, die de watervervuiling moesten inperken. Tot 1908 werd er weinig tot geen uitvoering gegeven aan deze maatregelen. Tot na de Tweede Wereldoorlog werden er in internationaal verband bedroevend weinig maatregelen ten aanzien van de waterkwaliteit genomen. Op 11 juli 1950 werd in Basel de "Internationale Commissie ter Bescherming van de Rijn tegen verontreiniging" (ICBR) opgericht door de Rijnnoeverstaten (Zwitserland, Frankrijk, Duitsland, Luxemburg en Nederland). In het Nederlands wordt deze commissie meestal aangeduid met "Internationale Rijncommissie", afgekort IRC. In het Duits heet deze commissie: Internationale Kommission zum Schutz des Rheins (IKSR); in het Frans: Commission Internationale pour la Protection du Rhin (CIPR). In dit rapport wordt de afkorting IRC gebruikt voor de Rijncommissie.

Kort na de ramp op het Sandoz terrein op 1 november 1986 ontwikkelde de IRC het Rijnactieprogramma (RAP) en de regeringen van de Rijnnoeverstaten en de Commissie van de EG namen het Rijn Actie Programma over (zie verder hoofdstuk 6).

Maas

De eerste vermelding van de winning van lood- en zinkerts in het Belgische deel van het stroomgebied van de Geul dateert uit 1270 en de hoogtijdagen van de mijnbouwactiviteiten lagen rond de periode 1820-1880. De verontreiniging van het Maas-slib met zware metalen in Zuid-Limburg bereikte in het midden van de negentiende eeuw het maximale

niveau en het is voor de hand liggend dat de visstand hieronder geleden moet hebben.

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

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

Ondanks het aanleggen van een meetsysteem met alarmering bij calamiteiten, is de waterkwaliteit van de Maas nog relatief slecht. In de komende jaren zal door de bouw van zuiveringsinstallaties in België daar wel verandering in komen. Zo werden in het voorjaar van 2001 regelmatig zuurstofwaarden onder de 5 en zelfs 2 mg/l gemeten bij het station te Eijsden.

5.1.3 Morfologie

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

Rijn

Sinds 1812 zijn grootschalige waterstaatkundige werken uitgevoerd in de Rijn. Deze werken hadden onder meer tot doel het verbeteren van de veiligheid, het verbeteren van de scheepvaartroute, het veiligstellen van de drinkwaterproductie en energieopwekking. Hierdoor verdwenen of veranderden stromingspatronen, verdwenen ondieptes door zand / grindwinning, werden dode armen of meestromende nevengeulen geheel afgesloten, stroomversnellingen verdwenen door rivierbedverbreding, rotsen verdwenen, bochten werden afgesneden en *pool/riffles* (gedeeltes met stroomversnellingen afgewisseld met diepere en trager stromende delen) verdwenen. Door het uitvoeren van deze waterstaatkundige werken is de lengte van de Rijn sindsdien met circa 15% afgenomen (Holl, 1999). De veranderingen in stromingspatronen veroorzaken ook

veranderingen in grensvlakken van water met verschillende samenstellingen. Door waterstaatkundige werken is de diepte van de Waal, Rijn en Lek met 0,4 meter tot 2,6 meter toegenomen van 1891 tot 1934 (de Groot, 1989). Voor de veiligheid werden in Nederland diverse openingen naar zee afgesloten (De afsluiting van de Zuiderzee (1932) en naar aanleiding van de februariramp in 1953 werden in Zeeland een aantal zeegaten (Haringvliet, Volkerak, Oosterschelde) permanent afgesloten). In 1970 werden drie stuwen in de Nederrijn/Lek geplaatst (Driel, Amerongen en Hagestein), om het debiet door de IJssel te kunnen reguleren. Deze kanalisatie- en normalisatiewerkzaamheden hebben geleid tot een enorme habitatdegradatie.

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

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

Maas

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

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

5.1.4 Migratiebarrières

Rijn

Ten behoeve van de waterkrachtcentrales werden ook stuwen in de hoofdstroom gebouwd om voldoende verval te creëren. Al in 1895 werd in de hoofdstroom van de Rijn bij Rheinfelden een waterkrachtcentrale (WKC) gebouwd. Rond 1930 was de Hoogrijn vanaf Basel niet meer optrekbaar. Hoewel sommige stuwen (o.a. Kembs) van vispassages werden voorzien, moeten deze als niet efficiënt worden aangemerkt. Op Frans/Duits grondgebied kwam kort na de Tweede Wereldoorlog het Grand Canal d'Alsace (Lateraalkanaal door de Elzas) gereed. Dit kanaal ligt geheel in beton. Aan het eind van WOII werd ook de kanalisatie van de Moezel afgerond. Enkele andere zijrivieren waren rond 1900 compleet

afgesloten de Rijn. Bedacht moet worden dat in bovenstroomse gedeelten al eerder verstuwning voor o.a. watermolens voor boomzagerijen/maalderijen heeft plaatsgevonden en dat hierdoor paai- en opgroeigebied verloren is gegaan.

Door kanalisatiemaatregelen is in het stroomgebied van de Rijn tussen Kembs (bij Basel) en Maxau (bij Karlsruhe) naar schatting is 1000 km² overstromingsgebied (paai- en opgroeigebieden) verloren gegaan.

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

Maas

In 1875 was de Maas boven Luik al verstuwd. Hoek meldt hierover: "De Maas is op Fransch gebied van 19 stuwen, verdeeld over een lengte van 95 km voorzien. In België boven Luik vindt men er 21 en nog 2 tusschen Luik en Visé." Tevens meldt hij, dat sinds de stuwen boven Luik (in 1875) tot stand zijn gekomen, er geen zalmen boven Luik meer zijn waargenomen. De verstuwning van de Maas in België is aan nogal wat veranderingen onderhevig geweest. In het midden van de vorige eeuw waren er 24 stuwen op Belgisch gebied, 15 in de Maas tussen de Nederlandse grens en Namen en 9 tussen Namen en de Franse grens. Ten einde de Maas tot Namen bevaarbaar te maken voor grotere schepen zijn de eerste 15 stuwen vervangen door 7 grotere (op grotendeels andere locaties) en werd de bodem uitgebaggerd tot een diepte van 5 meter. De situatie tussen Namen en de Franse grens bleef relatief ongewijzigd; de oude stuwen werden door moderne vervangen. Bovendien zijn in het stroomgebied van de Maas in Frankrijk grote arealen bosgebieden verdwenen.

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



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

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

Momenteel zijn in de Maas 7 stuwen op Nederlands grondgebied aanwezig in het traject Lith-Borgharen. Zes van deze stuwen hebben een vistrap. Borgharen heeft nog geen vistrap, maar de bouw is begin 2006 gestart. Op de Maas zijn 2 WKC's aanwezig bij Lith en Linne. In Grave, Sambeek en Borgharen zijn WKC's gepland.

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

Deze en andere maatregelen hebben blijkbaar succes, in de Sieg (in het kader van het zalmproject een belangrijke zijrivier van de Rijn) zijn al weer paaiende zalmen waargenomen. De Sieg is gekozen vanwege de relatief ongestoorde situatie en het is een van de eerste rivieren die in aanmerking komen, gezien vanaf de monding van de Rijn. Het totale paai- en opgroeigebied is momenteel te beperkt om een zichzelf in stand houdende populatie te kunnen laten voortbestaan. Maatregelen die momenteel worden voorbereid of deels al zijn uitgevoerd zijn de intrek mogelijkheden aan de Nederlandse kust te verbeteren en de stuwen in de Benedenrijn (Driel, Amerongen en Hagestein) en de stuwen in het

Duitse deel van de Rijn van vispassages te voorzien. Op termijn worden hiermee grote zijrivieren van de Rijn (met name Ill), optrekbaar voor salmoniden en neemt de kans op een zichzelf instandhoudende populatie toe.

5.1.5 Aquacultuur

Door het kweken van zalm kunnen een aantal problemen optreden. Door kweek en selectie kunnen bepaalde eigenschappen van de zalm (deels) weggeselecteerd (bijvoorbeeld percentage paarijpe *parrmannetjes* en *hominggedrag*), terwijl op andere eigenschappen juist is geselecteerd. Deze eigenschappen zijn bijvoorbeeld groeisnelheid en overleving in de kwekerij. Wegselecteren van eigenschappen hoeft niet bewust te gebeuren. De gekweekte zalmen die worden gebruikt in de aquacultuur hebben een genetisch lagere diversiteit dan wilde zalmen.

De gekweekte zalmen en kruisingen met bijvoorbeeld zeeforel zijn volgens sommige auteurs een nieuwe biologische groep (entiteit) en worden *Salmo domesticus* genoemd. Deze zalm bedreigt de wilde zalm door ecologische en genetische input in het oorspronkelijke verspreidingsgebied van de wilde zalm, maar ook daarbuiten. De introductie van zalmen in het zuidelijk halfrond, zowel in het wild als de aquacultuur, zal ook daar gevolgen hebben voor de oorspronkelijk voorkomende wilde soorten vissen. Ook bedreigt de kweekzalm de Pacifische zalmen aan de westkust van de Verenigde Staten en Canada. Op meer dan 50 rivieren in Washington en Britisch Columbia zijn Atlantische adulte zalmen aangetroffen, die waarschijnlijk afkomstig zijn van kwekerijen. Tot een zichzelf instandhoudende populatie is het aan de westkust nog niet gekomen.



Kweek van zalmen in Hasper Talsperre in Duitsland (foto: Sportvisserij Nederland)

Gekweekte zalmen ontsnappen soms op grote schaal in het zoete en zoute milieu. Meest bekend zijn de ontsnappingen tijdens stormen op zee. Door schade aan installaties kunnen soms duizenden zalmen ontsnappen. Maar ook tijdens regulier onderhoud, zoals het vervangen van netten ontsnappen vele zalmen. Maar ook in het zoete water ontsnappen vele juvenielen (*fry* tot *smolts*) vanuit kwekerijen die vissen produceren voor de aquacultuur. Er zijn al vele tientallen publicaties verschenen over de effecten van deze "escapees" op de wilde zalmstand. Samengevat hebben de effecten betrekking op (Gross, 1998):

- Directe invloed op de aantallen zalmen. De vangst in het noordoosten van de Atlantische Oceaan bestaan voor 25 tot 48% uit ontsnapte exemplaren. In de Noorse rivieren bestaat 20 tot 30% van de ouderdieren uit gekweekte exemplaren, met uitschieters tot wel 80%. In sommige rivieren van New Brunswick bestaat 51 tot 68% van de stroomaftrekkende *smolts* uit verliezen van kwekerijen stroomopwaarts.
- Overleving op zee. De overleving in de mariene fase van gekweekte zalmen is de helft van die van wilde zalmen (Kallio-Nyberg et al., 2004).
- Grootte, voeding en groei. Snellere groei van gekweekte juveniele exemplaren, intra- en interspecifieke competitie voor voedsel en ruimte tussen nakomelingen van gekweekte en natuurlijk reproducerende zalmen..
- Afname biodiversiteit, zeker bij introductie. Inheemse soorten worden verdrongen of sterven uit.
- Reproductief gedrag. Later paarij zijn van gekweekte zalmen, concurrentie om paaigebieden, minder reproductief gedrag vrouwtjes, bijvoorbeeld toedekken eieren met gravel, mannetjes minder agressief.
- Reproductief succes. Gekweekte vrouwtjeszalmen hebben minder dan 1/3 succes dan wilde vrouwtjes. Soms geen ejaculatie bij mannetjes en in totaal minder succes dan wilde mannetjes. Groot aandeel redds is van gekweekte zalmen doordat ze later paaien.
- Reproductieve interacties. Hybriden, instroom van genen (tot 44%). Door latere paai soms uitgraven en vernietigen van wilde nesten.
- Overbrengen van ziekten en parasieten op wilde zalmen. Zie § 3.11

In de aquacultuur worden hormoonachtige stoffen (oestrogenen, zoals estradiol) gebruikt voor het verkrijgen van steriele vissen of worden vergelijkbare stoffen gebruikt om een mannetje te verkrijgen met een vrouwelijk genotype. In de tweede generatie, als dit mannetje eieren bevrucht ontstaan 100% mono-sex (vrouwelijke) nakomelingen (Quinn, 2000). Deze techniek wordt gebruikt om het percentage vroegtijdig geslachtsrijpe *parrs* te reduceren en te profiteren van het feit dat vrouwtjes een betere groei hebben dan mannetjes.

5.2 Kennisleemtes

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

Hierbij wordt gedoeld op de situatie in de zee, maar ook van de zoetwaterfase weten we nog maar relatief weinig. Zeker van de zeefase was tot circa 1960 bijna niets bekend. Een belangrijk wetenschapper (Waddington; in: Sutterby, 2005) schreef in 1959 in zijn boek "Salmon fishing" dat de zalm op zee migreerde richting de Saragassozee en foerageerde op glasalen!

Veel is nog onbekend in het beheer van salmonidenpopulaties. Sommige projecten zijn succesvol bij een relatief geringe inspanning, sommige herstelprogramma's hebben na tien of tientallen jaren nog geen succes. Dit wordt veroorzaakt doordat de zalm een plastische soort is en toch ook in sommige opzichten heel gespecialiseerd is. Hoewel er in het Rijnstroomgebied veel gedaan is en aanvankelijk succes bleek te zijn (met name de Sieg) lopen de zalmvangsten (2004-2005) weer terug. Van de minder kritische soort zeeforel lopen de vangsten zelfs dramatisch terug.

5.2.1 Visserij

Visserij lijkt momenteel geen bedreiging meer te vormen voor het herstel van zalm populaties. Laat jaren '70 van de vorige eeuw werden door o.a. NASCO de visserijen op de oceaan uitgekocht. In de binnenwateren van Nederland en een 12 mijlszone voor de kust geldt een vangstverbod, EU maatregelen verbieden de vangst in een zone van 12 tot 200 mijl uit de kust. Toch lijken al deze visserijbeperkingen geen herstel van de zalmstanden op te leveren. De vraag moet gesteld worden hoe effectief deze visserijbeperkingen – en de controle daarop – werkelijk zijn.

5.2.2 Waterverontreiniging

Vanaf de jaren zeventig van de 20^e eeuw is de vervuiling van de rivieren in West-Europa afgenomen, deels door het Rijn Actie Plan (RAP). Volgens Jakob (1996) is er geen reden om aan te nemen dat de waterkwaliteit van de Rijn nu nog een beperkende factor zou kunnen zijn voor vissen. Voor wat betreft de microverontreinigingen zou dit echter anders kunnen zijn. Er komen nog geregeld nieuwe stoffen bij en er wordt meer bekend over bestaande/bekende stoffen, zoals de effecten van bijvoorbeeld gechloreerde koolwaterstoffen (zoals PCB's) en hormoonontregelende stoffen (EDC's). De laatste jaren staan de effecten van Endocrine Disruptive Chemicals (EDC's) sterk in de belangstelling. De EDC's staan ook bekend als Hormone Active Agents (HAA's). Deze stoffen versluieren of versterken de werking van hormonen. Hormonen regelen groei- en ontwikkeling, metabolisme, fysische aanpassingen aan een veranderende omgeving, reproductie, gedrag en de *parr-smolt* transformatie (NRC,

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

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

5.2.3 Aquacultuur

De verschillende, meest negatieve aspecten van de aquacultuur zijn in voorgaande paragrafen belicht.

Vele auteurs en onderzoekers maken zich zeer grote zorgen over de negatieve gevolgen van aquacultuur op het herstel van zalmbestanden. Een aantal van deze, meest negatieve gevolgen zijn hiervoor al benoemd, maar er zijn ook nog niet bekende of pas ontdekte ernstige gevolgen van de aquacultuur, waar tot voor kort niemand vermoedens van had. Hiervan is het voorbeeld van de ziekte *Myxobolus cerebralis* een goed voorbeeld (zie paragraaf 3.11)

5.2.4 Paai- en opgroeigebieden

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

5.2.5 Overleving van verschillende levensstadia

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

Er zijn aanwijzingen gevonden dat de zeeoverleving van zalm negatief wordt beïnvloed door waterverontreiniging op de oceaan door polycyclische aromatische koolwaterstoffen (PAK's) / en gechloreerde fluorkoolstofverbindingen (CFK's), al dan niet in interactie met ozon en UV licht. Ook polychloor-bifenylen (PCB's), DDD, DDT, Dieldrin, lindaan enz. kunnen door bioaccumulatie een negatief effect hebben op de overleving

(Scott, 2001). Het is dus niet duidelijk waardoor de lage overleving op zee wordt veroorzaakt.

5.2.6 Migratie

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

Stroomopwaartse migratie

Het aanleggen van vispassages heeft als herstelmaatregel in salmoniden-herstelprogramma's een groot effect. De effectiviteit van de vistrap is afhankelijk van het type vistrap en ontwerp. Daarnaast spelen lokale omstandigheden, zoals afvoercharacteristiek van de rivier een rol. Duidelijk is dat indien er meerdere vistrappen gepasseerd moeten worden er steeds minder vissen erin slagen het einddoel te bereiken. Zeker bij passage van meerdere vistrappen kan dit betekenen dat een deel van de vissen te laat op de paaigronden arriveert.

Voor de stroomopwaartse migratie ondervinden zalmen problemen bij het binnentrekken van het zoete water bij de Afsluitdijk en het Haringvliet. Ook in het Nederlandse deel van het rivierengebied ondervinden salmoniden moeilijkheden (stuwen en splitsingspunten) bij de optrek naar Duitsland. Door telemetrisch onderzoek bij zeeforel en zalm is hier inzicht in verkregen. Via de Nieuwe Waterweg en de Waal is de Rijn vrij optrekbaar tot aan Gamsheim.

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

Stroomafwaartse migratie

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

Voor de stroomafwaartse migratie in de Rijn hoeven *smolts*, die afkomstig zijn uit opgroeigebieden benedenstrooms Iffezheim, relatief weinig obstakels te passeren.



Schade aan jonge zalmen bij een waterkrachtcentrale

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

5.2.7 Introducties van Atlantische zalm

De zalm komt van oorsprong alleen op het Noordelijk halfrond voor langs de kusten van de Atlantische oceaan. Zalmen zijn in veel landen geïntroduceerd, ook op het zuidelijk halfrond. Ook in Noord-Amerika zijn zalmen geïntroduceerd rond 1900 in het leefgebied van de Pacifische zalmen. Deze introducties waren niet succesvol ondanks het uitzetten van miljoenen eieren en juvenielen. Dit werd veroorzaakt doordat jonge Atlantische zalmen niet succesvol waren in de competitie met onder andere de oudere Pacifische zalmen. Introductie van volwassen vissen was waarschijnlijk succesvoller geweest. Recent komen Atlantische zalmen ook langs de Pacifische kust voor.

Door diverse auteurs (Gross, 1998; Krueger & May, 1991) worden effecten van introducties op de visserij en op het gehele ecosysteem beschreven. De effecten die beschreven zijn als gevolg van introducties, zijn globaal vergelijkbaar met de effecten van ontsnappingen uit de aquacultuur, hoewel de oorzaak anders is. Kortheidshalve wordt daarom verwezen naar de effecten van aquacultuur.

5.2.8 Beheer

Voor het beheer van zalmpopulaties is het belangrijk doelen te definiëren en na te gaan in hoeverre menselijk ingrijpen noodzakelijk is. Een bekende uitspraak in het zalmbeheer is "*Clean up the rivers and the salmon will come back*". Ook is het van belang te weten in hoeverre ingrijpen wel wenselijk is. Het uitzetten van kweekvissen in een natuurlijke populatie is mogelijk het begin van het verdwijnen van unieke genetische informatie.

In diverse reviews wordt gewezen op het belang van een voorafgaande bestudering van de oorspronkelijke of wilde zalmpopulatie, voorafgaand aan het nemen van maatregelen. De informatie met betrekking tot een aantal populatie-eigenschappen kan aanleiding zijn om een bepaalde beheersmaatregelen te nemen. Voor de Rijnzalm is veel informatie gefragmenteerd beschikbaar. De Groot (1989) heeft een deel (met name de vangstgegevens) samengevat. Gefragmenteerd wil zeggen in tijd en ruimte zijn gegevens deels beschikbaar. In tijd: sinds 1870 wordt er in Nederland een verplichte vangststatistiek bijgehouden. In ruimte: er is nog nooit gekeken naar verschillende populatie-eigenschappen van zalmen in bepaalde zijrivieren. Bekend is dat in Zwitserland voornamelijk vissen groter dan een meter werden gevangen (Staub, 1994). Door gegevens in tijd en ruimte te plaatsen, krijgt men meer inzicht in de populatiedynamische eigenschappen van de Rijnzalm. In de Sieg worden al jarenlang vissen van verschillende herkomsten uitgezet. De motivatie hierachter is niet duidelijk, het lijkt eerder om "trial and error" te gaan. Door Schneider (2002) is recent een aanbeveling gedaan om vissen van een stam uit te zetten die dezelfde paaiperiode hebben als de oorspronkelijke Sieglachs. Deze zalmen zijn niet genetisch identiek aan de oorspronkelijke Siegzalm, deze is immers uitgestorven. De overleving van ei tot *fry* wordt negatief beïnvloed door stammen te gebruiken die eerder of later afpaaien dan de oorspronkelijke Siegzalm. Zowel bij te vroeg als te laat paaïen nemen risicofactoren voor de overleving van eieren en larven toe.

Veel van de kennis van omtrent de zalm is wat lastiger te vergaren doordat:

1. De zalm meerdere habitats gedurende zijn leven benut; met name de zee- en oceaanafase zijn moeilijk te onderzoeken.
2. De zalm zich aan kan passen en aangepast heeft aan sterk variërende omstandigheden. Het aanpassen heeft geresulteerd in diverse strategieën om een optimale fitness te bereiken.
3. Veel proeven zijn gebaseerd op circumstantial evidence. Dit houdt in dat via een omweg bewijs wordt aangetoond. Door meer en betere proeven uit te voeren kunnen bepaalde veronderstellingen worden bewezen of juist uitgesloten en wordt het bewijs steeds sluitender.

In het voorliggende rapport is in diverse hoofdstukken al aangegeven, dat in sommige onderzoeken conclusies te vroeg of ten onterechte getrokken zijn.

Ondanks een uitgebreide bestudering vooraf en veel investeringen in maatregelen voor het herstel van zalmpopulaties zijn veel projecten niet succesvol of worden productiedoelstellingen niet gehaald. Het doel van een aantal herstelprogramma's is in de loop van de tijd dan ook verschoven van een herstelprogramma naar een programma met een hoog educatief gehalte of andere sociaal-economische doelstellingen, zoals werkgelegenheid. Dit laatste geldt met name voor afgelegen streken in Canada en de V.S. waar een grote werkloosheid is onder de lokale bevolking sinds de andere lokale nijverheid zoals bosbouw en visserij aan banden is gelegd (NRC, 2004). Deels wordt deze verandering mede ingegeven door politieke belangen.

5.2.9 Genetica

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

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

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

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

5.2.10 Overige kennisleemtes

Scheepvaart

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

Klimaatveranderingen

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

Overige redenen

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

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

6 Beheer, herstel en behoud

In het vorige hoofdstuk zijn de achteruitgang en bedreigingen van de Atlantische zalm uitvoerig aan de orde geweest. In dit hoofdstuk wordt aandacht besteed aan de mogelijkheden voor beheer in het Rijn- en Maassysteem en het buitenland. Daarna wordt ingegaan op de mogelijkheden voor herstel van de Atlantische zalm in de Rijn en Maas.

6.1 Initiatieven in Rijnstroomgebied

Vanaf 1800 begon de vervuiling van de rivieren met afvalproducten afkomstig van de industrie, de huishoudens en de landbouw steeds grotere vormen aan te nemen. In de jaren 1960 en 1970 groeide het milieubesef. In 1950 hadden de Rijnstaten al een verdrag ondertekend voor een schonere Rijn, maar daar werd weinig of geen gevolg aan gegeven. Sinds het Sandoz ongeval in 1986 is het plan opgevat om de Rijn geheel ecologisch te herstellen. Hiervoor is het Rijn Actie Plan (RAP, 1987) ingesteld. In het Rijn Actie Plan worden 3 fasen voorgesteld met afzonderlijke doelen tot 2000. De eerste fase duurt tot 1989 (prioritaire stoffen inventariseren). De tweede fase tot 1995 (lozingen met 50-70% verminderen) en de derde en laatste fase duurt tot 2000 (zo nodig aanvullende maatregelen).

Sinds 1950 werken de Rijnsoeverstaten in de IRC samen om de Rijn te beschermen. In deze tijd zijn talrijke overeenkomsten gesloten alsmede talrijke programma's en maatregelen succesvol uitgevoerd. Verder komen alle Rijnsoeverstaten in het Coördineringscomité Rijn samen. Hier wordt de implementatie van de Europese Kaderrichtlijn Water gecoördineerd. Het fundamentele doel is de goede toestand van de Rijn en van de wateren in zijn stroomgebied te herstellen.

De Rijnministersconferentie in 1986 in Rotterdam stelde in het Rijn Actie Plan (RAP) als doel voor 2000: *"Het ecosysteem van de Rijn terug te brengen in een toestand waarin nu verdwenen, maar vroeger inheemse, hogere soorten (bijvoorbeeld de indicatorsoort zalm) zich weer kunnen vestigen in de grote Europese rivier de Rijn."*

Hoewel de zalm als indicatorsoort is gekozen, is het algemene doel "ecologisch herstel van de Rijn, waarbij ook de terugkeer van de riviertrekvisseren zoals elft, fint, houting, sneep, steur, zeeprink en rivierprink hoort". Als indicator voor het verbeteren van het riviersysteem is de zalm gekozen (Nederlands Actieprogramma: Zalm terug in de Rijn in 2000).

In het kader van het RAP actieplan worden of zijn momenteel paai- en opgroeigebieden geïnventariseerd en/of hersteld, worden oude rivierarmen in Duitsland en Nederland aangetakt en worden in geschikte rivieren in Duitsland weer zalmen uitgezet. Daarnaast worden verdergaande maatregelen genomen om de waterkwaliteit nog meer te verbeteren.

Maatregelen in de secties waterkwaliteit en emissies zijn o.a. het opzetten van een waterkwaliteitsmonitoringsnet en het voorkomen van ongelukken op bedrijfsterreinen en bij de scheepvaart. Op het gebied van hoogwater is het Actieplan Hoogwater opgesteld.

Het IRC heeft aan het begin van de 21^e eeuw een nieuw programma voorgesteld. Het draagt de titel „Rijn 2020“. Het programma legt het zwaartepunt bij ecologie, natuurbescherming, hoogwaterbescherming en grondwaterbescherming. Voorts dient de waterkwaliteit verder te worden bewaakt en verbeterd. In januari 2001 hebben de Rijnministers dit “programma voor de duurzame ontwikkeling” van de Rijn aangenomen. Het zal de eisen vanuit de EU-Kaderrichtlijn Water en het op dezelfde lijn zittende waterbeleid van Zwitserland in het stroomgebied van de Rijn implementeren. De Kaderrichtlijn Water (KRW) van de EU van 2000 heeft de volgende doelstellingen:

- beschouwt het stroomgebied van een rivier als één geheel;
- eist een integrale evaluatie en exploitatie;
- stelt een lijst van prioritaire stoffen op;
- legt de nadruk op biologische indicatoren;
- definieert de goede chemische toestand;
- definieert de goede ecologische toestand;
- stelt 2015 als deadline voor het bereiken van de goede toestand in alle Europese wateren



Figuur 6.1 Acties, genoemd in het Rijn 2020 programma

Om de doelstellingen en visies te realiseren, noemt het programma „Rijn 2020“ talrijke concrete acties – met precieze vermelding van gebieden en deadlines. De acties zijn complementair en versterken elkaar. Zo zorgt een extensievere landbouw in de uiterwaarden voor betere kansen voor natuurontwikkeling en -behoud en verbetering van de waterkwaliteit,

omdat er minder nutriënten en schadelijke stoffen in het oppervlaktewater terechtkomen.

Verleden

De eerste maatregelen die genomen werden lagen op het gebied van het veiligstellen van voldoende ouderdieren voor de paai. Zo mocht in Nederland op de zondagen niet gevestigd worden op de zalm, om een voldoende doortrek van ouderdieren te garanderen, overigens zonder dit feitelijk te onderbouwen. Al in het midden van de 19e eeuw werden forel en zalmeieren of zalmbroed uitgezet in de Rijn. Dit was een van de maatregelen die werden genomen voor het op peil houden van de salmonidenpopulatie. Het uitzetten van jonge zalmen in de Rijn had waarschijnlijk weinig effect, de zalmstand was al op zijn retour door andere factoren zoals beperking van het paaigebied door de bouw van stuwen, normalisatiewerken en watervervuiling. Ook in landen als Luxemburg werden rond 1891 zalmen uitgezet.

Heden

In het kader van de actieplannen zijn er in de Rijn en Maas allereerst projecten uitgevoerd om de waterkwaliteit te verbeteren. In de Maas is al in de vorige eeuw een aanvang gemaakt met het vispasseerbaar maken van kunstwerken. Maar momenteel is de stuw van Borgharen niet passeerbaar voor vis. Er bestaan wel plannen in een vergevorderd stadium om een vispassage aan te leggen en hopelijk wordt dit in 2006 uitgevoerd.

Voor lopende projecten wordt verwezen naar het rapport dat Nutreco samen met de NVVS en de OVB heeft uitgebracht over zalmherstel (Nutreco, 2003).

6.2 Initiatieven in Maasstroomgebied

Analoog aan de discussie over de verbetering van het ecosysteem Rijn heeft er al tientallen jaren discussie plaatsgevonden tussen de landen waar de Maas door stroomt. Dit heeft echter pas in 1994 geleid tot de instelling van een internationale commissie (Internationale Commissie voor de Bescherming van de Maas, ICBM) die bezig gaat met het herstellen van het ecosysteem Maas. Nederland heeft zich op 8 juni 1982 geconformeerd aan het Beneluxbesluit M(96) artikel 2 lid 2 m.b.t. het vrijmaken van de migratieweg naar de Ourthe vóór 2002. In dit verdrag is ook overeengekomen dat de betrokken partijen zich inzetten voor het geheel optrekbaar maken van de Maas inclusief zijbeken voor 2010. Door de ICBM worden globaal gezien dezelfde maatregelen voorgesteld als in het Rijnstroomgebied. Het accent heeft de afgelopen jaren zich iets meer dan op de Rijn gericht op verbeteren van de waterkwaliteit. Momenteel is er geen werkgroep vissen in ICBM verband meer actief.

6.3 Ervaringen met beheer van zalmachtigen in overige landen

Met name in Noord-Amerika is ontzettend veel ervaring opgedaan met het beheren van salmoniden. Er is ook sprake geweest van veel *trial and error*, maar dit heeft wel geresulteerd in een aantal concepten, waarbinnen salmonidenherstel kan worden aangepakt. Ook in Engeland (Thames) en Frankrijk (o.a. Loire-Allier) is ervaring opgedaan met salmonidenherstel. Ook in Scandinavië zijn herstelprogramma's uitgevoerd, deze zijn echter minder goed internationaal gedocumenteerd.

De doelen van salmonidenherstelprogramma's zijn afhankelijk van de noodzaak voor het opstellen van een beheerprogramma. Niet alleen het conserveren of herstel van een salmoniden-populatie speelt een rol in het bepalen van het doel, ook politieke en sociaal-economische redenen (werkgelegenheid in kwekerijen door werkloze inheemse bevolking (Indianen, vissers en houthakkers) vistoeerisme, bewustwording vergroten bij groot publiek over natuurherstel) kunnen een rol spelen in het bepalen van de doelstellingen.

Zonder al te veel in te gaan op de theoretische achtergronden van herstelprogramma's worden in onderstaande paragrafen/alinea's de beschikbare middelen voor het beheer of management van zalmpopulaties genoemd: Voor een uitgebreide beschrijving wordt verwezen naar Nutreco (2003) en de Laak (2002a,b). De Beschikbare middelen voor beheer en management zijn te verdelen in:

- Habitatverbeteringsmaatregelen;
- Maatregelen op populatieniveau;
- Maatregelen op gebied genetica en ouderdieraanpassingen;
- Overige *managementtools*.

Habitatverbetering

Habitatverbetering wordt meestal gezien als een eerste en belangrijk begin voor salmonidenpopulaties (Susan Young: "*Clean up rivers, say experts, and Atlantic salmon will come*," Bangor Daily News, 16 October 2001). Het is ook de meest natuurlijke benadering voor salmonidenherstel. Een aantal technieken zijn:

- Verwijderen van stuwen is de meest natuurlijke methode voor een optimale vispassage. De aanleg van dammen heeft niet alleen effect op de migratie van salmoniden, maar ook het bovenstroomse habitat wordt vernield of veranderd. Door de aanleg van vispassages wordt de migratie van met name de optrekkende zalmen verbeterd, maar de stroomafwaartse migratie van *smolts* ondervindt nog steeds hinder van de dammen.
- Vispassages aanleggen. Een van de meest succesvolle technieken voor herstel salmonidenpopulaties. Ook stroomafwaartse vispassage / visgeleiding valt hieronder (problematiek bij waterkrachtcentrales)
- *In stream* aanpassingen, hieronder vallen: het opschonen van grindbeddingen, oever stabilisatie (door onder meer het weren van landbouwhuisdieren), beschutting aanbrengen, aanleggen *pool-riffles*, debiet manipulatie, beschaduwing aanbrengen door aanplant

stuiken/bomen, vrije meandering weer toestaan, LWD (*Large Woody Debris*) aanbrengen, constructies van kunstmatige of natuurlijke materialen aanbrengen voor een hogere stroomsnelheid en om meer dynamiek in de beek of rivier te krijgen.

- Bekalken van zure rivieren met een geringe bufferende capaciteit. Speelt een rol in sommige regio's (Noorwegen, Zweden, Canada).
- Bemesten van meren met (an)organische mest(stoffen) in Canada en V.S.
- Bemesten van rivieren. Deze maatregel klinkt ons vreemd in de oren, omdat in West-Europa nagenoeg alle rivieren en zelfs bovenlopen te maken hebben met eutrofiering. Maar in (bovenlopen van) rivieren in Noord-Amerika, waar de zalm is uitgestorven, moet bij een begin van een herintroductieplan soms bemest worden om de productie van algen en zoöplankton weer op gang te krijgen. Toen de zalmen er nog afpaaiden zorgden de karkassen van de overleden ouderdieren voor toevoer van nutriënten.

Populativeniveau

- *Smolt*productie. De *smolt*productie in kwekerijen heeft een aantal voordelen. Door de korte verblijfsduur van gekweekte *smolts* in het zoete water is de overleving hoog.
- *Smolt stocking* (uitzetting) kan een belangrijk onderdeel zijn van herstelprogramma's in rivieren, waarbij veel paai- en opgroeigebied verloren is gegaan. Echter het herstellen van deze gebieden biedt op termijn mee perspectief voor een duurzaam herstel.
- Eieren van verschillende stadia kweken en uitzetten, *fry* uitzetten. Uitzetten in incubators (*Whitlock-Vibertbox/deep substrate incubators*) geeft hogere overleving.
- *Satellite rearing*. Vissen worden in kleine bakken in de rivier uitgezet en gevoed tot de herfst. De *parrs* worden dan eventueel gemerkt en losgelaten. Kan ook worden uitgevoerd door NGO's (Niet Gouvernemente Organisaatie).
- *Lake stocking/semi-natural rearing*. Uitzetten van vis in (*man-made*) vijvers of meren. Bij kleine vijvers eventueel bijvoeren.
- *Cage rearing*. Voornamelijk voor commerciële doelen.
- Verplaatsen ouderdieren (door lucht, weg of trein). Meest 'natuurlijke' manier om een gebied te herkoloniseren.
- *Spawning channels*. Kunstmatig aangelegde paaigebieden.

Deze maatregelen worden al lang toegepast en staan momenteel weer meer in de belangstelling. Dit komt door slechte ervaring met en de beperkingen van kwekerij producten en een groter besef van de waarde van natuurlijk voortgeplante en voortplantende zalmen voor herstelprogramma's.

Genetische en ouderdier aanpassingen

Er is veel bezorgdheid over het behoud van de genetische identiteit (integriteit) van wilde zalmopvolgers. Deze opvolgers hebben een optimaal aangepaste genetische variabiliteit. Door *non-native* vissen (vissen met een andere herkomst), wordt de genetische identiteit van een zalmopvolger aangetast. Daarom is het raadzaam exemplaren uit de oorspronkelijke populatie of exemplaren van een nabijgelegen rivier te

gebruiken. De effecten van genetische vermenging van oorspronkelijke en kwekerijvissen kunnen verstrekende gevolgen hebben. Uitzettingen van vissen met een andere herkomst hebben effect op:

- natuurlijke selectie.
- verlies genetische diversiteit.
- *straying rate*. Kweekvissen hebben een hoge *straying rate*.
- *gene flow*. Het aandeel niet natuurlijke genen dat in een populatie voorkomt, doordat er uitgezette vissen deelnemen aan de paai.
- Mutaties. Mutaties treden in een natuurlijke populatie zelden op.
- *Heterosis*. Dit is het verschijnsel dat door kruisingen betere nakomelingen worden verkregen dan de ouderdieren.
- *Outbreeding*. Is het verschijnsel dat in de F2 generatie de nakomelingen juist minder goed groeien en lagere resistentie hebben tegen ziekten dan hun F1 ouders. Is een soort inteelt.

Overige Managementtools.

Managementtools zijn nodig voor behoud van wilde zalmstammen, maar ook in programma's waar de productielimiet hoger ligt dan het natuurlijke systeem kan dragen. Hiervoor staan onder andere de volgende maatregelen ter beschikking:

- Beperken van vangstquota.
- Vangstverbod. Vangstverboden kunnen worden ingesteld voor (delen van) rivieren, kustzone, oceanen, nabij *pools* en kunstwerken. Een vangstverbod kan gelden gedurende bepaalde delen van het jaar (optrek- en paaiperiode) of gedurende het gehele jaar.
- *Barrier pools*. Bij een *pool* worden de vissen tijdelijk tegengehouden door bijvoorbeeld *stopnets*. Daarbij is bewaking aanwezig. Hierdoor hebben stropers minder kans.
- Schade aan vis beperken bij *catch and release* (hengelsport).
- Predator controle. Het doden op grote schaal van predators heeft een slecht imago bij het publiek. De effecten van grootschalig verwijderen van predatoren (*culling*) is twijfelachtig.
- *Barging and trucking*. Opvangen van *smolts* bij waterkrachtcentrales en stuwdammen om ze met vrachtauto's of schepen te transporteren en ze benedenstrooms uit te zetten.

De effecten van al deze mogelijke maatregelen dienen in alle onderzoek- en herstelprogramma's te worden geëvalueerd.

Voor sommige salmonidenherstelprogramma's wordt het effect afgemeten aan een kosten-baten analyse. De opbrengsten zijn bij een productiedoelstelling vrij gemakkelijk te berekenen. Bij puur ecologisch herstel is dit minder eenvoudig, de opbrengsten zijn niet in valuta uit te drukken, maar vertegenwoordigen een subjectieve waarde.

Verklarende woordenlijst

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

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

Term	Omschrijving
Twee zeewinter vis; Two sea-winter fish (2ZW)	Vis die twee volledige winters op zee heeft doorgebracht.
Whitling	Zie: Finnock. Term wordt niet gebruikt in Allen & Ritter, 1975

Verwerkte literatuur

- Alabaster, J.S., 1967. The survival of salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*) in fresh and saline water at high temperatures. Water research, Pergamon Press p. 717-730.
- Allan, I. R. H., & J. A. Ritter, 1977. Salmonid terminology. J. Cons. Perm. Int. Expl. Mer. 37: 293-299.
- Alfei, L., D. Cavallo, P. Eleuteri, M.G. Grollino, P.T. Colombari, A. Ferri, A. Onali & R. De Vita, 1996. Nuclear DNA content in *Salmo fibreni* in Lake Posta, Fibreno, Italy. Journal of Fish Biology 48: 1051-1058.
- Bakke, T.A. & P.D. Harris, 1998. Diseases and parasites in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 55 (Suppl. 1) 247-266.
- Banks, 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. Journal of Fish Biology 1: 85-136.
- Beland, K.F..R.M. Jordan en A.L. Meister. 1982. Water depth and velocity preferences of spawning Atlantic salmon in Maine rivers. North American Journal of Fisheries Management 2: 11-13.
- Berg, L.S., 1934. Vernal and hiemal races among anadromous fishes. Translation by W.E. Ricker) Journal of the Fish. Res. Board of Canada 16, 515-537 (1959). In: Stabell, 1984.
- Berg, L.S. 1948. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries: deel 1. 4th edition improved and augmented. IPSR Press, 1962.
- Berg, O.K., 1985. The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. Journal of Fish Biology 27: 805-815.
- Berg, O.K., & M. Berg, 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in northern Norway. Journal of Fish Biology 31: 113-121.
- bij de Vaate, A. & A.W. Breukelaar, 1999. Upstram migration of sea trout (*Salmo trutta* L.) in the Rhine delta, The Netherlands.: Progress report with results from the period 1996-1998. RIZA, Lelystad. Rapport no. 99.108x.
- bij de Vaate, A. & A..W. Breukelaar (eds.) 2001. De migratie van zeeforel in Nederland. RIZA, Lelystad. Rapport nr. 2001.046.
- Brummelen, T.C. van, 1990. Chemicals affecting the spawning migration of anadromous fish by causing avoidance responses or oriental disability, with special reference to concentrations in the River Rhine. (Publikaties en Rapporten van het Projekt EHR; 17-1989. RIZA, RIVM RIVO DLO, RIZA, Lelystad.
- Byrne, C.J., R. Poole, G. Rogan, M. Dillane & K.F. Whelan, 2003. Temporal and environmental influences on the variation in Atlantic salmon *smolt* migration in the Burrishoole system 1970-2000. Journal of Fish Biology 63, 1552-1564.
- Craigie, E.H., 1926. A preliminary experiment upon the relation of the olfactory sense to migration of the sockeye salmon (*O. nerka*). Trans. Of the Royal Soc. of Can. 5, 215-224. Geciteerd in: Elliott *et al.*, 1992.
- Crisp, D.T., 1993. The environmental requirments of salmon and trout in fresh water. Fresh Water Forum. Vol. 3(3), p 176-201

- Crisp, D.T., P.A. Carling (1989). Observations on siting, dimensions and structure of salmonid *redds*. *Journal of Fish Biology*. 34: 119-134.
- Cunjak, R.A., 1992. Cooperative feeding, growth and movements of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from riverine and estuarine environments. *Ecology of freshwater fish*, Vol 1, No 1 p. 26-34.
- Cunjak, R.A. T.D. Prowse & D.L. Parrish, 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Can. J. of Aquatic Sci.* 55 (Suppl. 1): 161-180.
- Daye, P.G., 1982. Tolerance of Atlantic salmon *fry* and *parr* to low pH. International Symposium on Acidic Precipitation and Fishery Impacts in Northeastern North America, Ithaca, NY (USA), 2-5 Aug 1981. Atlantic Salmon Corp., Box 1081 Armdale, N.S. B3L 4L5, Canada.
- Dempson, J.B., R.A. Meyers & D.G. Reddin, 1986. Age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) influences of the marine environment. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89. Geciteerd in Mills, 1993.
- Dempson, J.B., M.F. O'Connell & C.J. Schwarz, 2004. Spatial and temporal trends in abundance of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Newfoundland with emphasis on impacts of the 1992 closure of the commercial fishery. *Fisheries Management and Ecology*, 11, p. 387-402.
- de Groot, S.J., 1989. Literature survey into the possibility of restocking the River Rhine and its tributaries with Atlantic salmon (SALMO SALAR). RIZA, Lelystad (Nederland) : DBW/RIZA, Publikaties en Rapporten van het Projekt "EHR"; 11-1989.
- de Laak, G.A.J., F.T. Vriese, 2001. Migratie van Salmoniden: bepalende factoren voor terugkeer naar het zoete water. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport OND00123.
- de Laak, G.A.J., F.T. Vriese, 2001. Project monitoring intrek zeeforel in Nederland. Eindrapportage Vangen, merken en schubbezen van salmoniden 1996 - 2000. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport OND00124.
- de Laak, G.A.J., 2002a. Herstelprogramma Zalm in Rijn en Maas. Stand van zaken 2002. Deelrapport 1: Inventarisatie. OVB, Nieuwegein. Rapport nummer: OND00134 deel 1 (3).
- de Laak, G.A.J., 2002b. Herstelprogramma Zalm in Rijn en Maas. Stand van zaken 2002. Deelrapport 2: Analyse. OVB, Nieuwegein. Rapport nr OND00134.
- de Nie, H.W. & G. van Ommering. 1998. Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Elliott, J.M., D. Trevor Crisp, R.H.K. Mann, I. Pettman, A.D. Pickering, T.G. Pottinger & I.J. Winfield, 1992. Sea trout literature review and bibliography; NRA National Rivers Authority. Bristol (Groot-Brittanië) : NRA. (Fisheries Technical Report; 3).
- Elliott, S.R. T.A. Coe, J.M. Helfield, R.J. Naiman, 1998. Spatial variation in environmental characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55 (Suppl. 1): 267-280.
- Fleming, I. A., 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. Selected proceedings of the international workshop entitled 'Integrating across scales: Predicting patterns of change in Atlantic

- salmon'. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences Vol. 55, suppl., p. 59-76.
- Frost, W.E. 1950. The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*s. trutta*) in the river Forss, Caithness. Journal of Animal Ecology 19: 147-158.
- Garside, E.T. 1973. Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon. Canadian Journal of Zoology 31: 898-900.
- Gaudet, D. 2002. Atlantic salmon, a white paper. Alaska Department of Fish and Game.
<http://govdocs.aquake.org/cgi/reprint/2003/1025/10250070.pdf>
- Glebe, B.D. T.D. Appy, Richard L. Saunders. 1979. Variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) reproductive traits and their implications in breeding programs. ICES, Anadromous and Catadromous Fish Committee rapport: ICES/CM//M:23
- Grimnes, A., & P.J. Jakobsen, 1996. The physiological effects of salmonlice infection on post-smolt of Atlantic salmon. Journal of Fish Biology 48: 1179-1194.
- Gross, M.R., 1998. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 55 Suppl. 1: 267-280.
- Hambrook, M.J. & G.M. Hare. 1993. New uses for kelt. In: Mills, D. (ed.). Salmon in the sea and new enhancement strategies. The Atlantic Salmon Federation. Fishing News Books. Blackwell Sci Publ., Oxford. p. 332-337
- Hansen, L.P., & T.P. Quinn. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. Canadian Journal Fish and Aquatic Sciences 55: 104-118.
- Hansen, L.P., N. Jonsson, B. Jonsson. 1993. Oceanic migration in *homing* Atlantic salmon. Animal Behaviour p. 927-941.
- Hansen, L.P., K.B. Døving, B. Jonsson. 1987. Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. Journal of Fish Biology 30 (6): 713-721.
- Harden Jones, F.R. 1968. Fish migration. Edward Arnold, London.
- Hasler, A.D. 1954. Odor perception and orientation in fishes. Journal Research Bd. Canada 11: 107-129.
- Hasler, A.D. 1958. Orientation and fish migration. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hasler, A.D. 1966. Underwater Guideposts: *Homing* of Salmon. Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- Hasler, A.D., R.M. Horall, W.J. Wisby & W.J. Breamer. 1958. Sun orientation and *homing* in fishes. Limnol. Oceanog. 3, 353-361. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hasler, A.D., & W.J. Wisby. 1951. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. Amer. Nat., 85, 223-238. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hasler, A.D., & H.O. Schwassmann. 1960. Sun orientation of fish at different latitudes. Cold spring harbour Symp. Quant. Biol. 25, 429-441. In: Hoar & Randall, 1971.
- Hawley, D; Raven, PJ; Anstey, KL; Crisp, S; Freeman, D; Cullis, J. 2002. Riverside Explorer: an educational application of River Habitat Survey information. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 12(4): 457-469.

- Hedger, R.D., J.J. Dodson, N.E. Bergeron & F. Caron. 2004. Quantifying the effectiveness of regional habitat quality index models for predicting densities of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 13 (4): 266-275.
- Heggberget, T.G., L. P. Hansen, T. F. Naesje, 1988. Within-river spawning migration of Atlantic salmon (*SALMO SALAR*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(10): 1691-1698
- Heinimaa, S. & J. Erkinaro. 2004. Characteristics of mature male *parr* in the northernmost Atlantic salmon populations. *Journal of Fish Biology* 64 (1): 219-226.
- Hendry, K. & D. Cragg-Hine. 2003. Ecology of the Atlantic Salmon. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology*. Series No.7 English Nature, Peterborough.
- Hilborn, R., & J. Winton. 1993. Learning to enhance salmon production: lessons from the Salmonid Enhancement Program. *Canadian Journal of Fisheries And Aquatic Sciences* 50 (9): 2043-2056.
- Holl, M., 1999. Historisch overzicht van de zalm en andere trekvisseren van de Rijn. Stand van zaken. In: Symposiumbundel 2e Internationale Rijn-symposium 'Zalm 2000'. Internationale Com-missie ter Bescherming van de Rijn (IKSR/CIPR).
- Hutchings, J.A., & M.E.B. Jones, 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Selected proceedings of the international workshop entitled 'Integrating across scales: Predicting patterns of change in Atlantic salmon'. Vol. 55, suppl., p. 22-47.
- Hutchings, J.A. & R.A. Myers. 1985. Mating between anadromous and non anadromous Atlantic Salmon, *Salmo salar* L.. In: *Canadian Journal Zoology* 63: 2219-2221.
- Ingendahl, D, G. Feldhaus, G. de Laak, T. Vriese and A. Breukelaar. Study of downstream migrating salmon smolt in the River Rhine using the NEDAP Trail System: 2006 and preliminary results 2007. International Council the Exploration of the Sea. Working Group for North Atlantic Salmon Working Paper 2007/xx
- IRC, 2004. Rhein & Lachs 2020". Programm für Wanderfische im Rheinsystem. IKSr-CIPR-ICBR, Koblenz.
- Jensen, K.W., 1968. Sea trout of the river Istra, western Norway. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 48: 187-213.
- Jessop, B.M. 1986. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of the Big Salmon River, New Brunswick. Fisheries and Oceans, Canada. Canadian Technical report of Fisheries and Aquatic Science No. 1415.
- Jones, J.W., 1959. The Salmon. Collins, London.
- Jonsson, N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research* 66, 20-35. In Byrne, 2003.
- Jonsson, N., B. Jonsson, L.P. Hansen, 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*. vol. 66 (3), p. 425-436.
- Jonsson, N., & B. Jonsson, 2004. Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *Journal of Fish Biology* 64: 241-247.

- Johnston, P., N. E. Bergeron & J.J. Dodson, 2004. Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer water temperature near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology* 65: 1305-1318.
- Jordan, R.M. (1981). Atlantic salmon spawning survey and evaluation of natural spawning success. Final Performance Report, AFS-20-R, Maine.
- Jordan, W.C., & E. Verspoor. 1993. Incidence of natural hybrids between Atlantic salmon and brown trout, in Britain. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 373-377.
- Kallio-Nyberg, I., E. Jutila, I. Saloniemi, & E. Jokikokko, 2004. Association between environmental factors, *smolt* size and the survival of wild and reared Atlantic salmon from the Simojoki River in the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 65: 122-134.
- Karlström, Ö. 1977. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Doctoral dissertation. Institute of Zoology, University of Uppsala, Sweden, 1977.
- Kamphuis, M. & W. Nijdam. 1993. Literatuuronderzoek RIZA. Deelrapport 3: Waterkwaliteit gerelateerd aan vissoorten. OVB, Nieuwegein.
- Kazakov R.V., A.N. Lyashenko. 1987. Effect of duration of riverine and marine periods of life on the size of females and their eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, and sea trout *S. trutta*. *Journal of Ichthyology* 27(4): 124-134.
- Kazakov, R.V. & S.F. Titov. 1991. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L, on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routes. *Journal of Fish Biology* 39: p 1-6.
- Keenleyside, M.H.A. & F.T. Yamamoto. 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) *Behaviour* 19: 139 -169.
- Klein Breteler J.G.P. & de Laak, G.A.J., 2003. Lengte - Gewicht relaties Nederlandse vissoorten. Deelrapport I, versie 2. OVB, Nieuwegein. OVB rapport nummer: OND00074.
- Klemetsen, A., P-A Amundsen, J.B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M.F. O'Connell, & E. Mortensen. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*. Vol. 12 (1): 1-59.
- Kocik & Ferreri, 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. Selected proceedings of the international workshop entitled 'Integrating across scales: Predicting patterns of change in Atlantic salmon'. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 suppl.: 191-200.
- Krueger, C.C. & B. May. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 48, suppl. 1: 66-77.
- Köck, G. 1995. Die Systematik im Wandel der Zeit am Beispiel der Salmoniden. *Österr. Fischerei*, vol. 48 (8/9): 188-192.
- Laughton, R. 1991. The movements of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. SOAFD Scottish Office Agriculture and Fisheries Department. SOAFD, 1991- 35 p. Report 50.

- Leeuw, C.C. de & J.J.G.M. Backx. 2001. Naar een herstel van estuariene gradiënten in Nederland. RIKZ/RIZA. RIKZ rapport nr 2000.044. RIZA rapportnr. 2000.034.
- Maitland, P.S. & C.N. Campbell, 1992. Freshwater fishes of the British Isles. The New Naturalist, Harper Collins Publishers.
- Mathisen, O.A., & T. Gudjonsson, 1978. Salmon management and ocean ranching in Iceland. *Isl. Landbun. J. Agr. Res. Icel.* 10: 156-174. In: Mills, 1993.
- McCormick, S.D., L.P. Hansen, T.P. Quinn, R.L. Saunders, 1998. Movement, migrating and smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 55: 77-92.
- Menzies, W.J.M. 1931. The Salmon. 2nd edn. Blackwood, Edingburgh. Geciteerd in: Mills, D.H. 1970.
- Mills, D. 1970. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Mills, D. (ed.) 1989. Ecology and Management of Atlantic Salmon. Dep. Of Forestry and Natural Resources University of Edingburgh. Chapman and Hall, London.
- Mills, D. (ed.). 1993. Salmon in the sea and new enhancement strategies. The Atlantic Salmon Federation. Fishing News Books. Blackwell Sci Publ., Oxford.
- Moore, A., S.M. Freake & I.M. Thomas, 1990. Magnetic particles in the lateral line of the Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 329, 11-15. Geciteerd in: Mills, 1993.
- Nielsen, J.L. 1998. Population genetics and the conservation and management of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 55: 145-152.
- Niemelä, E., M. Julkunen & J. Erkinaro, 1999. Revealing trends in densities of juvenile salmon, *Salmo salar* L., in the subarctic River Teno using cluster analysis on long-term sampling data. *Fisheries Management and Ecology* 6: 207-220.
- Niemelä, E., Mäkinen, T.S., Moen, K, Hassinen, E; Erkinaro, J; Länsman, M; Julkunen, M. 2000. Age, sex ratio and timing of the catch of *kelts* and ascending Atlantic salmon in the subarctic River Teno. *Journal of Fish Biology* 56 (4): 974-985.
- Nijssen, H. & S.J. de Groot, 1987. De vissen van Nederland. KNNV, Utrecht.
- Nolan, D.T., P. Reilly, S.E. Wendelaar Bonga, 1999. Infection with low numbers of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* induces stress-related effects in postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56 (6): 947-959.
- Nordeng, H. 1971. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature* 233: 411-413. In: Mills, 1989.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos*, 28, 155-159. In: Mills, 1989.
- National Research Council. 2004. Atlantic salmon in Maine. National Research Council. National Academy of Science, Washington.
- Nutreco. 2003. Samen tegen de stroom in. Herstel van zalm in de Rijn en Maas. F. Moquette, T. Vriese, M. Dijkstra & G. de Laak. NVVS, Amersfoort. OVB, Nieuwegein.

- Nymann, O.L. 1970. Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*Salmo salar* L) and trout (*Salmo trutta* L.). Transactions of the American Fisheries Society 99 (1) 229-236.
- O'Connell, M.F. A. Walsh & N.M. Cochrane, 2001a. Status of Atlantic salmon in Middle Brook (SFA 5), Northeast Brook, Trepassy (SFA 9) and Northeast River, Placentia (SFA 10), Newfoundland, in 2000. Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 2001/042. In: Klemetsen, 2003.
- Oliva, O. & M.S. Johal. 1981. On the last Bohemian salmon (*Salmo salar*). Věst. Čs. Společ. Zool. 45: 102-114.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forrest. 1971. Geographical Variation in the Atlantic Salmon. Nature 231: 250-252.
- Payne, R.H., A.R. Child & A. Forrest, 1972. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic Salmon. Journal of Fish Biology 4: 233-236.
- Piggins, D.J. 1964. The results of tagging sea trout *kelts* during 1962 and 1963. Rep. Salm. Res. Trust Ireland, no 5, 25-31.
- Power, G. 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 1601-1611.
- Quak, J. 1993. Habitats van de zalm (*Salmo salar*) in het zoete water; de zalm in een ecologisch perspectief. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport Deelrapport Sa/OVB 1993-01.
- Quinn, T.P. & C. Groot, 1984. Pacific salmon (*Oncorhynchus*) migration: orientation versus random movement. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41: 1319-1324.
- Quinn, T. 2000. *Homing*, straying and colonization. In: W. Stewart Grant (editor). 1997. Genetic effects of straying of non-native fish hatchery fish into natural populations: proceedings of the workshop. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech Memo. NMFS-NWFSC-30.
<http://www.nwfsc.noaa.gov/publications/techmemos/tm30/tm30.html>
- Rhine Action Programme. 1987. International Commission for the Protection of the Rhine against Pollution. Approved by the 8th Conference of Ministers on the Protection of the Rhine against pollution, Strasbourg, 1 October 1987.
- Ricker, W.E., & A. Robertson, 1935. Observations on the behaviour of adult sockeye salmon during the spawning migration. Can. Field Natur.: 49, 132-134. In: Hasler, 1966.
- Ryman, z. j. Genetic population structure. Division of Population Genetics Stockholm University, Stockholm, Sweden.
- Schneider, J. 2002. Zur ursprünglichen Laichzeit des Sieglachses und Stammauswahl bei der Wiedereinbürgerung. Fisher & Teichwirt 8: 304-307.
- Scholz, L., N.K. Truelove, B.L. French, B.A. Berejikian, T.P. Quinn, E. Casillas & T.K. Collier. 2000. Diazinon disrupts antipredator and *homing* behaviors in Chinook salmon. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 1911-1918.
- Scott, D. 2001. Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon. Fisheries Management and Ecology 8: 487-499.

- Semmekrot, S. 1992. Analyse van het ecologisch potentieel van beken in Nederland voor salmoniden. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport 1992-01.
- Shearer, W.M. 1992. The Atlantic salmon. Natural history, exploitation and future management. Blackwell Scientific. Fishing new books.
- Sutterby, R. & M Greenhalgh, 2005. Atlantic Salmon: An Illustrated Natural History.
- Stabell, O.B. 1984. *Homing* and olfaction in Salmonids: a critical review with special reference to the atlantic salmon. Biological Reviews 59: 333-388.
- Stasko, A..B. 1971. Review of field studies on fish orientation. Annals of the New York Acad. of Sci. 188, 12-29. In: Stabell, 1984.
- Staub, E. 1994. Biometriedaten des historischen Lachsbestandes am Hochrein im Vergleich zu rezenten Lachsen aus Wiederansiedlungsprojekten. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Sektion Fischerei, Bern. In: 2. Internationales Rhein-symposium "Lachs 2000". IKSR, 2000.
- Stewart, L. 1973. Environmental engineering and monitoring in relation to salmon management. In: International Atlantic Salmon Foundation Special Publications Series. 4(1), 297-316.
- Sušnik, S., Schoffmann, J. & A. Snoj. 2004. Phylogenetic position of *Salmo (Platysalmo) platycephalus* Behnke, 1968, from south-central Turkey, evidenced by genetic data. Journal of Fish Biology 64: 9947-9960.
- Thorpe, J.E., M.S. Miles & D.S. Keay. 1984. Development rate, Fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Aquaculture, 43: 289-305.
- Thorpe, J.E. & Mitchell, K.A. 1981. Stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*) In Britain and Ireland: Discreteness, and Current Management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 38, 1576-1590.
- Thomas, J.D. 1962. The food and growth of brown trout and its feeding relationship with salmon *parr* and the eel in the river Teify, West Wales. J. of Animal Ecol. Vol 31: 175-205.
- Trépanier, S., M.A. Rodriguez & P. Magnan. 1996. Spawning migration in landlocked Atlantic salmon : time series modelling of river discharge and water temperature effects. Journal of Fish Biology 48: p 925-936.
- Verspoor, E. 1988. Widespread hybridization between native Atlantic salmon and introduced Brown trout. Journal of Fish Biology 32: 327-334.
- Vriese, F.T., G.A.J. de Laak & S.A.W. Jansen. 1999. Leeftijdsoepaling salmoniden van het project 'Monitoring intrek zeeforel in Nederland (COVISI): visnr. 1 t/m 495. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport OND00088 / OND00092.
- Vriese, F.T., & G.A.J. de Laak. 2000. Leeftijdsoepaling salmoniden van het project 'Monitoring intrek zeeforel in Nederland (COVISI)': visnr. 496 t/m 671. OVB, Nieuwegein. Onderzoeksrapport OND00113.
- Vriese, F.T. & H. Wiegierinck. 1991. Trout tagging experiments in Dutch coastal waters during the summer of 1990. ICES Council Meeting Papers., ICES, Copenhagen (Denmark).
- Wang, S., J.J. Hard, F. Utter. 2001. Salmonid inbreeding: a review. Reviews in Fish Biology and Fisheries vol. 11 (4)301-319. 2001.

- Watson, R. 1999. Salmon, Trout & Charr of the world. A fisherman's Natural history. Swan Hill Press, England.
- White, H.C. 1942. Atlantic salmon *redds* and artificial spawning beds. J. Fish. Res. Board.Can. 6: 37-44. In: Crisp, D.T., P.A. Carling (1989).
- Wheeler, 1992. A list of the common and scientific names of fishes of the British isles. Journal of Fish Biology 41 Suppl. A. p. 37.
- Wickett, W.P. 1958. Adult returns of Pink salmon from the 1954 Fraser River planting. Fisheries Research. Bd. Can. Prog. Rept. 111: 18-19. In: Hasler, 1966.
- WWF, 2001. The status of Wild Atlantic Salmon: A river by river assessment. World Wildlife Foundation, Canada.
- Youngson, E.F., & E. Verspoor. 1998. Interactions between wild and introduced Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 55: 153-160.

In deze reeks verschenen:

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

Zie de website voor een digitale PDF versie en nieuwe kennisdocumenten (http://www.sportvisserijnederland.nl/vis_en_water/)



Sportvisserij Nederland
Postbus 162
3720 Ad Bilthoven

