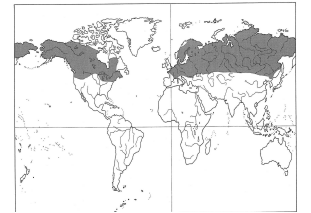
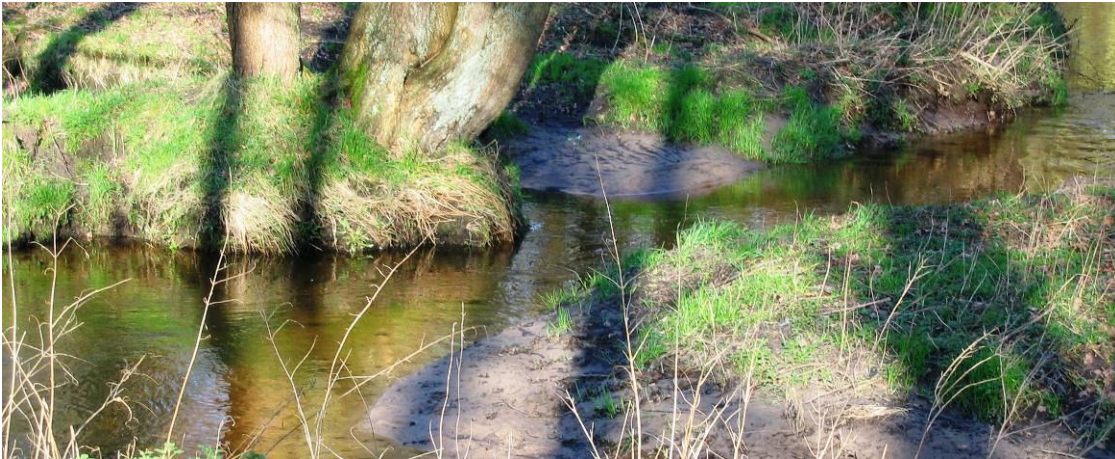
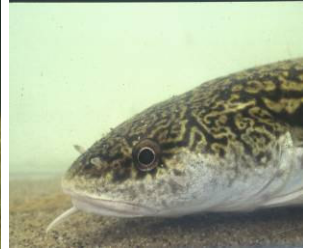


# Kennisdocument kwabaal

*Lota lota* (Linnaeus, 1758)



Foto's voorblad:  
Verspreidngskaart – Lelek (1987)  
foto's – Sportvisserij Nederland

**Kennisdocument kwabaal,  
*Lota lota* (Linnaeus, 1758)**

**Kennisdocument 28**

**Sportvisserij Nederland**

**door**

**P. Beelen**

**Maart 2009**



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

# Statuspagina

<b>Titel</b>	Kennisdocument kwabaal, <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)
<b>Samenstelling</b>	Sportvisserij Nederland Postbus 162 3720 AD BILTHOVEN
<b>Telefoon</b>	030-605 84 00
<b>Telefax</b>	030-603 98 74
<b>E-mail</b>	<a href="mailto:info@sportvisserijnederland.nl">info@sportvisserijnederland.nl</a>
<b>Homepage</b>	<a href="http://www.sportvisserijnederland.nl">www.sportvisserijnederland.nl</a>
<b>Opdrachtgever</b>	Sportvisserij Nederland
<b>Auteur(s)</b>	P. Beelen
<b>Emailadres</b>	<a href="mailto:emmerik@sportvisserijnederland.nl">emmerik@sportvisserijnederland.nl</a>
<b>Redactie en begeleiding</b>	W.A.M. Van Emmerik
<b>Aantal pagina's</b>	66
<b>Trefwoorden</b>	kwabaal, biologie, habitat, ecologie
<b>Projectnummer</b>	Kennisdocument 28
<b>Datum</b>	Maart 2009

## **Bibliografische referentie:**

Beelen, P, 2009. Kennisdocument kwabaal, *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 28. 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 en de opdrachtgever.

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 over de kwabaal *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Deze kennis betreft informatie over de systematiek, herkenning en determinatie, geografische verspreiding, de leefwijze, het voedsel, de voortplanting, ontwikkelingsstadia, migratie specifieke habitat- en milieueisen, visserij, bedreigingen en beheer.

De kwabaal kenmerkt zich door zijn enkele kindraad, zijn lange 2-delige rugvin, zijn lange anaalvin en de buikvinnen die voor de borstvinnen staan. De schubben van de kwabaal zijn klein en liggen diep ingebed in de huid. De bovenzijde is meestal donkerolijfgroen tot bruin of geelachtig. De zijden zijn iets lichter van kleur en de buik is wit. Meestal beschikt de kwabaal over een prachtig gemarmerde tekening op het gehele lichaam en de vinnen. De kwabaal is een inheemse soort die is opgenomen in de visserijwet en wegens zijn bedreigde status ook in de Rode Lijst. Er gelden geen vangstbeperkingen of minimummaten voor kwabaal.

De kwabaal komt voor in Noordelijk Azië, Noord-Amerika en Europa. Afwezig is hij hier in Ierland, Engeland, Schotland, de westkust van Noorwegen en op de meeste eilanden. In verschillende landen wordt de kwabaal als kwetsbaar of bedreigd gezien. In België was de soort uitgestorven, maar in een aantal proefgebieden zijn herintroducties gedaan die tot nu toe succesvol lijken. In Nederland wordt de soort vooral nog aangetroffen in het Utrechtse plassenengebied (met name Spiegelplas en Vinkeveense plassen) en de grote rivieren. De status is echter kritiek. Binnen Nederland zijn twee verschillende genetische stammen aangetroffen.

De kwabaal komt voor in meren, rivieren en beken en heeft een voorkeur voor diep, zuurstofrijk en koud water. Naarmate de kwabaal groter wordt eet hij voornamelijk vis. In de winter en in de nacht is de kwabaal het meest actief en gaat dan vaak op zoek naar voedsel.

De paaiperiode is in Nederland afhankelijk van de temperatuur tussen januari en februari. Kwabalen paaien als de temperatuur ongeveer tussen de 0 en de 4°C is, al is er ook paai waargenomen bij iets hogere temperaturen. Het paaisubstraat is bij voorkeur steen of zand. Paai vindt plaats in beken en rivieren op vegetatierijke zijbeekjes. In meren paaien de oudere kwabalen vaak op grotere diepte. Het paaisubstraat bestaat meestal uit zand of steen.

Bedreigend voor de kwabaal is het weinig fluctuerende waterpeil waardoor overstromingen langs beken of rivieren nauwelijks meer voorkomen. Ondergelopen gebieden vormen een goed opgroeigebied voor kwabaallarven. Ook temperatuurstijgingen door warmwaterlozingen en klimaatsverandering worden als mogelijke oorzaak van de achteruitgang gezien. Natuurlijke (holle)oevers, natuurlijk fluctuerende waterpeilen met kansen voor winterinundaties en natuurlijke beeklopen zijn positief voor de kwabaal.

---

---

# Inhoudsopgave

1	Inleiding.....	8
1.1	Aanleiding .....	8
1.2	Beleidsstatus .....	8
1.3	Afkadering.....	8
1.4	Werkwijze .....	8
2	Systematiek en uiterlijke kenmerken .....	10
2.1	Systematiek.....	10
2.2	Uiterlijke kenmerken.....	11
2.3	Herkenning en determinatie.....	12
3	Ecologische kennis.....	14
3.1	Leefwijze .....	14
3.2	Geografische verspreiding .....	14
3.3	Migratie 18	
3.4	Voortplanting .....	18
3.4.1	Paaigedrag en bevruchting.....	18
3.4.2	Paaiperiode.....	20
3.4.3	Paaihabitat .....	21
3.4.4	Gonaden en fecunditeit .....	21
3.5	Ontogenese .....	23
3.5.2	Ei-stadium .....	23
3.5.3	Embryonale en larvale stadium.....	25
3.5.4	Juvenile stadium .....	26
3.5.5	Adulte stadium .....	27
3.5.6	Levensduur .....	27
3.6	Groei, lengte en gewicht.....	28
3.6.1	Lengtegroei .....	28
3.6.2	Lengte-gewicht relatie.....	29
3.7	Voedsel 30	
3.8	Genetische aspecten .....	33
3.9	Populatie dynamica.....	36
3.10	Parasieten / ziekten .....	39
3.11	Bijzonderheden van de soort.....	43
3.12	Plaats in het ecosysteem .....	43
3.12.1	Predatoren.....	43
3.12.2	Competitie .....	43
4	Habitat- en milieu-eisen .....	45
4.1	Watertemperatuur .....	45
4.2	Zuurstofgehalte.....	46
4.3	Zuurgraad .....	46
4.4	Saliniteit.....	47
4.5	Stroomsnelheid / debiet .....	47
4.6	Waterdiepte.....	48
4.7	Bodemsubstraat .....	48
4.8	Vegetatie.....	49

---

---

4.9	Waterkwaliteit.....	49
4.10	Migratie	50
5	Visserij & aquacultuur.....	52
6	Bedreigingen.....	55
7	Beheer.....	56
8	Kennisleemtes.....	57
	Verklarende woordenlijst.....	58
	Verwerkte literatuur.....	59

---

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding

Dit rapport maakt deel uit van een reeks van kennisdocumenten over een groot aantal Nederlandse vissoorten. Deze kennisdocumenten moeten de beschikbare kennis van een vissoort beter toegankelijk maken. Door deze kennis te bundelen en beschikbaar te maken voor meer mensen kan dit document bijdragen aan een beter visstand- water- en natuurbeheer. Het kennisdocument kwabaal is geschreven als literatuurbasis voor het project "kansen voor kwabaal". Binnen dit project wordt gekeken naar mogelijkheden tot herstel van de Nederlandse populatie.

## 1.2 Beleidsstatus

De kwabaal is een inheemse soort voor Nederland. De soort is opgenomen in de Visserijwet, maar kent voor de visserij geen wettelijke minimummaat.

De kwabaal is als "bedreigd" opgenomen in de Nederlandse Rode Lijst (2004). Hij komt ook voor in de Rode Lijst van het IUCN.

Het is op zijn minst opmerkelijk te noemen dat de kwabaal alleen voorkomt in de Rode Lijst en verder geen wettelijke bescherming geniet. In België (wetgeving riviervisserij) en Duitsland heeft de soort wel een beschermde status.

## 1.3 Afkadering

In dit kennisdocument worden vooral de ecologische, morfologische en taxonomische aspecten van de kwabaal behandeld. Anatomische en fysiologische informatie komt beperkt aan de orde.

Daarnaast wordt aandacht geschonken aan de (sport)visserij op kwabaal, de achteruitgang en de bedreigingen van de soort en de mogelijkheden voor herstel.

## 1.4 Werkwijze

De kennis in dit rapport is gebaseerd op literatuuronderzoek.

De ecologische informatie van het bestaande Habitat Geschiktheid Index model van de kwabaal (Hoijtink, 1998) en het onderzoek naar de biologie van de kwabaal ter voorbereiding van het herstel van de soort in het Vlaams Gewest (Dillen *et al.*, 2005) zijn als uitgangspunt gebruikt en aangevuld met recente en ontbrekende publicaties.

De ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts) files zijn doorzocht met trefwoorden evenals de Sportvisserij Nederland bibliotheek.



Daarnaast is algemene literatuur en grijze literatuur (rapporten en verslagen) betrokken bij het onderzoek. Tevens is gebruik gemaakt van informatie op Internet.

Wanneer voor handen, werd bij voorkeur gebruik gemaakt van gegevens uit literatuur over Nederland en de West-Europese regio.

## 2 Systematiek en uiterlijke kenmerken

### 2.1 Systematiek

De kwabaal, *Lota lota* (Linnaeus 1758), behoort tot de familie *Lotidae*, de kwabaalachtigen, die behoort tot de orde *Gadiformes* (Ruting, 1958). Hij behoort dus niet tot de alen, zoals de naam doet vermoeden.

De kwabaal is de enige uit de familie van de kwabaalachtigen die in zoet water leeft (Wheeler, 1969; OVB, 1986). De familie van de kwabaalachtigen bestaat uit 23 zoutwatersoorten in 6 geslachten. Hierbij horen onder andere de zoutwatersoorten de vijfdradige meun (*Ciliata mustela*) en de leng (*Molva molva*). De kabeljauw (*Gadus morhua*) behoort tot een andere familie (*Gadidae*) (van Emmerik & de Nie, 2006). Andere wetenschappelijke bronnen delen de kwabaal echter wel in onder de familie *Gadidae* (www.itis.gov).

In tegenstelling tot wat veel mensen denken is de kwabaal geen familie van de heek. Puur naar uiterlijk gekeken zijn er wel overeenkomsten met de kwabaal te zien.

De kwabaal is de enige soort in het geslacht *Lota*. Wel bestaan er verschillende meningen over het voorkomen van verschillende ondersoorten. Uit genetisch onderzoek van Van Hout *et al.* (2003; 2005) bleek dat er binnen Europa meerdere Evolutionair Significante Eenheden (ESE's) voorkomen. Meer informatie over deze genetische stammen is terug te vinden in paragraaf 3.8.

**Tabel 2.1 Classificatie van de kwabaal (volgens Froese & Pauly, 2008).**

**Rijk:** *Animalia*

**Stam:** *Chordata*

**Klasse:** *Actinoptergii* (straalvinnigen)

**Orde:** *Gadiformes* (schelvisachtigen/kabeljauwachtigen)

**Familie:** *Lotidae* (kwabaalachtigen)

**Geslacht:** *Lota*

**Soort:** *Lota lota*

De Engelse naam voor de kwabaal is 'burbot'. In het Duits heet hij 'Quappe' of 'Rutte'. Ook in Nederland bestaan er vele verschillende benamingen voor deze vis. Nijssen & de Groot (1987) noemen de volksnamen 'aalkwab', 'aalpad', 'aalskoet', 'kwab', 'kwabbe', 'kwalaal', 'kwakaal', 'merkor', 'pudde', 'puitaal', 'rauweeraal' en 'weeraal'. De bijnaam 'puitaal' is zeer verwarrend, aangezien er ook een zeevis bestaat (*Zoarces viviparus*) met als officiële naam puitaal. Ook de bijnaam 'weeraal' kan verwarring opleveren, doordat deze bijnaam ook voor de grote modderkruiper (*Misgurnus fossilis*) gebruikt wordt (OVB, 1986). Het woord 'kwab' verwijst volgens de woordkunde naar iets 'slijmerigs', 'lilligs' of 'weeks'. De naam kwabaal is dus niet bepaald een koosnaampje (Lucas, 1996).

## 2.2 Uiterlijke kenmerken

Net als alle kabeljauwachtigen heeft de kwabaal een lange rug- en aarsvin. Bij de kwabaal is de rugvin verdeeld in tweeën (bij de kabeljauw in drieën). Het 1e deel is kort (8-16 vinstralen), het 2e, achterste deel is 6 keer zo lang (60-85 vinstralen). De anaalvin is ook zeer lang (59 tot 81 vinstralen), maar net iets korter dan de 2e rugvin. De anaalvin en de tweede rugvin reiken tot aan het begin van de staartvin. De staartvin en de borstvinnen zijn afgerond van vorm. De keelstandige buikvinnen (5-8 vinstralen) staan voor de borstvinnen en zijn puntig, doordat de eerste paar vinstralen (m.n. de tweede) verlengd zijn (Ruting, 1958; Scott & Crossman, 1973).

De lichaamsvorm van de kwabaal is rond in dwarsdoorsnee, met een breedte-hoogte verhouding van ongeveer 1:1. Grote adulten zijn soms zelfs breder dan hoog. Alleen vlak voor het staarteinde is het lichaam zijdelings samengedrukt. De staart loopt uit in een punt

De kop van de kwabaal is breed en plat, met een grote, iets onderstandige bek (Ruting, 1958; Scott & Crossman, 1973). De talrijke tanden zijn klein en gelijkvormig en bevinden zich op de tussenkaak, de onderkaak en het ploegschaarbeen (Ruting, 1958).

De kleine schubben zijn rond, vrij zacht en vrij diep gegroefd (Scheuring, 1941; Ruting, 1958; Scott & Crossman, 1973). Vrijwel het gehele lichaam is met schubben bedekt (Scheuring, 1941; OVB, 1986). De zijlijn van de kwabaal telt 58-66 schubben (Ruting, 1958). Bovenop de schubben bevindt zich een slijm laag (Lusk, 1986; OVB, 1986).

Zeer opvallend is de stevige (enkele) tastdraad aan de kin en de beide korte draden op de rand van de neusgaten. Wat betreft de kleur van de iris verschillen de gegevens in de literatuur enigszins. Ruting (1958) vermeldt dat ze roodbruin zijn, Scheuring (1941) dat ze goudglanzend zijn en de OVB (1986) dat ze blauw tot goudglanzend zijn.

De kleur van de kwabaal is variabel, afhankelijk van de plaats en het seizoen. De bovenzijde is meestal donkerlijfgroen tot bruin of geelachtig. De zijden zijn iets lichter van kleur, aflopend tot wittig op de buik. Meestal bevinden zich donkere, vaak zeer fraaie, marmereachtige vlekken over het hele lichaam, inclusief de vinnen (van Emmerik & de Nie). Jonge kwabalen kunnen geheel zwart zijn. Als een kwabaal sterft, verbleekt hij zeer snel (Scheuring, 1941; OVB, 1986).

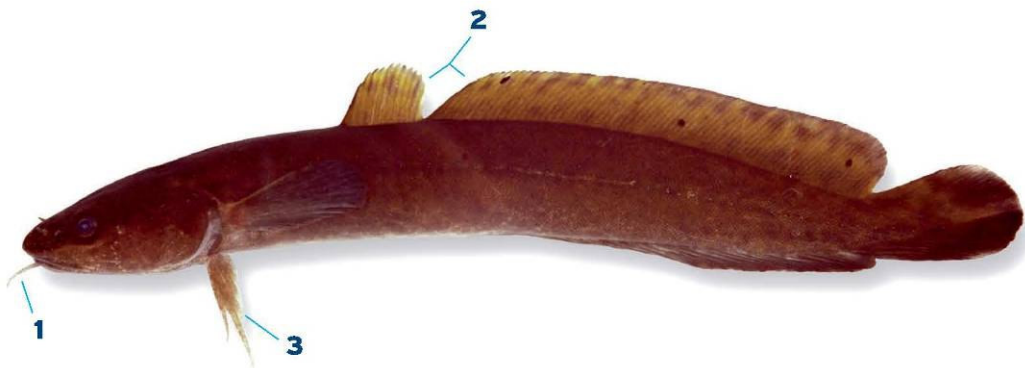


**Kwabalen (foto: Sportvisserij Nederland)**

## **2.3 Herkenning en determinatie**

De kwabaal is een gemakkelijk te herkennen vissoort, die men hooguit met een dwergmeerval kan verwarren. De kwabaal heeft echter slechts 1 duidelijke tastdraad op de kin terwijl meervalsoorten meer bekdraden hebben. In Europa leven geen andere zoetwatersoorten met een enkele tastdraad aan de kin (Gerstmeier & Romig, 1998).

Fabricius (1954) schreef dat de verlengde vinstralen van de buikvinnen bij het vrouwtjes duidelijk langer zijn dan de vinstralen van de mannetjes.



**3 duidelijke kenmerken van de kwabaal: (1) 1 kindraad, (2) 2 gescheiden rugvinnen waarvan de achterste doorloopt tot aan de staartvin, (3) buikvinnen staan voor de borstvinnen (foto: Sportvisserij Nederland).**



**Duidelijk zichtbare kindraad (foto: Sportvisserij Nederland)**



**De buikvinnen staan voor de borstvinnen (foto: Sportvisserij Nederland)**

## **3 Ecologische kennis**

### **3.1 Leefwijze**

De kwabaal is een zoetwatervis die heldere, koude en zuurstofrijke wateren prefereert. Hij komt ook voor in de benedenlopen van rivieren, en zelfs in brakke riviermondingen, maar hij heeft toch een duidelijke voorkeur voor flink stromende wateren of doorstroomde meren. In stromend water komt hij voor in het barbelengebied tot aan het middelste forellengebied. De kwabaal behoort dan ook tot de stromingsminnende vissen (reofielen). In de Alpen is hij tot 2000 m hoogte aangetroffen. De kwabaal is een nacht- en schemeringsdier, dat gedurende de dag in een schuilplaats onder stenen, boomwortels of in holtes verblijft. Holle oevers zijn aangewezen plekken voor kwabaal. Kwabalen zijn bodemvissen die op extreem grote diepte (700 m) voor kunnen komen. Naarmate de vis ouder wordt groeit de voorkeur voor diep water. De jonge kwabaal leeft van ongewervelde dieren, maar vanaf een lengte van 20-30 cm eet hij in de hoofdzaak kleine visjes, waaronder bodembewonende soorten zoals riviergrondel en biermpje. Ook viskuit wordt gegeten. Dit gegeven maakte kwabalen in het verleden niet erg populair bij beheerders van forellenbeken. Kwabaal is een echte koude minnende vis met een laag temperatuur-optimum. In de winter is de soort erg actief in tegenstelling tot de zomer, wanneer de voedselopname sterk ingeperkt wordt. De voorkeur wordt gegeven aan een habitat met zand- of grind/steenbodem. Slikkige bodems worden gemedend. De paaitijd van de kwabaal ligt wereldwijd tussen november en april, in Nederland meestal in januari of februari. De paai wordt in gang gezet als de watertemperatuur onder de 4°C zakt. De kwabalen trekken stroomopwaarts (paaitrek) om hun eieren af te zetten op een geschikte bodem. Fijn zand is hierbij het meest geprefereerde substraat, maar grof zand, steen en waterplanten zijn ook geschikt. In modder of slib zullen altijd wel enkele eieren overleven, maar de meerderheid zal verstikken. De kwabaal wordt wel de meest vruchtbare vissoort genoemd: per vrouwtje worden ca. 600.000 gelige eieren per kg lichaamsgewicht afgezet. De eieren zijn semi-pelagisch en kleven gedurende enkele uren na het afzetten. De jongen komen na 6-10 weken uit het ei en zijn dan pikzwart van kleur. Ze brengen hun jeugd vaak in de allerkleinste beekjes door. In het 3<sup>e</sup> of 4<sup>e</sup> jaar worden ze geslachtsrijp.

### **3.2 Geografische verspreiding**

Volgens de OVB (1986) en Semmekrot & Vriese (1992) lijkt de verspreiding beperkt door de aanwezigheid van koel water met een goede zuurstofhuishouding.

*Lota lota* komt voor in Noordelijk Azië, Noord-Amerika en Europa (Scott & Crossman, 1973; Muus & Dahlström, 1993). Afwezig is hij hier in Ierland, Schotland, de westkust van Noorwegen en op de meeste eilanden (Scott & Crossman, 1973). Ook in Engeland is de soort uitgestorven. In Duitsland wordt de soort als bedreigd gezien, evenals in Oostenrijk en Slovenië. In Frankrijk wordt de soort als kwetsbaar gezien (de Nie, 1997). In België was de soort uitgestorven, maar in 2006 zijn succesvol een aantal juvenielen geherintroduceerd in beken. Ook in Duitsland is men al sinds 1997 bezig met lokale herintroducties op de rivier de Ruhr (Schneider *et al.*, 2000).

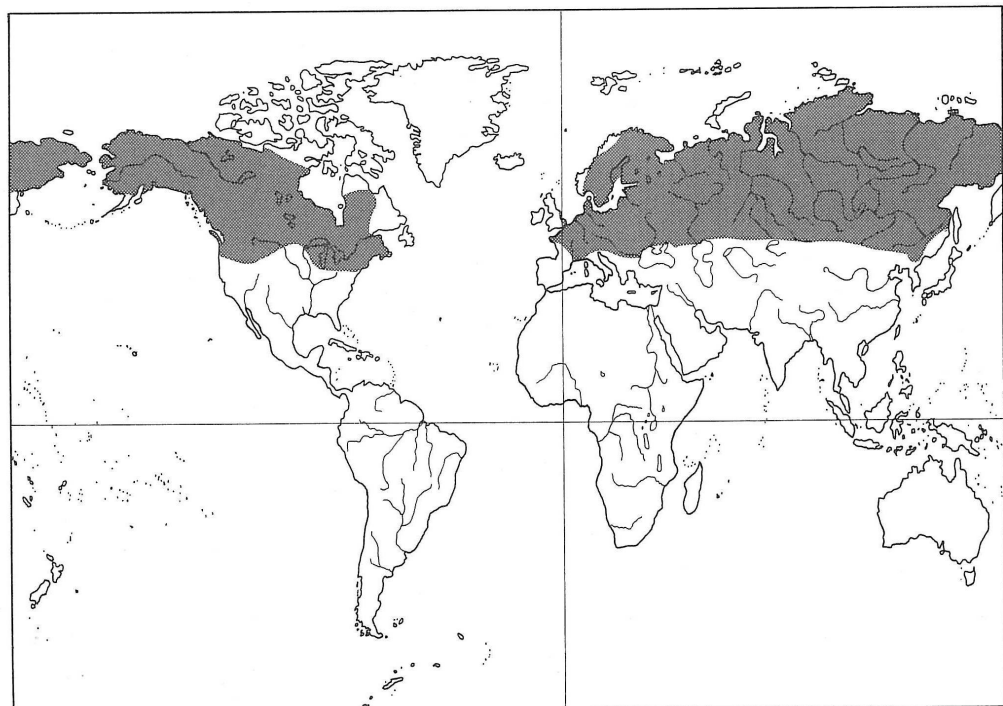


Fig. 68: Worldwide distribution of *Lota lota* (Linnaeus, 1758).

264

3. Systematic part

**Figuur 3.1 Wereldwijde verspreiding van de kwabaal (bron: Lelek, 1987)**

**Tabel 3.1 De verspreiding binnen Europa weergegeven in een tabel (bron: Dillen, 2005)**

**Tabel 2.1:** Overzichtstabel van de verspreiding en status van de kwabaal in Europa. [1a]: PHILIPPART & VRANKEN, 1983; [1b]: VANDELANNOOTE et al., 1998; [2a]: KLINGER et al., 2002; [2b]: DUBLING & BERG, 2001 [3]: MAITLAND & LYLE, 1996; [4]: JARI PÄÄKKONEN, persoonlijke mededeling; [5a]: KEITH & ALLARDI, 1996; [5b]: HENRI PERSAT, persoonlijke mededeling; [6]: LELEK, 1987; [7]: DE NIE, 1996; [8]: MIKSCHI et al., 1996; [9]: PENCZAK, 1996; [10]: POVŽ, 1996; [11]: HOLČIK, 1996; [12]: LUSK, 1996; [13]: KIRCHHOFER & HEFTI, 1996.

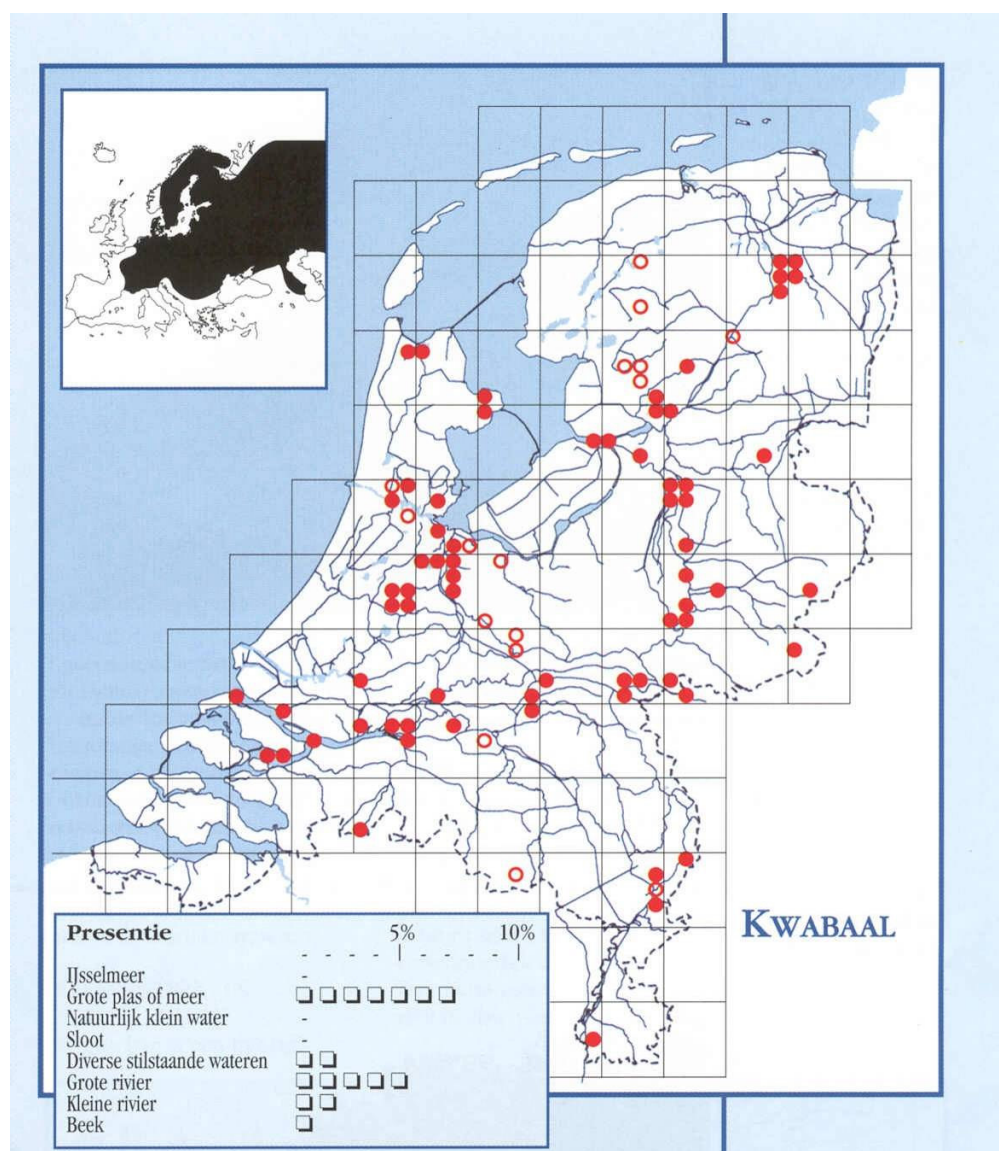
Land	Status	Bekken/rivier	Opmerkingen	Ref.
België	Uitgestorven, beschermd (wetgeving Rivier-visserij)	Relictpopulatie op de Maas, Wallonië	Wordt als uitgestorven beschouwd, sporadische waarnemingen van individuen, wschl afkomstig uit Franse gedeelte van Maas	[1a] & [1b]
Duitsland	In sommige staten met uitsterven bedreigd, in andere kwetsbaar, in enkele staten algemeen	Ruhr, Elbe, Oder, Rijn, Constance-meer	Momenteel loopt een herintroductieprogramma voor kwabaal in de rivier de Ruhr	[2a] & [2b]
Engeland	Uitgestorven, beschermd (Wildlife & Countryside act)	Nagenoeg alle grotere rivieren	Sinds 1970 uitgestorven, sinds 1981 opgenomen in Wildlife and Countryside act.	[3]
Finland	Algemeen tot vrij algemeen	Rivieren + meren	Komt in grote aantallen voor, behalve in het noorden van het land	[4]
Frankrijk	Kwetsbare soort	Bekkens van de Seine, de Loire, de Rhône, de Maas, en de Moezel	Komt ook in een aantal Franse (berg)meren voor	[5a] & [5b]
Italië	ongekend	Po- en Donaubekken, Garda Meer	--	[6]
Nederland	Zeer zeldzaam, beschermd (wetgeving Natuur-behoud)	Biesbosch, Volkerak/Krammer, de Waal, de Gelderse Ijssel en het Ketelmeer	Aantallen gaan waarschijnlijk nog steeds achteruit	[7]
Oostenrijk	Kwetsbare soort	Een aantal rivieren en meren, waaronder het Neusiedler meer	--	[8]
Polen	ongekend	Bekken van de Pilica	Aantallen zouden in de jaren '80 lichtjes zijn gestegen t.o.v. de jaren '60	[9]
Slovenië	Sterk bedreigd	Donaubekken, bekken van de Adriatische rivier	--	[10]
Slowakije	Zeldzaam, kwetsbare soort	--	--	[11]
Tjechië	Kwetsbare soort	Morava rivier en een aantal zijrivieren	Kwam rond eeuwwisseling in vrij grote aantallen voor in de Morava rivier, gezien commerciële visserij hierop	[12]
Zwitserland	Niet bedreigd	Rivieren + meren	--	[12]

#### *Verspreiding binnen Nederland*

Binnen Nederland kwam de kwabaal volgens Redeke (1941) vroeger vooral veelvuldig voor in de Friese meren, de Zuid-Hollandse plassen en de plassen ten oosten van de Utrechtse Vecht. In Groningen werd hij minder waargenomen en hij was zeldzaam in Noord-Holland ten noorden van het IJ en in Zeeland. Ruting (1958) vermeldt dat de soort voorkomt in meren en polderwateren die toevoer hebben van rivieren, zoals de Friese meren, het Naardermeer en Rijnland. Ook zou de kwabaal voorkomen in de Dinkel, de Berkel en de Ruurlose beek. Sindsdien, zo vermeldt de Nie (1997) aan de hand van vele referenties, is de soort in Nederland steeds



verder achteruit gegaan. Tegenwoordig wordt de kwabaal nog met enige regelmaat gevangen in het Hollands/Utrechtse plassen gebied, de Biesbosch, het Volkerak, de Krammer, de Waal, het gebied van de Gelderse Poort, de Gelderse IJssel en het Ketelmeer, verder incidenteel in de Maas, de Drentse Aa, de Overijsselse Vecht en de Boven-Slinge (de Nie, 1997).



**Figuur 3.2 De presentie van de kwabaal in 5-kilometerblokken in Nederland (percentage kwabalen op het totale aantal ter plaatse gevangen vissen). Op het inzetkaartje is de verspreiding in Europa aangegeven (bron: de Nie, 1997).**

Figuur 3.2 is gebaseerd op 143 waarnemingen van kwabalen tussen 1970 en 1995, verdeeld over 84 vijf kilometerblokken. De gemiddelde presentie is 2%. Er waren 27 waarnemingen in 21 vijf kilometerblokken met vangsten voor 1980. Uit vijf blokken (24%) komen meldingen na 1980. Dit wijst op een verdere achteruitgang. Driekwart van de waarnemingen is afkomstig uit visserijkundig onderzoek, 17% zijn hengselvangsten. Het aantal waarnemingen is wel toegenomen: 64% van de observaties dateert

uit de periode 1991-1995. De meeste waarnemingen komen uit het rivierengebied.

Over het algemeen kan over het grootste deel van het verspreidingsgebied van de kwabaal gezegd worden dat de bestanden teruglopen (Harsányi & Aschenbrenner, 1992; de Nie, 1996 & 1997). In de Great Lakes (Noord-Amerika) en Alaska gaat de kwabaal echter vooruit en zijn er gezonde populaties (de Nie, 1997).

### **3.3 Migratie**

Migratie vindt met name plaats als paaitrek. In de herfst en vroege winter begint de paaitrek en in het voorjaar migreren de soorten weer terug naar hun verblijfplaatsen. Paaimigratie kan tientallen tot honderden kilometers betreffen. Uit onderzoek is *homing* gedrag gesignaleerd.

In paragraaf 4.10 wordt het migratie proces uitgebreid beschreven.

### **3.4 Voortplanting**

#### **3.4.1 Paaigedrag en bevruchting**

##### *Gedrag*

De kwabaal paait opvallend genoeg als de watertemperatuur een dieptepunt heeft bereikt. In landen met koude winters paait de kwabaal onder het ijs.

De vissen komen in scholen van tientallen exemplaren bij elkaar en vormen een kronkelende kluwen op de bodem van het meer.

In 1997 verschenen in het tijdschrift *Beet foto's* van paaiende kwabalen in een Alpenmeer op 80 m diep (Figuur 3.3). De fotograaf "Uwe Scherner" beschrijft in dit artikel paaikluwen van zelfs 40 individuen. Müller (1960) refereert aan waarnemingen van wel 100 paaiende kwabalen bij elkaar. Fabricius (1954) beschrijft uitgebreid het paaigedrag dat hij tijdens zijn aquariumproef heeft waargenomen. Een mannetje en vrouwtje bewegen zich vlak boven een bodem van fijn zand. Het vrouwtje neemt een houding aan waarbij ze haar kop en staart omhoog buigt en haar lichaam van achteren omhoog gooit, zodat haar kop omlaag en haar staart omhoog staat. Zo zwemt ze over de bodem, met haar kindraad en de verlengde buikvinstralen door het zand. Het moet gezegd worden dat deze verlengde vinstralen bij de vrouwtjes veel langer zijn dan bij de mannetjes. Het mannetje zwemt van achteren onder de buik van het vrouwtje. Hij plaatst zijn kop onder die van het vrouwtje, zodat haar kindraad op zijn kop rust en haar buikvinnen zijn kop in de buurt van de kieuwen omsluiten. Zo zwemt het koppel langzaam over de bodem, met golvende zijwaartse lichaamsbewegingen. Deze bewegingen worden steeds intenser, tot de eigenlijke paring volgt. Het mannetje draait zijn lichaam dan snel een halve slag, zodat zijn buik de anus van het vrouwtje raakt. Een grote wolk van eieren en hom komt vrij, terwijl het koppel snel voort zwemt over de bodem. Hierna scheiden ze zich voor een poosje. Het vrouwtje maakt ondertussen wilde bewegingen met haar lichaam, waardoor het water heftig geroerd wordt. Dit is waarschijnlijk om de

eieren en de hom goed te mengen. Tevens is het een manier om de eieren te verspreiden in het (nagenoeg) stilstaande water. Na 5 tot 20 minuten begint dan weer een nieuwe paring. Tijdens de paringen lijken de kwabalen zeer tolerant tegenover soortgenoten die dichtbij kwamen. Uit onderzoek van Pulliainen & Korhonen (1992) bleek dat de kwabaal geen rustjaren heeft tussen de jaren waarin gepaaid wordt om z'n vetreserves aan te vullen, zoals eerder verondersteld werd.

**MAGISCHE MOMENTEN**

# Koude liefde

De kwabaal leeft helmeloos. De paai is door geen enkele visser ooit geobserveerd. Duiker Uwe Scherner lukte het om zeldzame opnamen te maken van dit koele liefdesspel.



1 Zo leeft de kwabaal gewoonlijk: eenzaam en goed verstopt.



2 Pas in de koude winterperiode trekt de kwabaal actief rond.



3 Wanneer de duikers bijna aan het einde van hun lijn zijn, ontdekken ze de eerste kluwen paaiende kwabalen.



4 Wild liefdesgetuigel in ijskoud water: de kwabaal zorgt voor nageslacht en wervelt tijdens de daad het bodemzand op.

Het is donker. Slechts vaag aiten zich de toppen van de Apen in het valse licht van de maan onderscheiden. Twee ijsduikers zekeren zich met een sterk koord en dalen af in een wak. De hemel is onverschillen opgeklaard, de maan spiegelt zich in de dikke ijslaag. Uwe Scherner, één van de duikers, mag in de diepten de bruiloft van de kwabalen beleven: "We zijn bijna aan het einde van ons 80 meter lange koord en ontmoeten de eerste parende kwabalen: een hartstochtelijke kluwen van gemarmerde, bruin-zwarte vis-slijven. Ik staar als gebio-ogeed door de zoeker van mijn camera en neem de worsteling in me op.

De kwabaal ben ik als gepassioneerd duiker wel vaker tegengekomen, ook in dit meer. Maar nooit had ik durven geloven dat het water zo'n grote hoeveelheid van deze koude rovers zou herbergen. Ik zie samsenscholingen van 20, 30, ja, zelfs wel 40 kwabalen, die zich treffen voor het paaspiel bij watertemperaturen net boven nul. De liefdesdronken dieren wervelen in hun lust zoveel zand op, dat het steeds lastiger wordt om goede foto's te maken. Maar ik kan niet stoppen, totdat ook mijn laatste film is volgeschoten. Ondanks de kou en de ontberingen is deze duik één van de mooiste van mijn leven geweest".

UWE SCHERNER

U1 SVM/Beet 2/97

**Figuur 3.3** Paaiende kwabalen in een Alpenmeer (bron: Beet, februari 1997).

### 3.4.2 Paaiperiode

In Nederland paait de kwabaal in de loop van de winter, van januari tot februari. Duitse bronnen melden dat de paai al in november kan beginnen (Müller, 1960). Wereldwijd loopt de paaiperiode volgens Scott & Crossman (1973) van november tot mei. In de geraadpleegde literatuur was echter geen locatie te vinden waar het paaien nog tot mei doorging. De perioden die wel zijn gevonden, zijn opgenomen in Tabel 3.2. Sorokin (1971) geeft aan dat bij kwabalen de jaarlijkse variaties in het tijdstip van begin van de paaiperiode (op dezelfde locatie) zeer gering zijn. Bij de kwabaal lijkt temperatuur en niet de precieze maand, de bepalende factor voor het begin van de paaiperiode te zijn. Dit valt af te leiden uit een aquariumexperiment van Fabricius (1954). De kwabalen die hij in dit experiment gebruikte begonnen, met één uitzondering bij 6,5°C, pas te paaien toen de watertemperatuur tot onder 4°C gezakt was. Kieckhäfer (1972) onderschrijft dit. In Tabel 3.3 is een overzicht gegeven van de verschillende temperaturen die door auteurs als paaitemperatuur zijn aangegeven. Veelal zijn dit (eigen of overgenomen) waarnemingen. Het hoeft dus niet per se zo te zijn dat het aangegeven temperatuurgebied ook het enige is waarbinnen de kwabaal paait. Wanneer 'onder ijs' staat aangegeven, kan dit als '0-4°C' geïnterpreteerd worden, immers het water direct onder het ijs heeft een temperatuur van 0°C en het water daaronder heeft een temperatuur van maximaal 4°C (bij deze temperatuur heeft water zijn hoogste dichtheid).

In zijbeken van het riviertje La Bar in de Franse Ardennen vond de paai in 2004 plaats bij watertemperaturen tussen de 5 en de 7°C (mondelijke mededeling J. Coeck van het INBO). Naast de temperatuur is de waterstand en de hoeveelheid licht (seizoensgebonden) van groot belang om de paai en paaimigratie te laten beginnen. Voor invloeden van waterstanden zie paragraaf 4.10.

**Tabel 3.2 Paaiperioden van de kwabaal in verschillende gebieden van voorkomen (bron: Hoijtink, 1998).**

Gebied	Paaiperiode	Referentie(s)
Canada	januari - maart	Scott & Crossman (1973)
Noord-Amerika	december - april	Clemens (1951), (1972)
Centraal Azië	januari - maart	Sorokin (1971)
Rusland	december - februari	Nikolski (1957)
Europa	december - maart	Wheeler (1969)
Centraal Europa	november - maart	Scheuring (1941)
Duitsland	november - maart	Müller (1960)
Nederland	januari - februari	J. Quak (mondelijke mededeling)



**Tabel 3.3**      **Paaitemperatuur van de kwabaal volgens verschillende auteurs (bron: Hoijtink, 1998).**

<b>Temperatuur (of omschrijving)</b>	<b>Referentie(s)</b>
0 - 4°C, onder ijs	Müller (1958)
rond 0°C	Sorokin (1971)
0 - 4°C	Kieckhäfer (1972)
0,6 - 1,7°C, onder ijs	Scott & Crossman (1973)
0,5 - 4°C	Maitland & Lyle (1991), Muus & Dahlström (1993)
0 - 3°C	Harsányi & Asschenbrenner (1992)

### **3.4.3**      **Paaihabitat**

De paaihabitat is afhankelijk van de gewone habitat van de kwabaal. In beken vindt de soort zijn paaihabitat voornamelijk stroomopwaarts of op plaatsen waar de beek overstroomde. In meren zoeken oudere dieren diep water op terwijl de jongere dieren de voorkeur geven aan een ondiepe paaiplaats (de Nie, 1996) (zie ook paragraaf 3.4.1.). In beken migreren de kwabalen vaak naar de diepere zijbeken met vegetatie.

### **3.4.4**      **Gonaden en fecunditeit**

#### *Gonaden*

Uit een Finse studie bleek dat de geslachtsindex (gewicht van de gonaden gedeeld door het totaalgewicht) van de kwabaal het grootst is in de reproductieperiode. De geslachtsindex daalde echter niet als de geslachtsindex steeg. M.a.w. de rijping van de gonaden gaat niet ten koste van de energiereserves in het lichaam. Vermoedelijk neemt de kwabaal tijdens en vlak voor de voortplantingsperiode zodanig veel voedsel op dat zowel de rijping van de gonaden als groei tegelijkertijd door kunnen gaan. Eenzelfde strategie werd eerder waargenomen bij de wijting (Pulliainen & Korhonen, 1990). Gerster & Guthruf (1987) onderzochten het gemiddelde aandeel van gonaden op het "legegewicht" (lichaamsgewicht zonder ingewanden) per maand (zie Figuur 3.4.).

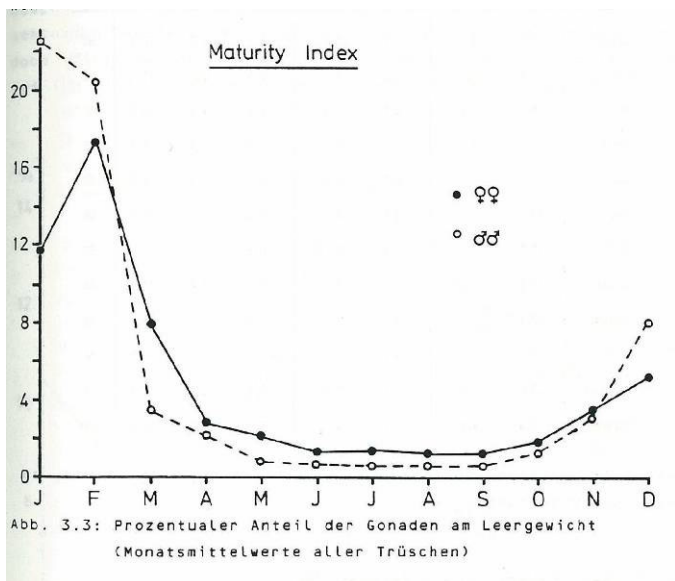


Abb. 3.3: Prozentualer Anteil der Gonaden am Leergewicht (Monatsmittelwerte aller Trübschen)

**Figuur 3.4** Procentueel aandeel van de gonaden op het lichaamsgewicht zonder ingewanden van een kwabaalpopulatie in de Bielersee (bron: Gerster & Guthruf, 1987).

#### *Fecunditeit*

Uit onderzoek van Kouril *et al.* (1985) in twee verschillende wateren bleek dat de vruchtbaarheid van de vrouwtjeskwabalen hier resp. gemiddeld 315.000 en 380.000 eieren /kg lichaamsgewicht was. Kieckhäfer (1972) vermeldt dat het aantal eieren dat per kg per vrouwtje wordt geproduceerd gemiddeld tussen ca. 400.000 en 650.000 ligt. Štípek (1992) vermeldt dat de kwabaal onder kweekomstandigheden ca. 750.000 eieren /kg lichaamsgewicht produceert. In Lake Superior lag dit aantal volgens Bailey (1972) tussen ca. 440.000 en 960.000 /kg, met een gemiddelde van ca. 640.000 /kg. Hij vermeldt hierbij wel dat de eiproduktie van de kwabaal in Lake Superior gemiddeld iets hoger schijnt te liggen dan elders. Uit bovenstaande getallen die samengevat staan in Tabel 3.4 kan worden vastgesteld dat de kwabaal de meest vruchtbare zoetwatervis is (Štípek, 1992). Na het middelen van de getallen uit Tabel 3.4 komt men op ca. 565.000 eitjes per kilo lichaamsgewicht.

De reden van het enorme aantal eieren dat een kwabaal af kan zetten ligt hoogst waarschijnlijk in het feit dat veel eieren sterven door verstikking, ongeschikte temperaturen en andere problemen zoals predatie. Omdat het aantal eieren zo groot is, zal altijd wel een deel overleven en worden de overlevingskansen van de soort gewaarborgd (Hoijtink, 1998).

#### *Dichtheid eieren*

De dichtheid waarin de eieren op de paaigronden kunnen worden aangetroffen verschilt nogal. Sorokin (1971) trof in de Russische Bugul'deyka rivier eieren aan in een dichtheid variërend van 200 tot 800.000 eieren/m<sup>2</sup>. Hij geeft hierbij aan dat de eieren op de plaatsen met een laagste dichtheid waarschijnlijk met de stroming zijn meegevoerd vanaf de plaats waar daadwerkelijk gepaaid is.

**Tabel 3.4 Eitjes per kilo lichaamsgewicht volgens verschillende referenties.**

Eitjes per kilo lichaamsgewicht	Referentie(s)
315.206 – 377.844	Kouril <i>et al.</i> (1985)
400.000 – 650.000	Kieckhäfer (1972)
750.000	Štípek (1992)
440.000 – 960.000 (gem. 640.000)	Bailey (1972)

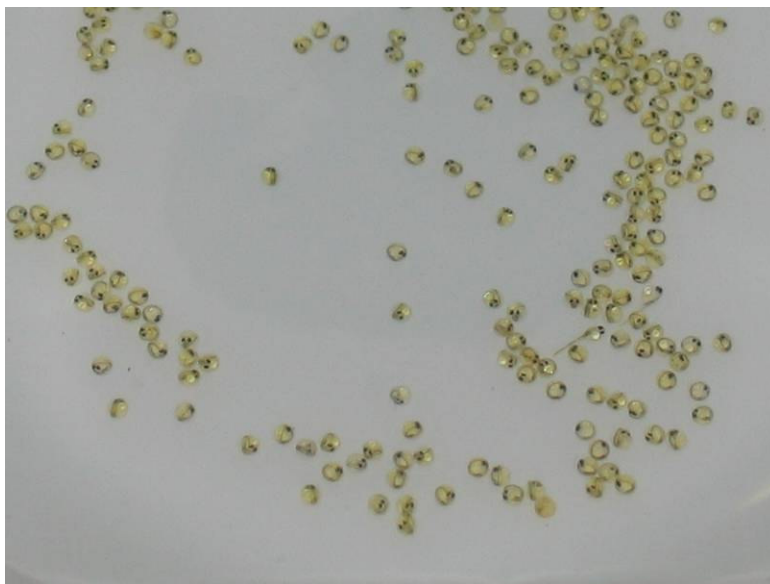
## 3.5 Ontogenese

**Tabel 3.5 Overzicht van de verschillende levensstadia van de kwabaal.**

eieren	vanaf het afzetten tot het uitkomen van de eieren
embryo	vanaf uitkomen eieren tot de dooierzak geheel verbruikt is
larve	vanaf het moment dat de dooierzak verbruikt is tot de uiterlijke kenmerken geheel ontwikkeld zijn
juveniel	vanaf het moment dat de uiterlijke kenmerken ontwikkeld zijn tot de vis geslachtsrijp is.
adult	vanaf het moment dat het dier geslachtsrijp is tot de dood

### 3.5.2 Ei-stadium

De grootte van de eieren varieert van 0,5 tot 1,7 mm (Sorokin, 1972; Patzner & Riehl, 1992). Patzner & Riehl (1992) noemen een gemiddelde diameter van 1,0 mm. Van Emmerik & de Nie (2006) spreken over geelachtige eieren. De jongen komen na 6-10 weken uit het ei (Gerstmeier & Romig, 1998). Lage temperaturen (2-6°C) zijn noodzakelijk om de eitjes optimaal tot ontwikkeling te laten komen (Lahnsteiner *et al.*, 1997; Harzevili *et al.*, niet gepubliceerde gegevens). Voor een nadere beschrijving van ei-ontwikkeling in relatie tot temperatuur, zie paragraaf 4.1.



**Uiterlijke kenmerken van eitjes van de kwabaal, net voor het uitkomen (foto: sportvisserij Nederland).**



**Eitjes worden in de kwekerij in Linkebeek (B) in flessen gehouden met een lichte stroming om een optimaal overlevingspercentage te creëren (foto: Sportvisserij Nederland).**

*Kleverigheid van de eieren*

De literatuur geeft verschillende waarnemingen wat betreft de eieren van de kwabaal. Volgens sommigen (o.a. Scheuring, 1941; Ruting, 1958) zijn de eieren kleverig en hechten ze aan het substraat. Wheeler (1969) geeft aan dat de eieren bentisch zijn, maar vermeldt daarbij niet of ze aan het substraat hechten. Anderen geven aan dat de eieren pelagisch (o.a. Cazemier & Wiegerinck, 1993; Muus & Dahlström, 1993) of semi-pelagisch zijn (o.a. Scott & Crossman, 1973; Lelek, 1987; Maitland & Lyle, 1991; Lelek & Buhse, 1992). Ook Fabricius (1954) nam tijdens zijn



experimenten waar dat de eieren semi-pelagisch zijn. Dit laatste houdt in dat de eieren eerst zweven, om vervolgens langzaam naar de bodem te zakken (Sorokin, 1971). Door beweging in het water kunnen ze gemakkelijk weer opwervelen en verplaatst worden. Zowel Berg *et al.* (1989) als Patzner & Riehl (1992) geven aan dat de net vrijgekomen eieren kleverig zijn. Hierdoor zouden ze in stromende wateren aan het substraat hechten. In meren zouden de eieren zweven. Uit een experiment van (1960) bleek dat de eieren die hij gebruikte pas na enige tijd kleverig werden. Kieckhäfer (1972) had dezelfde ervaring. Hij geeft aan dat de eieren ca. een half uur na de bevruchting kleverig werden en dat dit ca. 6 uur aanhoudt. In stagnante wateren vindt de verspreiding plaats door de bewegingen van het vrouwtje en door de semi-pelagische aard. De eieren zinken slechts langzaam, in het aquariumexperiment van Fabricius hadden na 24 uur de meeste eieren de bodem bereikt. Hierdoor is de kleverigheid van het ei, wanneer het de bodem bereikt, al zover afgenomen dat het niet meer aan het substraat zal hechten, maar gewoon 'los' op de bodem ligt. In stromende wateren zorgt de stroming voor de verspreiding. Deze eieren zullen door de waterbewegingen eerder met het substraat in contact komen en zullen dus in veel gevallen vasthechten. Een andere mogelijke oorzaak voor het relatief snel naar de bodem zakken van de eieren in rivieren en beken is dat het overheersende substraat daar meestal zand is. Als door de stroming opstuiwend zand in contact komt met een kleverig, zwevend ei, zal het eraan vast hechten en zal het ontstane complex veel sneller naar de bodem zakken dan alleen het ei op zich. In meren, waar minder opwerveling plaatsvindt en waar bovendien vaak lichtere slibdeeltjes veel dominantier zijn, is hier veel minder sprake van.

### 3.5.3 Embryonale en larvale stadium

De lengte van het net uit het ei gekropen embryo is afhankelijk van de temperatuur waarbij het embryo ontwikkeld is. Het optimum ligt bij een temperatuur van ca. 4°C, de larven hebben dan een gemiddelde lengte van 3,9 mm (Shodjai, 1977; Jäger *et al.*, 1980). Shodjai (1977) laat zien dat de larven bij 4°C na 26 dagen gemiddeld een lengte van 4,7 mm hebben bereikt, bij 6°C verliep deze groei iets sneller. Hierna stierven alle larven, omdat de temperatuur te laag was om voedsel op te nemen en al het dooiervocht was verteerd. Het is volgens bovenstaande gegevens te verwachten dat de groei bij een hogere temperatuur (8°C) sneller zal verlopen en dat er dan ook minder sterfgevallen zijn. Als gemiddelde lengte van een pas geboren kwabaal embryo kan 4 mm genomen worden (Emmerik & de Nie, 2006).

De net uit het ei gekropen embryo's voeden zich uitsluitend met dooiervocht. De larven voeden zich ook, doch niet uitsluitend, met externe voedselbronnen. Bij deze omschakeling is de overlevingskans van de larve sterk afhankelijk van lichtintensiteit, temperatuur en mate van beschikbaarheid van voedsel. Dit komt doordat de larve zijn voedsel op zicht bejaagt en maar een kleine energiereserve heeft. Hij kan er dus niet te lang over doen om voedsel te pakken te krijgen. Ook de grootte van de voedseldeeltjes speelt een belangrijke rol: ze moeten groot genoeg zijn om voldoende energie op te leveren en niet te groot om op te nemen

(Shodjai, 1977). Volgens Jäger *et al.* (1980) beginnen de larven pas voedsel op te nemen als de temperatuur tot 8°C is gestegen.

De larven zijn pelagisch en zwemmen in scholen niet te ver van de waterkant (Ryder & Pesendorfer, 1992).

In rivieren komen de pelagische larven tijdens de hoge waterstanden in de overstromingsvlakten terecht. Hier doen zij zich te goed aan zoöplankton, dat goed gedijt in het snel opwarmende water (Kessel *et al.*, 2006).

Het larvale levensstadium is erg kwetsbaar en het uitzetten van larven om de soort in België te herintroduceren was niet succesvol in 2005 (Coeck *et al.*, 2006)



**Larven van de kwabaal (foto: Sportvisserij Nederland).**

### 3.5.4 Juvenile stadium

Als de larven uitgroeien tot juvenielen, worden het bentische vissen. Ze gaan dan bij de bodem op zoek naar voedsel. Deze overgang vindt plaats bij een totale lengte tussen 21 en 30 mm (Ryder & Pesendorfer, 1992).

In Tabel 3.6 is een overzicht weergegeven van de lengtegroei van de larvale/juvenile kwabalen in het eerste jaar. Het juvenile stadium duurt tot de vis geslachtsrijp wordt, meestal 3 tot 4 jaar.

**Tabel 3.6 Overzicht van de lengtegroei van de larvale/juvenile fase (N=544) uit Shebandown Lake (Ontario) gedurende het eerste levensjaar (naar Ryder & Pesendorfer, 1992).**

maand	aantal	gem. lengte (mm)	toename groei (mm)	toename groei %	levensstadium
Mei	175	6,4	-	-	larve
Juni	87	18,5	12,1	189	larve
Juli	107	43,2	24,7	134	juveniel
Augustus	117	55,3	12,1	28	juveniel
September	43	69,2	13,9	25	juveniel
Oktober	12	85,7	16,5	24	juveniel
November	3	85,7	0	0	juveniel

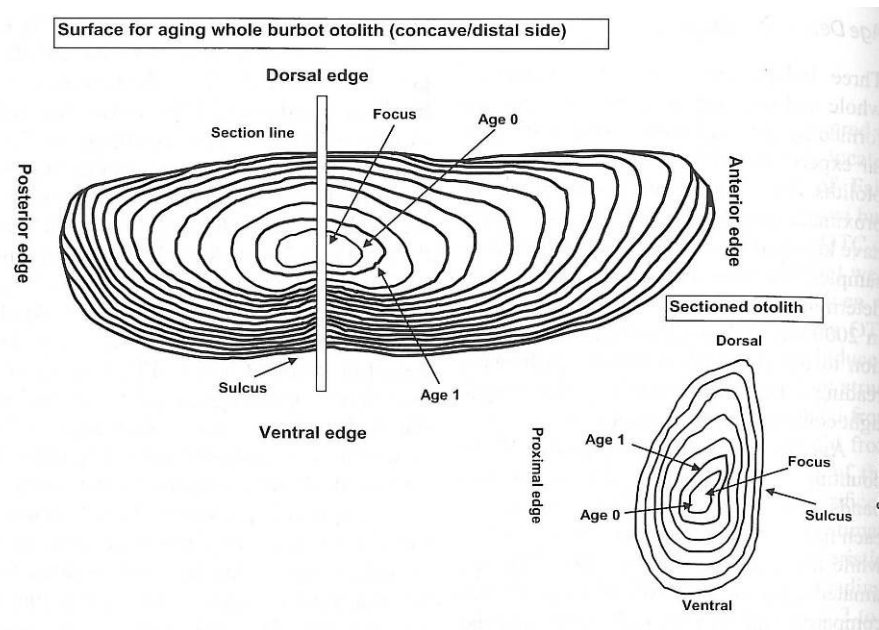
### 3.5.5 Adulte stadium

De kwabaal is na 3 (mannetjes) of 4 jaar (vrouwtjes) geslachtsrijp (de Nie, 1996), sommige menen een jaar later (Kieckhäfer, 1972) en weer anderen stellen dat mannetjes al aan het einde van hun 1<sup>e</sup> jaar geslachtsrijp zijn (Müller, 1960). De geslachtsrijpheid is sterk afhankelijk van de lengtegroei. Beide geslachten bereiken hun geslachtsrijpheid tussen de 25 en 45 cm (Sandlund *et al.*, 1985). Een adulte kwabaal geeft de voorkeur aan dieper water en eet voornamelijk vis.

### 3.5.6 Levensduur

Voor een nauwkeurige leeftijdsbepaling van kwabalen kunnen otolieten geprepareerd worden volgens de "crack-and-burn" methode (Nielsen & Johnson, 1983), en de leeftijd kan worden geschat door de jaarringen te tellen (Hensler & Jude, 2008). Uit onderzoek naar de precisie van leeftijdsbepaling aan de hand van "thin-sectioned otoliths" en hele otolieten bleek dat de "thin-sectioned otoliths" nauwkeuriger zijn en dat de hele otolieten vaak een onderschatting van de ware leeftijd in de hand werken (Stuby, 2008).

De leeftijd van oudste kwabaal voor zover bekend is 20 jaar (Froese & Pauly, 2008), maar 8 jaar is al een leeftijd die niet vaak waargenomen wordt. De meeste waarnemingen zijn afkomstig uit de klasse 2 tot 4 jaar.



**Figuur 3.5 Otoliet van een kwabaal met gebieden voor tellingen en een geschatte locatie voor "thin-sectioning" (bron: Stuby, 2008).**

## 3.6 Groei, lengte en gewicht

### 3.6.1 Lengtegroei

In Nederland wordt de vis maximaal 65 cm (Nijssen en de Groot, 1987). De kwabaal kan in het buitenland behoorlijk oud, lang (>1 m) en zwaar worden. De lengtegroei van de kwabaal blijft gewoon doorgaan, totdat de vis sterft (Hojtink, 1998).

Tabel 3.8 geeft een overzicht van de lengte per leeftijdsgroep, zoals Gottberg dit in 1912 vaststelde (uit Kieckhäfer, 1972). Volgens Wheeler (1969) worden kwabalen die in meren leven groter dan kwabalen die in rivieren leven. De groeisnelheid van de kwabaal varieert van land tot land. In Slowakije bereikt de kwabaal op een leeftijd van 13 maanden een lengte van 25 cm, en een gewicht van 100-110 gr (Štípek, 1992), terwijl hij in Alaska na 1 jaar slechts een lengte bereikt van 10-12 cm (Chen, 1969). Op onze breedtegraad bereikt de kwabaal na 1 jaar een lengte van 15 tot 20 cm (Doremont, 2001).

**Tabel 3.7 Gemiddelde lengte per leeftijdsklasse van kwabalen uit de Spree bij Berlijn (bron: Müller, 1960).**

jaar	lengte (cm)
1	8
2	15
3	21
4	26
5	31

**Tabel 3.8 Gemiddelde lengtes per leeftijdsklasse volgens Gottberg (bron: Kieckhäfer, 1972).**

Leeftijdsgroep	Lengte (cm)	Leeftijdsgroep	Lengte (cm)
0+	6,5 - 7,3	V+	23,0 - 55,5
I+	11,0 - 22,0	VI+	27,0 - 65,0
II+	17,0 - 33,0	VII+	32,0 - 66,5
III+	17,0 - 35,0	VIII+	34,0 - 75,0
IV+	21,0 - 54,0	IX+	35,0 - 66,0

**Tabel 3.9 Gemiddelde lengtes per leeftijdsgroep voor wateren in Duitsland (bron: Gerster & Guthruf, 1987).**

leeftijdsklasse 2+	23,1 cm
leeftijdsklasse 3+	31,8 cm
leeftijdsklasse 4+	36,9 cm

### 3.6.2 Lengte-gewicht relatie

Klein Breteler & de Laak (2003) hebben op basis van lineaire regressie met 25 waarnemingen van kwabalen in Nederland van 16-34 cm (totaallengte) de volgende lengte-gewichtsrelatie voor kwabaal vastgesteld:

$$G = 0,118495 * TL^{2,1618}$$

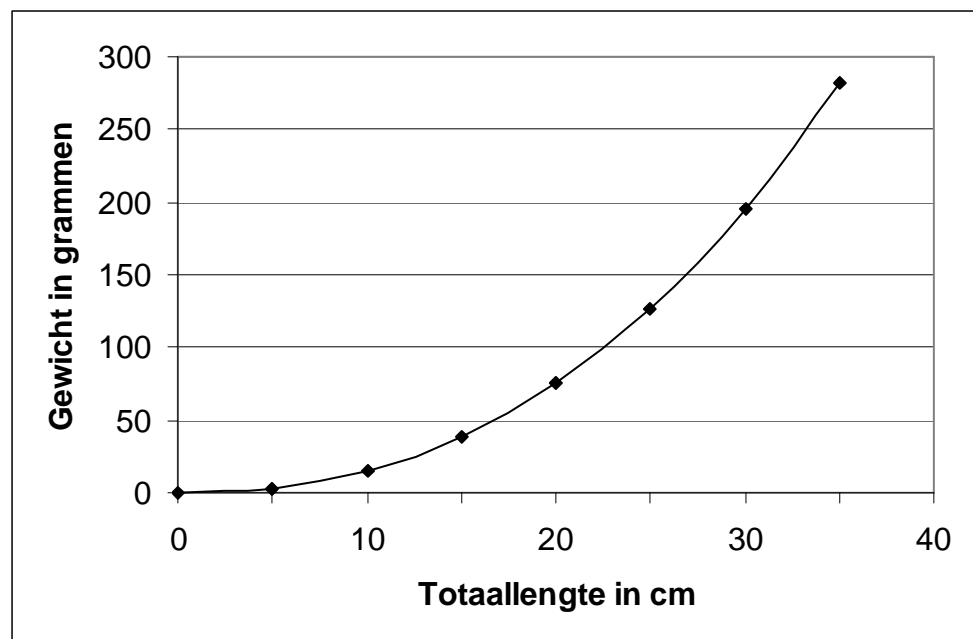
Waarbij G = gewicht in grammen en TL = Totaallengte in cm.

Op basis van een functionele lineaire 'geometrisch gemiddelde' regressie met dezelfde dataset is de volgende relatie afgeleid:

$$G = 0,062410 * TL^{2,3672}$$

Voor het afleiden van alleen het gewicht bij een bepaalde lengte geeft een functionele regressie een beter beeld dan een lineaire regressie. De Lineaire regressie kan echter op 2 manieren gebruikt worden. Enerzijds kan het gewicht bepaald worden aan de hand van de lengte (net als bij de functionele regressie), anderzijds kan ook de lengte bepaald worden op basis van het gewicht (Klein Breteler & de Laak, 2003). Om de lengte te bepalen aan de hand van het gewicht kan de volgende lineaire regressie formule gebruikt worden:

$$TL = (G/0,030928)^{(0,3857)}$$



**Figuur 3.6** Lengte-gewicht relatie curve van kwabaal (n=25) (bron: Klein Breteler & de Laak, 2003).

## 3.7 Voedsel

### *Larven & juvenielen*

Kwabalen voeden zich in hun eerste levensjaren vooral met fytoplankton (Dooremont, 2001). Later beginnen ze ook zoöplankton op te nemen, en het aandeel fytoplankton neemt geleidelijk af. Het zoöplankton bestaat voornamelijk uit larven (nauplii) van roeipootkreeftjes (Copepoda) (Bonar *et al.*, 2000; Wang & Appenzeller, 1998), amphipoden (o.a. Gammarus sp.) en Cladocera (o.a. Daphnia) (Bonar *et al.*, 2000; Gutruf *et al.*, 1992). Grotere larven en juvenielen voeden zich daarnaast ook met insectenlarven (Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Plecoptera, Coleoptera, Odonata en andere ordes), Isopoda (*Asellus sp.*), en wormen (Oligochaeten, Nematoden, Turbellaria) (Ryder & Pesendorfer, 1992; Bailey, 1972; Beeton, 1956; Gutruf *et al.*, 1992; Hanson & Quadri, 1979). In de magen van veel larven, juvenielen en adulten werd tevens detritus aangetroffen (Gutruf *et al.*, 1992; Bailey, 1972; Beeton, 1956). Volgens Bailey (1972) eten sommige juvenielen ook al kleine vis, zij het in kleine hoeveelheden.

### *Adulte kwabalen*

Adulte kwabalen voeden zich eveneens met insectenlarven, maar eten daarnaast ook rivierkreeftjes, steurgarnalen, viseitjes, zoetwatermosselen en slakken (Beeton, 1956; Gutruf *et al.*, 1992). De Gelas *et al.* (2007) meldt dat zelfs amfibieën en weekdieren gegeten worden. Het hoofdvoedsel van de adulte kwabaal bestaat echter uit vis (o.a. baars, beekforel, blankvoorn, brasem driedoornige stekelbaars, elrits, kwabaal, regenboogforel, rietvoorn, rivierdonderpad, riviergrondel, snoekbaars, tiendoornige stekelbaars en winde werden in magen van adulte vissen aangetroffen) (Bonar *et al.*, 2000; Bailey, 1972; Gerstmeier, 1985; Gutruf *et al.*, 1992).

Door veel auteurs (o.a. Bailey, 1972; Scott & Crossman, 1973; Sandlund *et al.*, 1985; De Nie, 1996) wordt de spiering (*Osmerus eperlanus*) als één van de meest gegeten soorten genoemd. In Amerika zijn situaties bekend in de meren Michigan en Huron waar een groot gedeelte (tot wel 77% van hun dieet bestaat uit de niet inheemse zwartbekgrondel (*Neogobius melanostomus*) (Hensler & Jude, 2008).

Volgens diverse auteurs (o.a. Ruting, 1958; Muus & Dahlström, 1993) wordt ook viskuit graag gegeten. Met name kuit van houting is geliefd bij de kwabaal (Bailey 1972; Clemens, 1955)

In Nederland eet de kwabaal voornamelijk spiering en pos (*Gymnocephalus cernuus*). Daarnaast worden riviergrondel (*Gobio gobio*), biermpje (*Barbatula barbatula*) en baars (*Perca fluviatilis*) veel gegeten (de Nie, 1996).

Het aandeel vis in het dieet wordt groter naarmate kwabaal groter wordt (Figuur 3.7 en Figuur 3.8). Adulte kwabalen nemen hoofdzakelijk vis op, maar blijven daarnaast ook (grotere) insectenlarven, wormen, rivierkreeftjes en weekdieren eten. De verhoudingen tussen de verschillende prooisorten zijn afhankelijk van het aanbod, de plaats en het seizoen (zie Figuur 3.9).

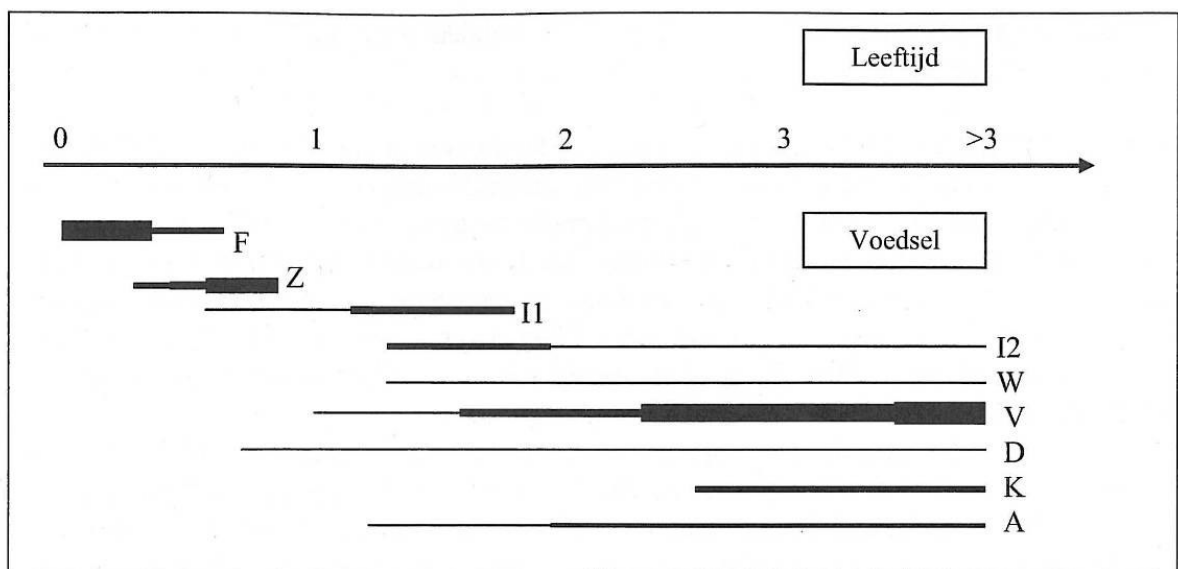
De kwabaal stond vroeger vooral bekend als een enorme rover van vis en visbroed. In gebieden waar veel op bijvoorbeeld zalmen of forellen werd

gevist, werd dan ook elke kwabaal die men te pakken kon krijgen vernietigd. Toch lijkt het wel mee te vallen met die schijnbaar enorme vraatzucht. Grote kwabalen eten weliswaar vooral vissen die zich bij de bodem ophouden, maar het is zeer onwaarschijnlijk dat ze hiermee een grote invloed op de overige visstand uitoefenen. Dit komt voor een groot deel doordat de kwabaal meestal in zeer geringe dichtheden voorkomt (OVb, 1986; Štípek, 1992; Lucas, 1996).

Het diverse en flexibele dieet van de kwabaal is nauw verbonden met de verspreiding van de soort in verschillende wateren, van oligotrofe meren tot hoog eutrofe meren en daarnaast in rivieren en beken (Gerster & Guthruf, 1987).

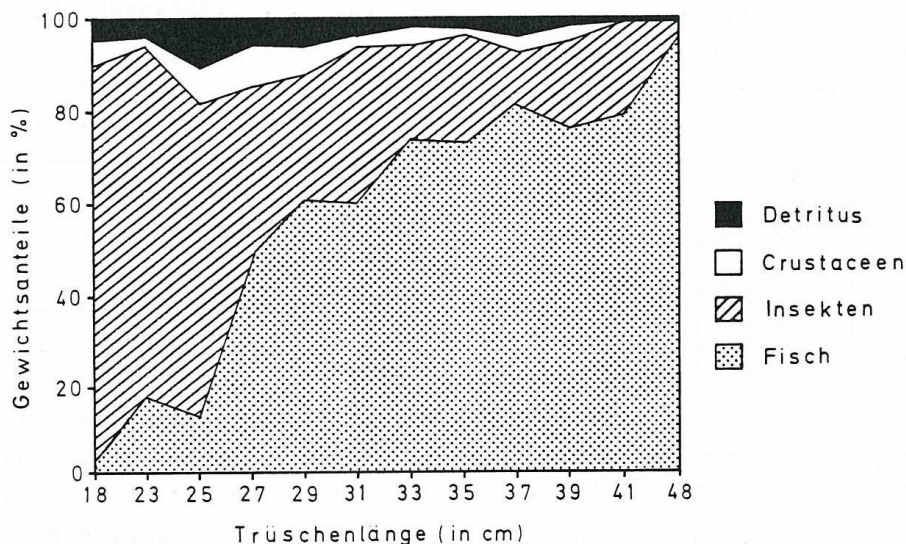
#### Foerageren

De soort jaagt voornamelijk 's nachts op de bodem van rivieren of meren. Overdag zoeken de vissen een schuilplaats tussen stenen of een ander substraat. De belangrijkste voedingsperiode voor volwassen individuen treedt op gedurende de winter, tijdens de zomer wordt er door adulte individuen weinig of niet gejaagd en is er ook geen gewichtstoename vast te stellen (de Gelas et al., 2007).

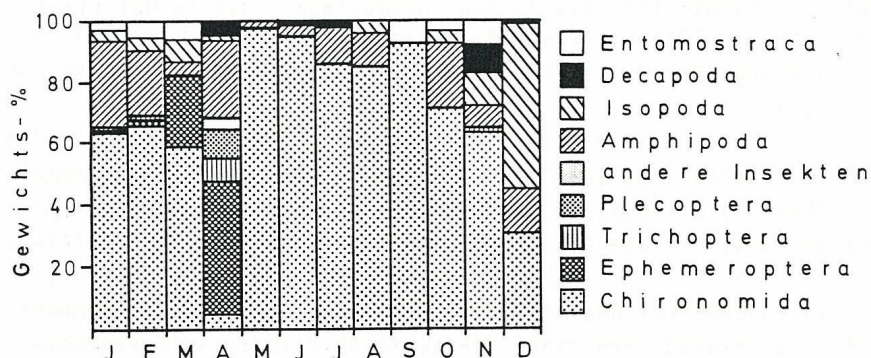


**Fig. 4.5:** Het relatief belang van de verschillende prooisorten in het dieet van de kwabaal. Hierbij wordt het volgende groeipatroon aangenomen: 0+: tot 100 mm; 1+: 100 tot 150 mm; 2+: 150-200 mm; 3+: > 200 mm. F = Fytoplankton, Z = Zoöplankton, I1 = insectenlarven, I2 = grotere insectenlarven en volwassen insecten, W = Wormen, V = vis (individuele prooien en prooisorten worden groter naarmate de kwabaal groter wordt), D = detritus, K = kreeftachtigen (rivierkreeftjes, garnalen), A = andere (Gastropoda, Bivalvia, ...). De dikte van de lijnen stelt het relatief belang voor (—: zeer weinig; —: weinig; —: matig; —: groot; —: zeer groot)

**Figuur 3.7** Het aandeel van verschillende prooisorten in het dieet van een kwabaal in relatie tot de leeftijd (Dillen, 2005).



**Figuur 3.8** Het aandeel van verschillende proisoorten in het dieet van een kwabaal in relatie tot de lengte (Bielersee, n = 734) (Gerster & Guthruf, 1987).



**Figuur 3.9** Het procentuele gewichtsaandeel van verschillende proisoorten gedurende verschillende maanden in de Bielersee (Gerster & Guthruf, 1987).

**Tabel 3.10** De frequentie van voorkomen en het gewichtspercentage van verschillende proisoorten in het dieet van kwabalen in de Bielersee (Gerster & Guthruf, 1987).

	vis	kuit	insecten	kreeftachtigen	detritus
frequentie van voorkomen (%)	58,8	4,5	63,5	38,4	46,7
gewichtspercentage	62,6	0,5	29,3	3,8	3,8



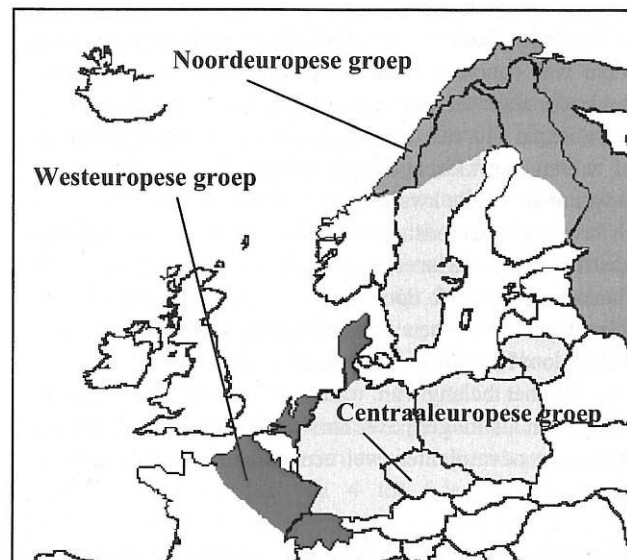
### 3.8 Genetische aspecten

#### Onderzoeksmethode en doel

Genetisch onderzoek naar voorouders en ontwikkeling van verschillende stammen wordt uitgevoerd aan de hand van analyses van mitochondrieel-DNA (mDNA). Voor genetische verschillen op een fijnere schaal wordt gewerkt met *microsatelliet markers*.

Op basis van resultaten verkregen aan de hand van genetische markers kan gesteld worden dat *Lota lota* één soort is met een circumpolaire verspreiding. De aanwezigheid van verschillende genetische lijnen met een specifieke geografische verspreiding wijst echter wel op een verschil in evolutionaire geschiedenis van deze lijnen (De Gelas *et al.*, 2007).

In Europa kan men 3 groepen onderscheiden (Figuur 3.10): een West-Europese, een Centraal-Europese en een Noord-Europese groep (Maes *et al.*, 2000). Maes *et al.* geven de aanbeveling om deze 3 regio's afzonderlijk te beheren, en translocaties van dieren tussen deze gebieden te vermijden.



**Fig. 4.2:** De drie Europese subgroepen van kwabaal, op basis van mitochondriale d-loop merker (naar: MAES *et al.*, 2000); de inkleuring is benaderend; kwabaal uit de Moezel (zowel Frankrijk als Duitsland) behoort tot de Westeuropese groep. De Rijn is vermoedelijk een contactzone voor de West- en Centraaleuropese groep, dit kon echter niet worden geverifieerd door de auteurs wegens gebrek aan stalen.

#### **Figuur 3.10 Verspreiding van subgroepen van de kwabaal, bepaald aan de hand van genetisch onderzoek (Maes *et al.*, 2002).**

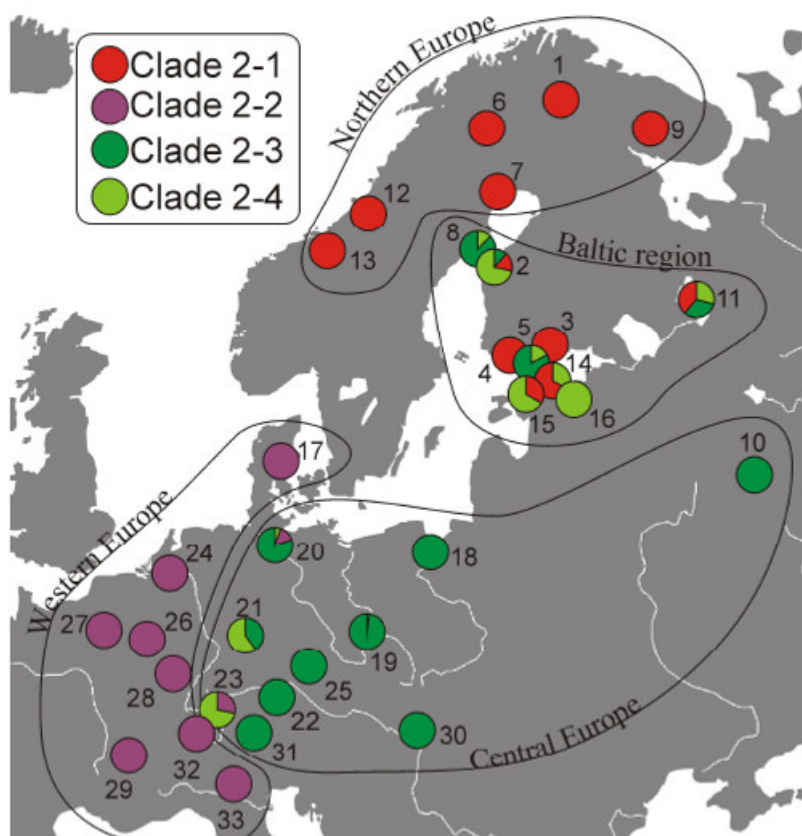
Van Houdt (2003) onderscheidt op basis van genetische analyses ook een 4e groep, namelijk de Baltische regio (zie Figuur 3.11).

De waargenomen verspreiding is het gevolg van glaciale cycli waarbij kwabaal werd teruggedrongen in zuidelijke refugia gedurende de glaciale maxima om vervolgens Europa weer te koloniseren tijdens het afsmelten van de ijskappen. Daarom zou men ook de mitochondriële lijnen glaciale rassen van kwabaal kunnen noemen (de Gelas *et al.*, 2007). Of deze verschillende evolutie lijnen ook verschillen in ecologisch relevante kenmerken (paaitijdstip, groei of temperatuursgevoeligheid) is nog

onzeker. Het behoud van deze genetische lijnen is zeer belangrijk met oog op het conserveren van de genetische diversiteit (de Gelas et al., 2007). Monsters uit de spiegelplas bleken zowel kwabalen van de Centraal-Europese als de West-Europese groep te bevatten. De ruime meerderheid (9 tegen 1 met 5 onbruikbare monsters) van de onderzochte monsters uit de Spiegelplas duidde op de Centraal-Europese groep. Wel moet vermeld worden dat de monsters uit de Spiegelplas van slechte kwaliteit (oud) waren. Mogelijk vormt de Rijn zoals bij meerdere vissoorten bekend is een grens tussen de Centraal-Europese groep (ten oosten en ten noorden van de Rijn) en de West-Europese groep (ten zuiden van de Rijn) (mondelijke mededeling I. Vucht van het INBO). Nader onderzoek wees uit dat ook in het Bodenmeer en de Elbe rivier zowel de West-Europese als de Centraal-Europese groep voorkomen (de Gelas et al., 2007.)

Met visuitzettingen van andere soorten door hengelsportverenigingen komen soms per ongeluk juveniele kwabalen mee. Denk aan uitzettingen van Poolse windes. Theoretisch gezien kunnen er dus verstoorde situaties met genetische varianten in België en in andere landen voorkomen (mondelijke mededelingen J. Coeck van het INBO). Een overzicht van de verdeling van genetische variatie is onontbeerlijk met betrekking tot translocaties van individuen voor herintroductie of ondersteuning van bestaande populaties (de Gelas et al., 2007).

Voor een betere kijk op de genetische lijnen en de verspreiding van deze lijnen binnen Nederland is nader onderzoek noodzakelijk. De oorspronkelijke Belgische populaties behoorden hoogst waarschijnlijk tot de West-Europese lijn en deze dieren worden dan ook gebruikt voor de Vlaamse herintroducties. De moederdieren zijn afkomstig uit het riviertje La Bar (stroomgebied van de Maas) en de Albe (stroomgebied van de moezel). Deze dieren zijn genetisch identiek.

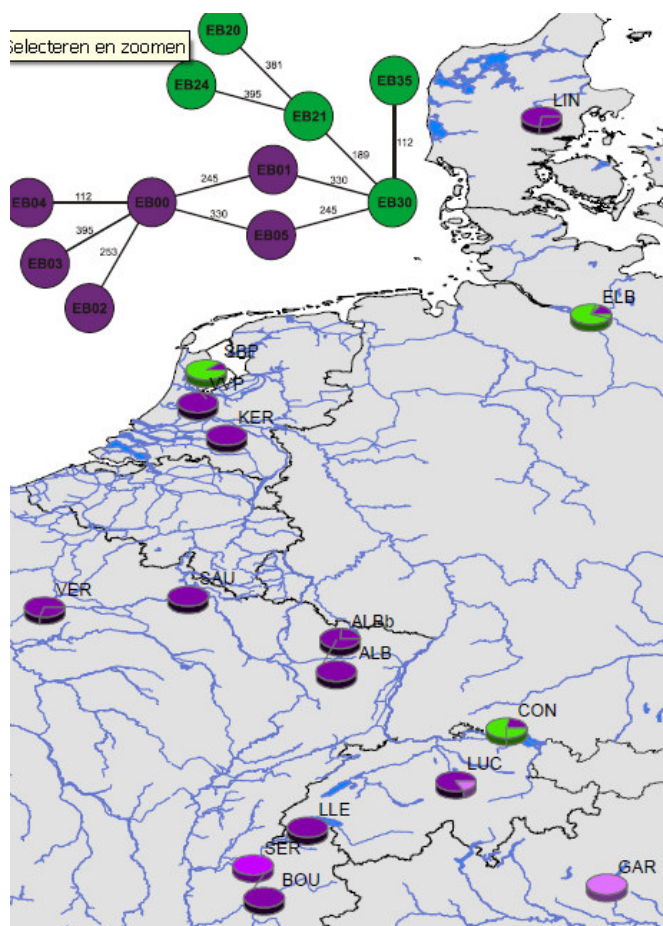


**Figuur 3.11** De geografische verspreiding van de 4 mitochondriële lijnen (clades) voor kwabaal in Europa (van Houdt, 2003).

**Tabel 3.11** De geanalyseerde monsters voor onderzoek naar mitochondriële lijnen (de Gelas *et al.*, 2007).

Tabel 1 – Staalnamepunten voor kwabaal.

Land	Locatie code	Locatie	Coördinaten	Aantal
Denemarken	LIN	Linaa rivier (Central Jutland)	056° 09' N - 009° 41' E	11
Duitsland	CON	Constance meer ( Birmau)	047° 44' N - 009° 12' E	32
Duitsland	ELB	Elbe rivier (Geesthacht)	053° 26' N - 010° 22' E	20
Frankrijk	ALB	Albe rivier (Insming)	048° 57' N - 00 6° 51' E	30
Frankrijk	ALB02a	Albe rivier (Insming)	048° 57' N - 006° 51' E	10
Frankrijk	ALB02b	Albe rivier (Kappelkinger)	048° 58' N - 006° 54' E	20
Frankrijk	BOU	Bourget meer	045° 43' N - 005° 51' E	40
Frankrijk	LLE	Lake Lemman, depth 35-40m	046° 22' N - 006° 27' E	40
Frankrijk	SAU	La Bar, Sauvville, Meuse	049° 33' N - 004° 48' E	10
Frankrijk	SAU03	La Bar, Sauvville, Meuse	049° 33' N - 004° 48' E	23
Frankrijk	SER	Rhône River, Tallissieu	045° 51' N - 005° 42' E	5
Frankrijk	VER	Automne rivier (Compiègne)	049° 24' N - 002° 49' E	33
Italië	GAR	Garda meer	045° 35' N - 010° 35' E	1
Nederland	KER	Maas (Kerkdriel)	051° 46' N - 005° 20 ' E	1
Nederland	VVP	Vinkeveense Plassen	052° 13' N - 004° 56' E	1
Nederland	SBP	Spiegel-Blijkpolderplas	052° 16' N - 005° 03' E	15
Zwitserland	LUC	Lucerne Meer	047° 00' N - 008° 30' E	30



**Figuur 3.12** Het voorkomen West-Europese lijn (paars) en Centraal-Europese lijn (groen) onder de geanalyseerde monsters (de Gelas *et al.*, 2007).

### 3.9 Populatie dynamica

#### *Populatie dichtheden*

Edsall *et al.* (1993) beschreven dat de kwabaal hoge dichtheden kan bereiken zoals in Lake Michigan waar de dichtheden uiteen liepen van 0-571 individuen per hectare met een gemiddelde van 139 individuen per hectare. Meestal komen kwabalen echter in veel lagere dichtheden voor en werden bijv. waarden gerapporteerd van 1-27 individuen per hectare voor Alaska (Parker *et al.*, 1989), 59-95 ind./ha voor Lake Michigan (Edsall *et al.*, 1993), 1-3 ind./ha voor het Opeongomeer, Ontario (Edsall *et al.*, 1993) en 0,5-2 ind./ha in Finse meren en rivieren (Pääkkönen, pers. mededeling). In Tabel 3.12 zijn de verschillende populatie dichtheden overzichtelijk weergegeven.

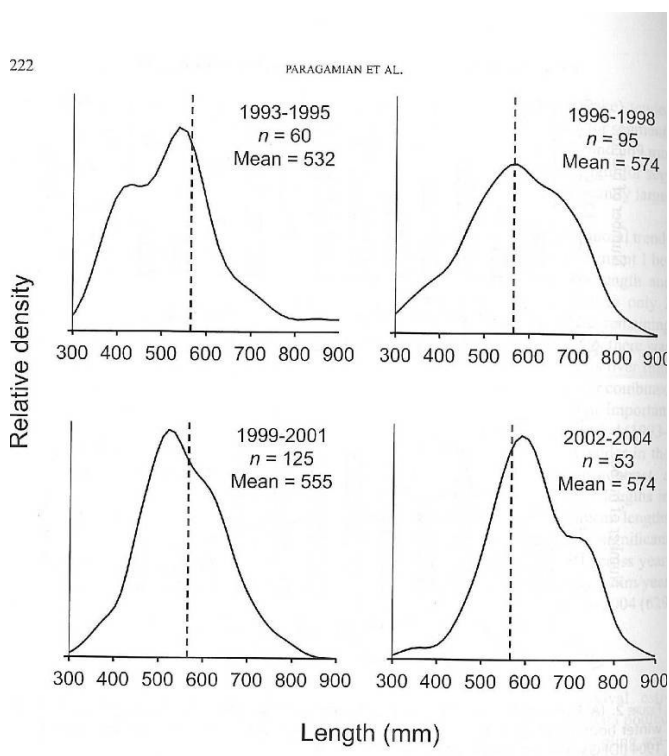
**Tabel 3.12 Uiteenlopende populatiedichtheden volgens verschillende bronnen.**

populatiedichtheden ind./ha	water/land	Bron
0 tot 571 (gem. 139)	Lake Michigan, VS	Edsall <i>et al.</i> (1993)
0,1 tot 27,6	Alaska	Parker <i>et al.</i> (1989)
59 tot 95	Lake Michigan, VS	Edsall <i>et al.</i> (1993)
1 tot 3	Opeongomeer, Ontario, Canada	Edsall <i>et al.</i> (1993)
0,5 tot 2	Finse meren en rivieren	Pääkkönen, pers. mededeling

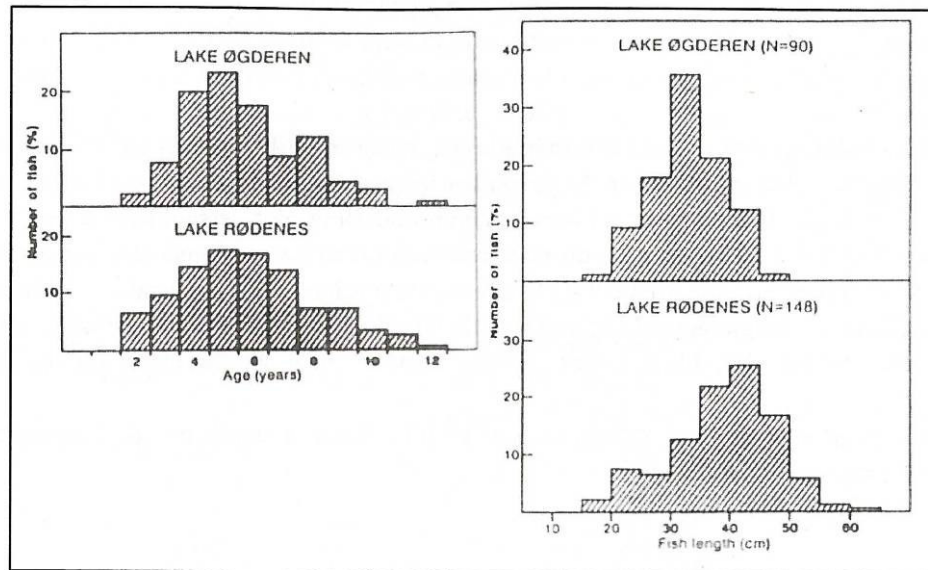
*Populatieopbouw*

In Figuur 3.13 wordt een lengteverdeling van een bedreigde kwabaalpopulatie uit Kootenai River weergegeven. Wegens slechte staat van deze populatie is het mogelijk dat deze lengteverdelingen afwijken van de lengteverdelingen binnen een gezonde populatie. Weinig voortplanting of hoge mortaliteit kan leiden tot een andere lengteverdeling. In Figuur 3.14 en Figuur 3.15 zijn lengteverdelingen te zien van respectievelijk geëutrofiëerde meren en de Bielersee.

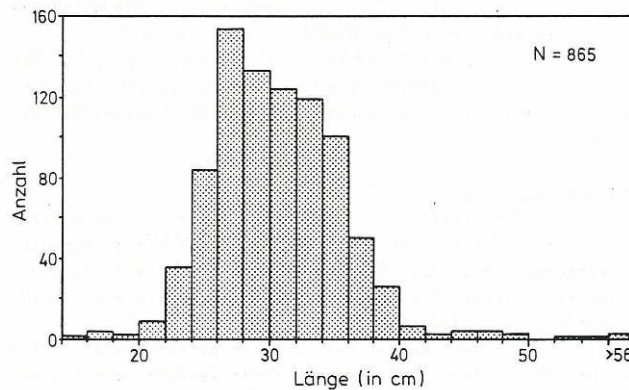
De leeftijdsverdeling kan sterk variëren tussen kwabaalpopulaties. Mogelijke verklaringen voor dit verschil zijn te vinden in verschillen in lengte- en breedtegraad, klimaat, steriliteit, structuur binnen de visgemeenschap van het meer en verschil in eutrofie (Dillen *et al.*, 2005). Over de sexratio binnen populaties is weinig bekend. Holčík (1987) onderzocht op de rivier Turiec (Donau stroomgebied) 47 dieren waarvan er 27 mannetjes waren en 20 vrouwtjes. Gerster & Guthruf (1987) onderzochten de sexratio per maand op de Bielersee. De verhouding was gemiddeld 1,14 vrouwtjes op 1 mannetje (Tabel 3.13).



**Figuur 3.13 Lengteverdelingen in verschillende riviersegmenten in de Kootenai River (Paragamain & Wakkinen, 2008).**



**Figuur 3.14** De populatieopbouw van 2 kwabaalpopulaties uit geëutrofiëerde meren. Links wordt de opbouw in leeftijdsklassen weergegeven, rechts de lengtefrequentie-verdeling (bron: Vollestad, 1992).



**Figuur 3.15** De lengteverdeling van een kwabaalpopulatie uit de Bielersee (bron: Gerster & Guthruf, 1987).

**Tabel 3.13 De sexratio van een kwabaalpopulatie uit de Bielersee (bron: Gerster & Guthruf 1987).**

	vrouwtjes	mannetjes
Januari	32	53
Februari	58	22
Maart	43	21
April	35	35
Mei	43	35
Juni	46	40
Juli	23	36
Augustus	46	37
September	27	19
Oktober	20	14
November	56	56
December	33	35
Totaal	461	403
verhouding	1,14	1

*Populatieverdubbelingstijd*

De gemiddelde, minimale populatieverdubbelingstijd volgens Froese & Pauly (2008) is 4,5 tot 14 jaar. Dit is zeer laag en wijst nogmaals op de kwetsbaarheid van de soort.

### **3.10 Parasieten / ziekten**

In Tabel 3.14 & Tabel 3.15 wordt een literatuuroverzicht gegeven van ziekten en parasieten die bij kwabaal volgens Dillen (2005) werden aangetroffen. De herkomst van de verschillende parasieten was vaak onvolledig en is daarom niet aangegeven in de tabel.

Baron van Ehrenkreutz (1863) meldt dat kwabalen kunnen leiden aan blindheid en vele "ingewandswormen" kunnen bezitten.

**Tabel 3.14** Overzicht van de verschillende ziekten en parasieten bij kwabaal (Dillen, 2005).

**Tabel 4.3:** gekende ziekten en parasieten van de kwabaal, *Lota lota*. [1]: DWILOW et al., 1987; [2]: DYKOVÁ & LOM, 1988; [3]: LASEE et al., 1988; [4]: MORAVEC, 1994; [5]: MUZZALL et al., 1987; [6a]: J-P. PÄÄKKÖNEN, persoonlijke mededeling; [6b]: eigen ervaring uit preliminaire experimenten; [7]: E.T. VALTONEN, persoonlijke mededeling. --: niet geweten/niet vermeld; \*: gastheerspecifiek, enkel op kwabaal.

Groep	Parasiet	Target orgaan	Symptomen	Ref.
Acanthocephala	<i>Acanthocephalus lucii</i>	darm	--	[7]
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus borealis</i>	Darm	--	[7]
Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus pungitius</i>	Darm	--	[5]
Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus saginatus</i>	Darm	--	[5]
Cestoda	<i>Dyphillobothrium dendriticum</i>	Buikholte	--	[7]
Cestoda	<i>Eubothrium rugosum</i>	--	--	[7]
Cestoda	<i>Trienophorus nodulosus</i>	Lever	Vormt cysten in de lever	[7]
Copepoda	<i>Salmincola lotae*</i>	Infecteert vooral epitheelweefsels	Beschadigingen kieuwen, huid, epitheelweefsels	[3]
Digenea	<i>Azygia sp.</i>	Maag	--	[5]
Digenea	<i>Crepidostomum farionis</i>	Galblaas, darm	--	[5]
Digenea	<i>Diplostomum gasterostei</i>	--	--	[7]
Digenea	<i>Diplostomum spathaceum</i>	--	--	[7]
Digenea	<i>Posthodiplostomum sp.</i>	Darm	--	[5]
Digenea	<i>Tylodelphus sp.</i>	Ogen	Blindheid, staar	[7]
Fungidae	<i>Aphanomyces sp.</i>	Huid	--	[7]
Fungidae	<i>Saprolegnia sp.</i>	Huid	Wolachtige, witte pluus	[6a], [6b]
Hirudinea	<i>Cystobranchus mammilatus*</i>	kieuwen	3 cm lange bloedzuiger	[7]
Hirudinea	<i>Myzobdella lugubris</i>	Huid, vinnen, epitheel	--	[5]
Hirudinea	<i>Piscicola geometra</i>	--	--	[7]
Mollusca	<i>Elliptis sp.</i>	Kieuwen	--	[5]
Mollusca	<i>Glochidium</i> (larve)	--	--	[7]
Myxozoa, Myxosporea	<i>Chloromyxum lenorae</i>	Galblaas, lever	Lever necroses, lesies	[2]
Myxozoa, Myxosporea	<i>Chloromyxum pseudomucronatum</i>	Galblaas, lever	Lever necroses, lesies	[2]
Myxozoa, Myxosporea	<i>Chloromyxum reticulatum</i>	Galblaas, lever	Lever necroses, lesies	[2]



**Tabel 3.15 Vervolg overzicht van de verschillende ziekten en parasieten bij kwabaal (Dillen, 2005).**

Groep	Parasiet	Target orgaan	Symptomen	Ref.
Myxozoa, Myxosporea	<i>Sphaerospora cristata</i>	Galblaas, lever	Lever necroses, lesies	[2]
Nematoda	<i>Camallanus lacustris</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Camallanus truncatus</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Comephoronema oschmarini</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Contracecum osculatum</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Cucullanus truttae</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Cystidicola farionis</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Cystidicoloides temuissima</i>	Maag	--	[5]
Nematoda	<i>Eustrongylides sp.</i>	Spierweefsel	Vormt kapsels, soms verhard.	[4]
Nematoda	<i>Haplonema hamulatum</i>	Darm	--	[5]
Nematoda	<i>Hysterothylacium aduncum</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	--	--	[4]
Nematoda	<i>Raphidascaris acus</i>	Darm	--	[4][5]
Protozoa	<i>Apiosoma sp.</i>	--	--	[7]
Protozoa	<i>Epistylis sp.</i>	Kieuwen, huid, vinnen	Wonden, secundaire infecties	[5]
Protozoa	<i>Hexamita sp.</i>	--	--	[7]
Protozoa	<i>Myxobolus sp.</i>	Kieuwen	'Whirling disease'	[5]
Protozoa	<i>Trichodina sp.</i>	Kieuwen, huid	Verlies eetlust, lagere conditie, secundaire infecties	[5]
Protozoa	<i>Yersinia ruckeri</i>	Lever, andere (?)	Enteric redmouth disease (ERM)	[1]
Trematoda	<i>Tylodelphus sp.</i>	Ogen	Blindheid, staar	[7]

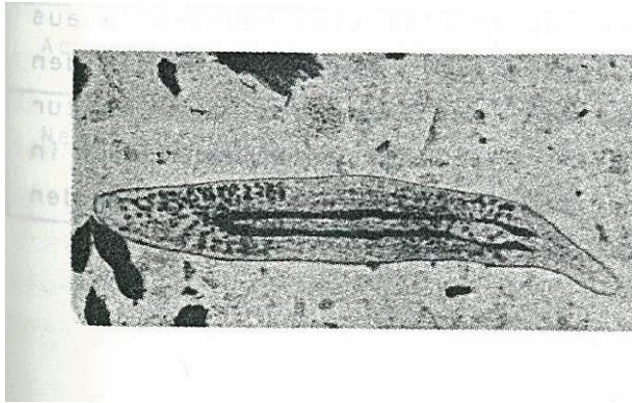
Gerster & Gutruf (1987) melden dat de meest voorkomende parasieten bij de kwabaal onder de groepen Digenea (oogtrematoden), Acanthocephala (haakwormen) en Cestoda (lintwormen) vallen.

#### *Digenea*

Uit ogenonderzoek van Gerster & Guthruf (1987) bleek dat de onderzochte kwabalen uit de Bielersee 2 Digenea soorten bevatten, namelijk *Tylodelphys clavata* en *Diplostomum spathaceum*. De parasieten (larven) tasten het oog aan.

Deufel (1964) meldt dat hogere eutrofiëringsgraden leiden tot hogere aantallen *Diplostomum*, vanwege het feit dat er bij een hogere eutrofiëringsgraad meer waterplanten voor komen die weer meer waterslakken kunnen herbergen die de tussengastheer van deze oogparasiet vormen.

De schade van Digenea is beperkt, zowel op gebied van infectiefrequentie als infectie-intensiteit.



**Digenea uit het oog van een kwabaal (foto: Vinzenz Maurer uit Gerster & Guthruf, 1987).**

*Acanthocephala*

Deze haakwormen maken in hun levenscyclus gebruik van tussengastheren in de vorm van vlokreeften (*Asellus aquaticus*). Ze kunnen zich door middel van hun met stekels bedekte slurf veel dieper in het darmepitheel boren dan cestoden en trematoden. Dit kan leiden tot beschadigingen van het darmstelsel, totale darmverstopping (bij 300 of meer wormen) of verminderde groei (Gerster & Guthruf, 1987).



***Acanthocephalus lucii* doorboort het darmepitheel met zijn stekeldragende slurf (foto: Gerster & Guthruf, 1987).**

### *Cestoda*

De 1<sup>e</sup> tussengastheer van cestoden bestaan uit wormen (Tubificiden) of kleine kreeftjes (Copepoden). Vis kan voor cestoden zowel als tussengastheer als eindgastheer dienen. Roofvissen of visetende vogels dienen als eindgastheer (bij sommige soorten kan zelfs de mens als eindgastheer dienen). Organen die aangetast worden zijn vooral de spieren en de lever (Gerster & Gutruf, 1987).

## **3.11 Bijzonderheden van de soort**

Toen de kwabaal nog veelvuldig in Nederland voor kwam, was het vlees van de kwabaal geliefd en de lever werd als medicijn tegen staar gebruikt. De kuit daarentegen schijnt niet te smaken (Baron von Ehernkreutz, 1863). In Rusland zijn kwabalen in de noordelijke rivieren economisch belangrijk (Nikolski, 1957). De lever wordt hoog gewaardeerd als voedsel. De verdachte kleur en vorm weerhield sommige mensen om de kwabaal te eten (Aalderink, 1911).

Uit onderzoek van Hinkens & Cochran (1987) bleek dat de tweede vinstraat van iedere buikvin is uitgerust met een aantal smaakzintuigen, zodat ze als extra voeldraden fungeren.

## **3.12 Plaats in het ecosysteem**

### **3.12.1 Predatoren**

In Noord-Amerika blijkt de kwabaal gegeten te worden door andere roofvissoorten, met name zalmachtigen (bronforel, meerforel, regenboogforel en chinook zalm), Amerikaanse snoekbaars (walleye snoekbaars) en de snoek (Fisher & Swanson, 1996; Kitchell *et al.*, 2000; Ryder & Pesendorfer, 1992). Een studie in Duitsland bracht aan het licht dat de kwabaal ook door paling wordt gegeten (Radeke & Eckmann, 1996). Larven van baarzen zouden mogelijk prederen op de larven van de kwabaal (Ghan & Sprules, 1991). Onder de kwabalen zelf vindt ook kannibalisme plaats (Bailey, 1972; Bonar *et al.*, 2000; mondelinge mededeling J. Coeck van het INBO). Tot slot wordt ook zeeprik vermeld als mogelijke predator van de kwabaal (Kitchell *et al.*, 2000).

In Nederland kunnen de snoek, de snoekbaars, de Europese meerval, de baars, de paling, de regenboog- en beekforel als mogelijke predatoren van de kwabaal genoemd worden.

Predatie druk door aalscholvers lijkt niet waarschijnlijk vanwege de beperkte activiteit en de verscholen standplaats, op de momenten dat de aalscholver jaagt (Schneider *et al.*, 2000).

### **3.12.2 Competitie**

In zijn 1<sup>e</sup> jaar kan de kwabaal vooral in concurrentie treden met planktivore en/of insectivore vissoorten (bv. larven van gele juveniele snoekbaarzen en *Coregonus* sp.) (Bonar *et al.*, 2000). Oudere kwabalen kunnen mogelijk concurreren met andere roofvissoorten (salmoniden, baars, snoekbaars, snoek,...). Verschillende Noord-Amerikaanse auteurs

vermelden de mogelijkheid dat er competitie bestaat tussen de kwabaal en verschillende salmoniden (Bonar *et al.*, 2000; Carl, 1992; Hirvonen *et al.*, 2000; Edsall *et al.*, 1993). Verreweg de meeste publicaties over mogelijke competitie tussen kwabaal en andere vissoorten zijn overigens gebaseerd op de vraag of de soorten al of niet gebruik maken van dezelfde voedselbron(nen), zonder rekening te houden met het aanbod (Ryder & Pesendorfer, 1992).

Wang & Appenzeller (1998) onderzochten of de kwabaal concurreert met baars. Hoewel de kwabaal in meren vaak op dezelfde plaatsen voorkomt als de baars, en beide soorten piscivoor zijn, blijkt de competitie tussen deze twee soorten eerder beperkt doordat de twee soorten verschillen in groeisnelheid, diepteverdeling en samenstelling van het dieet. De verschillen in diepteverdeling zouden enerzijds te wijten kunnen zijn aan verschillen in temperatuurspreferentie, anderzijds kan het te wijten zijn aan pogingen van de kwabaallarven om predatie door baars te ontwijken, of beide.

Van Densen (1994) stelt dat in Europa de snoek, de baars en de snoekbaars de belangrijkste piscivore vissoorten zijn en dat de kwabaal een minder belangrijke piscivoor is die waarschijnlijk specifieke eisen stelt aan zijn habitat, zodat kwabaal een minieme competitor is. Pääkkönen & Marjomaki (2000) stellen dat kwabaal, in vergelijking tot andere roofvissen, een zeer lage spijsverteringssnelheid heeft en al zeer grote hoeveelheden voedsel in één keer moet opnemen om een concurrent van betekenis te zijn (uit Dillen *et al.*, 2005).

## 4 Habitat- en milieu-eisen

### 4.1 Watertemperatuur

#### *Eitjes*

Uit berekeningen die Shodjai (1977) aan de hand van een experiment heeft uitgevoerd, is gebleken dat de overleving van kwabaal-eieren in afhankelijkheid van de temperatuur het hoogst is bij 3,8°C. Een plotselinge stijging van meer dan 2°C in de eerste 10 dagen kan dodelijk zijn. Zoals in paragraaf **Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** vermeld is zijn lage temperaturen (2-6°C) noodzakelijk om de eitjes optimaal tot ontwikkeling te laten komen (Lahnsteiner *et al.*, 1997; Harzevili *et al.*, niet gepubliceerde gegevens).

De temperatuur moet bij het uitkomen van de eieren onder de 8°C tot 9°C zijn, anders treedt sterfte op (Alabaster & Lloyd, 1982; Kainz & Gollman, 1996; Shodjai, 1977). Boven en onder de 2-6°C is de overleving van de eitjes gering en worden een groot aantal misvormde larven geobserveerd (de Gelas *et al.*, 2007).

Hoeveel daggraden er nodig zijn voor het uitkomen van de eitjes varieert tussen de 90 en de 190 afhankelijk van de temperatuur (dillen *et al.*, 2005).

#### *Larven*

Kwabaallarven blijken in staat te zijn om temperaturen hoger dan 18°C te overleven, maar bij temperaturen hoger dan 14°C wordt er wel een gewichtsverlies waargenomen (Adamek, 2000; Kujawa *et al.*, 2000).

Volgens Adamek (2000) valt dit te verklaren doordat de voedselopname bij temperaturen boven de 14°C niet voldoende is om de energetische kosten bij deze temperaturen te compenseren.

#### *Adulten*

Adulte kwabalen blijken temperaturen aan te kunnen tot minstens 23°C, maar de voedselopname is bij deze temperaturen wel lager dan bij lagere temperaturen (Pääkkönen & Marjomaki, 2000).

In enkele Noord-Amerikaanse studies wordt gesuggereerd dat de kwabaal thermoregulerend gedrag vertoont (Edsall *et al.*, 1993; Ferguson, 1958). Volgens Hackney (1973) prefereert de kwabaal in diepe meren zomertemperaturen tussen 10-12°C en probeert temperaturen boven de 13°C vermijden. Ferguson (1958) vond in augustus in Moosheadlake de grootste dichtheden aan kwabaal bij temperaturen van 10,8 en 11,4°C. Kwabalen kunnen ook bij 23,6°C voedsel opnemen, maar kwabalen die actief blijven bij hoge temperaturen verbruiken energiereserves (vet) uit de lever (Pulliainen & Korhonen (1990).

Er kan geconcludeerd worden dat het voordeliger is voor de kwabaal om tijdens warme perioden minder actief te zijn en ook minder voedsel op te nemen. Voedselopname kan wel bij een hoge watertemperatuur, maar is energetisch niet efficiënt (Dillen *et al.*, 2005).

## 4.2 Zuurstofgehalte

De kwabaal kan slecht tegen lage zuurstofconcentraties. In diepe meren worden zuurstofloze delen gemeden. Voor kwabaal ligt de minimumgrens bij 4 to 6 mg/l (Alabaster & Lloyd, 1982; Shodjai, 1980).

Volgens Shodjai (1980) en Van der Linden (1996) functioneren de juveniele en de adulte kwabaal (bij 17,5°C) normaal bij een zuurstofverzadiging van 60% (omgerekend 5,7 mg/l) of hoger. Bij een afname van 40 (omgerekend 3,8 mg/l) tot ca. 30% (omgerekend 2,9 mg/l) gaat de kwabaal vluchtgedrag vertonen, krijgt hij spierproblemen en vanaf ca. 25% (omgerekend 2,5 mg/l) zullen steeds meer vissen sterven. Van der Linden (1996) heeft door middel van extrapolatie berekend dat het zuurstofgehalte voor eieren/embryo's en larven minimaal 3 mg/l moet zijn en dat het optimaal is vanaf 5 mg/l. Ook berekende hij dat voor juvenielen het zuurstofgehalte minimaal 2 mg/l moet zijn.

## 4.3 Zuurgraad

Uit onderzoek bleek dat een pH < 4,8 dodelijk is voor kwabaallarven (Hudd *et al.*, 1982; Urho *et al.*, 1990). Door de EIFAC (1968) en Alabaster & Lloyd (1982) wordt vermeld dat de pH-tolerantie van het embryo gedurende de ontwikkeling verandert. Tijdens de segmentatie moet de pH minimaal 6,0 zijn, terwijl bij een pH van 8,0 de helft van de eieren al afsterft. Na de segmentatie neemt het minimum af naar pH=5,0 en stijgt het maximum naar een pH van ca. 9,0, ook al zorgt deze pH wel voor een vertraging in het uitkomen van de eieren. Volgens Cazemier & Wiegerinck (1993) ligt het optimum tussen 6,5 en 7,0. Zowel EIFAC (1968) als Alabaster & Lloyd (1982) geven als geschikt pH-gebied voor vissen in het algemeen 5,0-9,0. Hieronder en -boven zijn er schadelijke of dodelijke gevolgen. Ook geven zij aan dat de toxiciteit van andere stoffen binnen dit pH-gebied wel sterk kan verschillen en dat bij een te hoog CO<sub>2</sub>-gehalte (>20 ppm) het pH-gebied van 5,0-6,0 ook schadelijk wordt voor vis.

De pH blijkt een grote invloed uit te oefenen op de reproductie van de kwabaal: bij te lage pH-waarden is er een negatief effect op de reproductie waarneembaar en bij nog lagere pH-waarden tredt mortaliteit op. Kwabaalpopulaties verdwenen grotendeels in de Mänttä rivier toen in de jaren '70 een papierfabriek loosde op de rivier waardoor de pH constant lager was dan 6. Nadat deze lozingen stopgezet werden ('80-'90), steeg de pH naar waarden tussen 6,2-6,9 en was er een herstel merkbaar van kwabaalpopulaties (Hakkari, 1992).

Kwabaal verdween ook uit Zweedse waterlopen toen de pH een waarde bereikte tussen 5-6 (Hermann *et al.*, 1993). In een verzuurd estuarium van de golf van Botnische Golf, Finland, waar soms (tijdelijke) pH-waarden van 4 tot 5,5 worden waargenomen, is de dichtheid van de kwabaalpopulatie sterk afgenomen, en worden er bovendien reproductiestoornissen bij de kwabaal waargenomen en is zelfs de groeisnelheid beïnvloed (Lehtonen *et al.*, 1993; Kjellman & Hudd, 1996).

Volgens Kjellman *et al.* (1994) en Maurizi & Paillon (1992) is een pH van 5,5 een kritische waarde voor de reproductie en er bij een pH van 5 geen reproductie meer mogelijk.

Er kan dus gesteld worden dat de reproductie van de kwabaal in meer of mindere mate verstoord wordt bij pH waarden lager dan 6 en dat de effecten van een lagere pH afhankelijk zijn van de duur van de blootstelling ervan.

#### 4.4 Saliniteit

Hoewel de kwabaal als zoetwatervis beschouwd wordt hebben de eieren/embryo's een zekere zouttolerantie, zo bleek uit onderzoek van Jäger *et al.* (1980). Tot 1,8 ‰ bleef de mortaliteit gelijk (9% van bevruchting tot uitkomen) en waren geen schadelijke effecten zichtbaar. Bij 2,8 ‰ was de mortaliteit duidelijk hoger (26%), echter de uitgekomen larven begonnen nog wel voedsel op te nemen. Bij 3,7 ‰ was de mortaliteit 73% en waren sommige larven misvormd. Bij 4,3 ‰ kwam geen enkele levensvatbare larve meer uit de eieren.

Johnson (1981) beschrijft dat adulte kwabalen in de Botnische Golf ca. 6 maanden per jaar doorbrengen in water met een saliniteit van 0,3 tot 2,1 ‰. De rest van het jaar verlaten ze de Golf om te paaien in zoete stromende wateren. De jongen zwemmen in de late zomer, dus nog als juvenielen, ook naar de Golf om daar verder op te groeien<sup>1</sup>.

#### 4.5 Stroomsnelheid / debiet

Kwabaal is een reofiel B soort, dat wil zeggen dat de vis voor ten minste één levensstadium is gebonden aan stromend water. Dit is op zijn minst opmerkelijk gezien het voorkomen van meerpopulaties die het meer niet verlaten tijdens hun levenscyclus.

Uit onderzoek van Sorokin (1971) bleek dat de eieren van de kwabaal beginnen te zweven in de waterkolom bij een stroomsnelheid van 4 cm/s. De snelheid van het ei is dan 0,2 cm/s. Ze worden dan echter meestal snel weer vastgehouden door oneffenheden in het substraat. Bij een stroomsnelheid van 8 cm/s bleken alle eieren te worden meegevoerd. Ook beschrijft Sorokin een paaigrond met een stroomsnelheid van 3 cm/s. Dit is net genoeg om de eieren af en toe op te tillen en te zuiveren van slib e.d. Semmekrot & Vriese (1992) concluderen uit bovenstaande dat de stroomsnelheid voor de paai lager dan 5 cm/s moet zijn. Voor het opgroeigebied van de juvenielen noemen ze eveneens een maximum stroomsnelheid van 5 cm/s (Hoijtink, 1998).

Een relatief hoge stroomsnelheid van 8 cm/s of meer, brengt volgens Sorokin (1971) verschillende risico's met zich mee, doordat de eieren worden meegevoerd. Ze kunnen dan bijvoorbeeld terechtkomen op plaatsen met een ongeschikt substraat of op plaatsen met een ongeschikte temperatuur of een te hoge saliniteit, waardoor de

---

<sup>1</sup> In de literatuur wordt de saliniteit op verschillende manieren weergegeven: in mg/l, g/l, ‰ (= g/l), mg Cl/l of g Cl/l. In dit rapport is omgerekend naar-en wordt gewerkt met waarden in promille (‰).

overlevingskansen sterk afnemen. Aan de andere kant kan een te lage stroomsnelheid er voor zorgen dat de eieren bijvoorbeeld verstikken.

Uit onderzoek naar habitatgebruik en seizoensmigratie van kwabaal in laaglandrivieren in Noord-Frankrijk bleek dat juvenielen vooral aanwezig waren in zijtakken van de rivier met een lage tot matige stroomsnelheid (0,05-0,15 m/s) (Vaughn, 2008). In het riviertje La Bar werden de meeste kwabalen aangetroffen op locaties met een stroomsnelheid van 25m/s. Bij een stroomsnelheid van 50m/s werden geen exemplaren meer aangetroffen (Dillen *et al.*, 2005).

## 4.6 Waterdiepte

Kwabalen kunnen op grote diepten voorkomen, tot wel 700 meter diep. Vaak heeft deze voorkeur voor dieper water te maken met de lagere temperatuur op grote diepte. Grotere dieren hebben een sterke voorkeur voor dieper water. In het voorjaar vindt migratie naar dieper water plaats waar ze tot het eind van de zomer verblijven. In de herfst vindt migratie maar ondieper water plaats waar ze uiteindelijk zullen paaien. Kwabaallarven geven de voorkeur aan water tussen 0,5 en 1,5m (Hojtink, 1998).

### *Paaidieptes*

Scott & Crossman (1973) vermeldden enkele gebruikelijke paaidieptes, nl. 30-120 cm voor een bodem van zand of grind in ondiepe baaien en 1,5 tot 3 meter diep boven grindbanken. Gepaaid wordt volgens Semmekrot & Vriese (1992) bij voorkeur bij een waterdiepte tussen 20 en 80 cm. Ze vermeldden hierbij niet wat vele andere auteurs wel vermeldden, nl. dat (vooral de oudere) kwabalen ook wel op grote diepte in meren paaien (o.a. Scheuring, 1941; Dottrens, 1951; Muus & Dahlström, 1993; Lucas, 1996). Overigens noemen deze auteurs hierbij ook wel dat vooral de jongere kwabalen meestal in ondieper water of in beken of rivieren paaien. De wat diepere zijbeken (of sloten) die rijkelijk voorzien zijn van vegetatie zijn geschikte plaatsen omdat de larven hier in het voorjaar op kunnen groeien tot juvenielen. Ook bij voorjaarsdalingen van de waterspiegel blijft in deze wat diepere zijbeken langer water staan (mondellinge mededeling J. Coeck van het INBO). De zijbeken (of sloten) drogen in de loop van het voorjaar op zodat het jaar erna door inundatie weer een paaiplaats kan ontstaan die vrij is van predatoren.

## 4.7 Bodemsubstraat

### *Voorkomen*

Kwabaal kan op verschillende soorten bodems voorkomen. Hudd & Lehtonen (1987) vonden wat betreft de zomerverblijfplaatsen van kwabaal in de Botnische en Finse golf grote dieptes met stenen bodems favoriet.



#### *Opgroeien jongen*

In beeksystemen zijn larven gebaat bij zijbeken met vegetatie waar ze veilig op kunnen groeien tot juvenielen. Ook laagtes die geïnundeerd worden en tot het voorjaar water houden zijn geschikt.

#### *Paaisubstraat*

De eieren worden bij voorkeur afgezet boven zandbodems, zo bleek uit aquariumonderzoek van Fabricius (1954) en Müller & Österdahl (1970). Veel auteurs (o.a. Scott & Crossman, 1973; Maitland & Lyle, 1991; Lelek & Buhse, 1992; Lucas, 1996) geven ook een zandige/stenige bodem als meest geschikt substraat aan. Sorokin (1971) beschrijft paailocaties waarbij de eieren werden afgezet op een kei, met een beetje slib en detritus, maar ook stenen en planten werden als paailocatie gevonden. Op de foto's van Scherner (1997) is goed te zien dat gepaaid wordt boven een bodem van zand en steen. De kwabaal wordt meestal ondergebracht onder het paaigilde "zandpaaier", maar lijkt hier niet strikt aan gebonden te zijn.

## **4.8 Vegetatie**

Vegetatie is vooral belangrijk als schuilplaats voor jonge kwabalen (juvenielen en larven).

Uit onderzoek naar habitatgebruik en seizoensmigratie van kwabaal in laaglandrivieren in Noord-Frankrijk bleek dat juvenielen vooral aanwezig waren in zijtakken van de rivier met een hoge dichtheid aan vegetatie (>25%) (Dillen, 2005).

Hudd *et al.* (1982) troffen de hoogste dichtheden larven aan in de oevers en baaien tussen stenen en oude rietstammen.

## **4.9 Waterkwaliteit**

Analyses van waterkwaliteiteisen wezen uit dat nitraat (NO<sub>3</sub>-) en het totale stikstof gehalte (N) een negatief effect heeft op kwabaalpopulaties (Dillen *et al.*, 2008).

De chemische index (CI), zoals gehanteerd binnen het Belgische herintroductie proces, combineert drie variabelen die invloed hebben op de zuurstofhuishouding van een waterloop. Voor deze variabelen, zijn de procentuele verzadiging aan opgeloste zuurstof, het biochemisch zuurstofverbruik (BOD) en het gehalte aan ammoniakale stikstof toegepast. In Tabel 4.1 wordt een indeling in kwaliteitsklassen toegepast. Voor elke locatie wordt dan per variabele een waardepunt toegekend; de som van de waardepunten van de drie variabelen is dan de CI voor die locatie. Hoe lager de CI, hoe gunstiger de zuurstofhouding; hoe hoger de CI, hoe ongunstiger de zuurstofhuishouding wordt. De minimumwaarde voor de CI is dan 3, de maximumwaarde is 15. Uit referenties van de Albe kan voorzichtig geconcludeerd worden dat zodra de CI waarde hoger dan 7 komt te liggen, de kwabaalpopulatie negatief beïnvloed wordt (Dillen, 2005).

**Tabel 4.1** Waardepunten gekoppeld aan concentraties O<sub>2</sub>, BOD en ammoniakstikstof om de chemische index (CI) te bepalen (Dillen, 2005).

Waardepunten	verzadiging % O <sub>2</sub>	BOD5 mg O <sub>2</sub> /L	NH <sub>4</sub> -N mg/l
1	91 - 110	< 3	< 5
2	71 - 90	3.1 - 6	0.5 - 1
	111 - 120		
3	51 - 70	6.1 - 9	1.1 - 2
	121 - 130		
4	31 - 50	9.1 - 15	2.1 - 5
5	< 30	> 15	> 5
	> 130		

## 4.10 Migratie

Uit onderzoek in gebieden met grote meren, zoals Noord-Amerika, maar ook in de Bodensee (Alpengebied), is bekend dat paaitrek voorkomt. Kwabalen uit deze diepe meren trekken naar rivieren. De afgelegde afstanden kunnen oplopen tot tientallen kilometers (Crombaghs *et al.*, 2000; de Jong *et al.*, 2003; de Nie, 1997). De snelheid waarmee dit gebeurt ligt gemiddeld tussen 1,5 en 2 kilometer per dag, met maxima van 6 kilometer per dag. In totaal worden volgens Sorokin zo afstanden van enkele kilometers tot zelfs meer dan 400 kilometer afgelegd (Sorokin, 1971). Volgens Scott & Crossman (1973) komen de mannetjes eerst op de paaigronden, enkele dagen later gevolgd door de vrouwtjes. Dit wordt bevestigd door J. Coeck van het INBO (mondelinge mededeling). Paaimigratie in beken kan gestimuleerd worden door een plotselinge stijging van de waterspiegel, na hevige regenval voorafgaande aan een koude periode (Dillen, 2005).

Kweekdieren vertonen naar alle waarschijnlijkheid geen natuurlijke migratie. Hoe langer ze in de kwekerij zitten hoe meer migratie ze bij herintroductie gaan vertonen. De kwabalen worden te mobiel en blijven zeker vlak na de introductie veel op en neer zwemmen. Een wilde kwabaal in een natuurlijke situatie migreert alleen om paaiplaatsen of voedsel te bereiken (mondelinge mededeling J. Coeck). In 2007-2008 zijn er in de herintroductie beken in België al kwabalen teruggevangen tijdens hun paaimigratie. Zowel dieren die naar de zijbeken heen zwommen om te paaien als dieren die afgepaaid terugkwamen zijn gevangen in fuiken. Kwabalen aangetroffen in de paaigebieden (zijbeken) waren 20-40 cm en zijn dan ongeveer 3 jaar oud en de geslachtrijpheid lijkt goed. Hom en kuit was aanwezig in dieren die deel namen aan de paaitrek. Na een koude periode gevolgd door regen begonnen de kwabalen meteen aan de paaitrek.

Onderzoekers Paragamain & Wakkinen vonden dat migratie in Amerika en Canada toeneemt als de temperatuur en de afvoer afnemen. Daarnaast bleek dat er veel verschil kan zijn in migratiegedrag per individu (Paragamian & Wakkinen 2008).

in het kader van onderzoek naar migratie en *homing* gedrag van de kwabaal werden in de Finse en Botnische Golf wilde kwabalen gemerkt en weer losgelaten en daarnaast werden kweekdieren gemerkt en uitgezet. Uit terugvangsten tijdens de paaiperiode bleek dat er geen menging van dicht naast elkaar levende populaties plaats vond tijdens de paai. Daarnaast bleek dat de kwabalen *homing* gedrag vertonen en jaarlijks naar hun eigen paaiplekken terugkeren. In het voorjaar vond migratie naar dieper en kouder water verder uit de kust plaats om in de herfst en vroege winter naar de paaiplaatsen te migreren. Het migratiegedrag van de gekweekte kwabalen kwam in dit geval vrij goed overeen met het gedrag van de wilde dieren (Hudd & Lehtonen, 1987).

## 5 Visserij & aquacultuur

### *Belang van de soort voor sportvisserij in verschillende landen*

Gezien de kwabaal in Nederland slechts in zeer beperkte mate voorkomt is er geen gerichte visserij op de soort mogelijk, daarom wordt de visserij in andere landen besproken.

De kwabaal is in landen als Noorwegen, Finland, Alaska, Canada, Amerika en in Oost-Europese landen bij velen een geliefde sportvis, anderen waarderen de vis vaak minder vanwege zijn uiterlijk. De vis wordt beschouwd als een van de lekkerste zoetwatervissen. Niet voor niets wordt er in Amerika (Minnesota) dan ook jaarlijks een 3 daags internationaal kwabalen festival georganiseerd, waarbij duizenden vissers het ijs betreden.

In België wordt ondanks de beschermde status bij de soort vermeld dat het (potentieel) hengelbelang van de soort hoog is (informatiebord, INBO te Linkebeek). In Duitsland is ondanks de beschermde status een groep specialisten die in de winter gericht op kwabaal vist in verschillende rivieren. Als het water koud genoeg is geven de kwabalen een goed gevecht nadat ze gehaakt zijn (mondelijke mededeling D. Firzlaff). Ook in Zweden en Noorwegen wordt gesproken over een echte vechter tijdens het ijsvissen (<http://www.fluefiske-trysil.com/nl/isfiske.htm>).

In Zwitserland (op de Alpenmeren) en Amerika zijn specialisten die het hele jaar door kwabaal weten te vangen (mondelijke mededeling P. Vermeulen, Beet;

<http://www.adfg.state.ak.us/pubs/notebook/fish/burbot.php>).

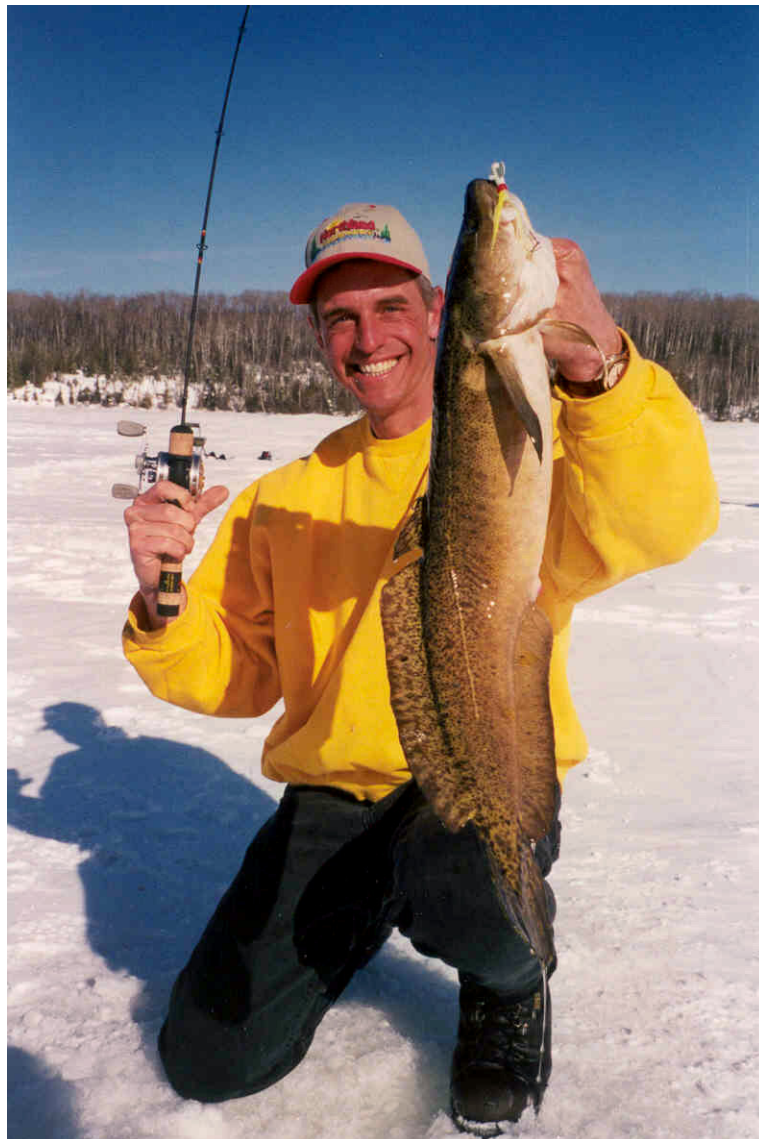
### *Methoden/vistuigen*

De kwabaal is het meest actief in het donker en tijdens de winter. Zelfs tijdens de donkere winterdagen in Alaska weet de onder het ijs verscholen kwabaal het verschil tussen dag en nacht te bepalen. 's Nachts ijsvissen is dan ook een aangewezen sensationele en effectieve methode om kwabaal te vangen. Ben je een nachtdier dan heb je een groot voordeel binnen de kwabaalvisserij want de beste tijden liggen meestal tussen 22.00 en 6.00 uur (met 3 pieken in de avond, nacht en morgen).

De meest gebruikte methode is het vissen met een enkele haak en lood om zo een aasvis (meestal houting, haring of spiering) of delen ervan op de bodem aan te bieden. Ingevroren aasvis is minder aantrekkelijk dan verse vis. De kwabaal heeft de neiging het aas in te slikken dus dient men niet te lang te wachten met het zetten van de haak.

Door het aas af en toe op en neer te laten huppelen wordt de vangkans groter. Naast dit vissen met de hengel, worden vaak traditionele methoden gebruikt in de vorm van beaasde lijnen (set-lines) die gedurende de nacht uit staan en in de ochtend gecontroleerd worden. Meestal worden stevige lijnen gebruikt voor de kwabaalvisserij omdat de vis zich hevig verzet en zich zal proberen vast te zetten in obstakels die op de bodem vaak aanwezig zijn in de vorm van rotsen, stronken of wortels.

Met kunstaas (en zelfs met de vliegenhengel) zijn kwabaalvangsten ook mogelijk, maar niet alle jaargetijden zijn hier even geschikt voor. Vooral het zogenaamde "jiggen" is een bewezen methode.



**Met kunstaas vissen op kwabaal in Amerika (Foto: [www.icefishingworld.com](http://www.icefishingworld.com))**

*Belang van de soort voor beroepsvisserij*

In Nederland heeft nooit gerichte beroepsvisserij op de soort plaatsgevonden. Het aantreffen van kwabaal in de fuiken was voor beroepsvissers een indicatie om de palingfuiken op te bergen, omdat volgens de volkswijsheid "als de kwabaal verschijnt de aal verdwijnt" (Aalderink, 1911).

In Oost-Europa en delen van Rusland wordt gericht op de soort gevestigd.

*Minimummaat en records*

In Nederland is er geen minimummaat of vangstbeperking voor de kwabaal. Het officiële Nederlandse hengelrecord stamt uit 1985 en bedraagt 52 cm (Nijssen en de Groot (1987) over de kwabaal).

### *Aquacultuur*

Kwabalen worden met succes gekweekt in België. In Duitsland is men ook bezig met kweken van kwabaal.

De Belgische kweekvijvers worden gevoed met bronwater en er is riet aanwezig als schuilplaats voor de larven en juvenielen. Dit riet wordt gemaaid en blijft in het water liggen en vormt zo een geschikte habitat voor zooplankton. De vijver waar de moederdieren in verblijven bevat autobanden als schuilplaats. De kwabaal larven worden gevoed met zooplankton. 250.000 larven per ha worden uitgezet in de vijvers. In mei worden zeelt en kroeskarpers in de vijvers uitgezet zodat de kwabalen hun nakomelingen kunnen eten. Het opkweken met behulp van vismeelkorrels is tot nu toe niet succesvol gebleken. De kwabalen namen de korrels in de bek, maar spuugden deze net zo snel weer uit. Voor de voortplanting wordt het bronwater van 10°C met behulp van bierkoelers gekoeld tot 4 °C. De voortplanting wordt geheel door temperatuur en licht geregeld. Er worden geen hormonen toegediend. 80 tot 85% van de eitjes groeit uit tot larven en worden uitgezet in de vijvers. In oktober worden de kwabalen geogst. 5 tot 10% van de larven overleeft en is uitgegroeid tot juveniel.



**Kwabaal kweekvijvers in Linkebeek, België (Foto: Sportvisserij Nederland)**

## 6 Bedreigingen

Kwabaal is in Nederland een van de meest bedreigde vissoorten. Helaas ontbreekt het aan goede documentatie over de achteruitgang en daardoor ook over de precieze oorzaken. Zeer waarschijnlijk heeft het te maken met de verbeterde waterbeheersing, waardoor overstromingsgebieden rond beken en meren in het vroege voorjaar verloren gingen. Tot ongeveer 1950 stonden beekdalen, maar ook de weidegebieden rond bijvoorbeeld de Friese meren (boezemlanden) aan het einde van de winter blank. In dit ondiepe water, waarin dierlijk plankton tot ontwikkeling komt en roofvis ontbreekt, konden kwabaallarven zich ongestoord ontwikkelen. In een studie uit de aangrenzende deelstaat Noordrijn-Westfalen wordt dit de belangrijkste bedreiging genoemd, naast de verslechterde waterkwaliteit in de jaren 60 van de 20<sup>e</sup> eeuw en stijging van de watertemperatuur in de rivieren door warmtekrachtcentrales. Mogelijk speelt klimaatverandering ook een rol bij de achteruitgang (Van Emmerik & de Nie, 2006).

Vermoedelijke oorzaken voor het verdwijnen van de soort uit Vlaamse waterlopen waren habitatdegradatie en het verdwijnen of niet toegankelijk zijn van geschikte paaihabitat (de Gelas, 2007).

## 7 Beheer

Beheer is nodig om de achteruitgang of zelfs het uitsterven van de soort tegen te gaan.

Mogelijk helpen beekdalrestauratieprojecten waarbij opnieuw overstromingsvlakten langs beken ontstaan. Daarnaast kan hermeandering van een beek zorgen voor meer structuur en holle oevers waarvan een kwabaal afhankelijk is. Ook dient er een natuurlijke peilfluctuatie (of een benadering hiervan) aanwezig te zijn. Voor een verstandig beheer en soortbeschermingsplan voor de kwabaal, is eerst genetisch onderzoek naar de verspreiding van de verschillende genetische lijnen nodig. Uit studies van het Vlaamse INBO (instituut voor natuur en bos) over herintroductie, habitatgeschiktheid en genetica in het Vlaamse gewest kan Nederland lering trekken.

Sportvisserij Nederland is momenteel (februari-juni 2009) bezig met een kwabaalproject "kansen voor kwabaal in Nederland" waarbij enkele pilotgebieden geselecteerd worden om vervolgens een inrichtings- en beheeradvies te geven en eventueel een advies tot herintroductie. Deze pilotgebieden kunnen dienen als voorbeeld voor andere locaties in Nederland waar ooit kwabaal voor kwam of nog steeds voor komt. Natuurlijke uitbreiding van de nu aanwezige relictpopulaties lijkt vooralsnog niet voor de hand liggend aangezien optrek via de rivier nog sterk beperkt wordt door aanwezigheid van slecht passeerbare obstakels.



**Ruimte voor peilfluctuaties (foto: Sportvisserij Nederland)**



## 8 Kennisleemtes

In de literatuur ontbreken de volgende zaken:

- Zwemsnelheden/capaciteit van de kwabaal
- Of doorzicht van belang is voor de soort, optimum, grenswaarde, verschillen in levensstadia?
- Minimum areaal voor in stand houden populatie
- (Minimum) populatiegrootte
- Verspreiding van de genetische lijnen in Nederland (onderzoek binnen Sportvisserij Nederland loopt)
- Sex-ratio bij de paai
- Effect van klimaatsverandering op het areaal van de kwabaal

## Verklarende woordenlijst

<b>term</b>	<b>omschrijving</b>
amphipoda	Vlokreeftjes.
cladocera	Watervlooien.
copepoda	Roeipootkreeftjes of eenoogkreeftjes.
daggraden	Gemiddelde watertemperatuur in graden Celcius van een dag. Bij meerdere dagen de gemiddelde graden van iedere dag bij elkaar optellen.
detritus	Dood organisch materiaal.
fecunditeit	Voortplantingscapaciteit.
fytoplankton	Plantaardig plankton dat voor de energievoorziening afhankelijk is van fotosynthese.
glaciaal	Een koudere periode tijdens een ijstijd.
HGI-Model	Habitat Geschiktheid Index Model. Model bestaande uit ecologische parameters om te bepalen of een habitat geschikt is voor de betreffende soort.
homing gedrag	Paaien in het gebied waar de dieren geboren zijn.
inheemse vissoort	Vissoort die van oorsprong in de Nederlandse binnenwateren voorkomt (soms een deel van de levenscyclus).
jiggen	Manier van vissen waarbij het aas nabij de bodem op en neer bewogen wordt met behulp van een hengel.
juvenile vis	Vis in de levensfase vanaf het moment dat de uiterlijke kenmerken ontwikkeld zijn tot de vis geslachtsrijp is.
mitochondrieel DNA (MDNA)	Klein ringvormig DNA dat zich niet in de celkern bevindt, maar in de mitochondriën.
otolieten (gehoorsteentjes)	Kalkafzettingen in de oren die worden gebruikt voor het waarnemen van versnellingen en zwaartekracht. Deze beentjes vertonen periodieke ringen, waardoor ze gebruikt kunnen worden voor leeftijdsbepaling.
paaimigratie	Trekgedrag van of naar de paaiplaats.
pelagisch	In open water.
piscivoor	Viseter.
predatie	Het gegeten worden door roofdieren (predatoren).
reofiel	Stromingsminnend.
saliniteit	Som van alle ionenconcentraties samen.
sex-ratio	Een verhouding van het aantal mannetjes op het aantal vrouwtjes.
totaallengte	Lichaamslengte van de vis, van de kop tot het einde van de staartlob.
vijfkilometerblok	Blok van 5 bij 5 kilometer
zijlijn (laterale lijn)	Zintuig bij vissen dat gebruikt wordt om bewegingen en trillingen te detecteren.
zoöplankton	Microscopische kleine ongewervelde waterdieren, zoals watervlooien, roeipootkreeftjes en radardieltjes.

## Verwerkte literatuur

- Aalderink, H. (1911) Over de kwabaal (*Lota vulgaris*).  
(zie:<http://home/casema.nl/b.zoetemeyer/kwabaal.htm>).
- Adamek, Z. (2000) The applicability of feed mixtures in burbot, *Lota lota*, farming. *Krmiva*, 42. P. 71-76.
- Alabaster, J.S. & Lloyd, R. (1982) Water Quality Criteria of Freshwater Fish. FAO.
- Bailey, M.M. (1972) Age, Growth, Reproduction, and Food of the Burbot, *Lota lota* (Linnaeus), in Southwestern Lake Superior. *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 101, 1972. P. 667-674.
- Baron von Eherenkreutz (1863) Volledig handboek ten dienste der hengelaars. H.C.A. Campagne, Tiel.
- Beeton, A.M. (1956) Food habits of the burbot (*Lota lota lacustris*) in the white River, a Michigan trout stream. *Copeia*, 1. P. 58-60
- Berg R., Blank, S. & Strubelt, T. (1989) Fische in Baden-Württemberg : Ergebnisse einer landesweiten Fischartenkartierung und Bestandsuntersuchung. Ministerium für Ländlichen Raum, Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Baden-Württemberg, Stuttgart. P. 134-135.
- Bonar, S.A., Brown, L.G., Mongillo, P.E. & Williams, K. (2000) Biology, distribution and management of burbot (*Lota lota*) in Washington state. *Northwest Science*, 74(2). P. 87-96.
- Carl, L.M. (1992) The response of burbot (*Lota lota*) to change in lake trout (*Salvelinus namaycush*) abundance in Lake Opeongo, Ontario. *Hydrobiologica*, 243/244. P. 229-235.
- Cazemier, W.G. & Wiegerinck, J.A.M. (1993) Oecologische Randvoorwaarden voor Nederlandse Zoetwatervissen. RIVO-DLO, IJmuiden. P. 5-14 en soortblad 51: kwabaal.
- Chen, L-C. (1969) The Biology and taxonomy of the burbot, *Lota lota leptura*, in interior Alaska. *Biol. Pap. Univ. Alaska*, 11. P. 1-53.
- Clemens, H.P. (1951) The growth of the burbot *Lota lota maculosa* (Le Sueur) in lake Erie. *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 80, 1950. P. 163-173.
- Coeck, J., Martens, S., Baeyens, R., Dillen, A., Auwerx, J. & de Charleroi, D. (2006) Evaluatie van de pilootherintroductie van kwabaal in de Grote Nete en de Bosbeek. Instituut voor Natuur en Bosonderzoek, Brussel.
- Crombaghs, B.H.J.M., Akkermans, R.W., Gubbels, R.E.M.B. & Hoogerwerf, G. (2000) Vissen in Limburgse beken; de verspreiding en ecologie van vissen in de stromende wateren in Limburg. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- de Gelas, K. van Houdt, J., Hellemans, B., de Charleroy, D., van Vessem, J. & Volckaert, F. (2007) Genetische monitoring van bronpopulaties voor herintroductie van de kwabaal in het Vlaamse Gewest: Genetische diversiteit en differentiatie in het Maasbekken. Instituut voor Natuur en Bosonderzoek, Linkebeek.

- de Jong, Th., de Beenen, R. & Heuts, P. (2003) Atlas van de Utrechtse vissoorten; De verspreiding van vissoorten in de provincie Utrecht en Hoogheemraadschap De Stichtse Rijnlanden, Utrecht.
- de Nie, H.W. & van Ommering, G. (1998) Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland: Toelichting op de rode lijst. IKC Natuurbeheer nr. 33, Wageningen.
- de Nie, H.W. (1996) Atlas van de Nederlandse zoutwatervissen. Media Publishing, Doetinchem. P. 114-116.
- de Nie, H.W. (1997) Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland : Voorstel voor een rode lijst. Stichting Atlas Verspreiding Nederlandse Zoetwatervissen, Nieuwegein. P. 39-40, 63-64 & 68.
- Deufel, J. (1964) Fischkrankheiten von wirtschaftlicher Bedeutung im Bodensee während der Jahre 1959-1963. Arch. F. Fisch.wissenschaft, Hamburg, Bd. 15. P. 193-204.
- Dillen, A., Coeck, J. & Monnier, D. (2008) Habitat Use and Seasonal Migrations of Burbot in Lowland Rivers in North France. Burbot: Ecology, Management, and Culture Symposium 59. P. 29-42.
- Dillen, A., Martens, S., Baeyens, R., Coeck, J. (2005) Onderzoek naar de biologie van de kwabaal (*Lota lota* L.), ter voorbereiding van het herstel van de soort in het Vlaamse Gewest. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel. 135 p.
- Dooremont, I. (2001) Onderzoek naar verschillende aspecten van de kweek van kwabaal (*lota lota*) in de functie van een mogelijke toekomstige herintroductie, licentiaatsthesis Universiteit Antwerpen (UA).
- Edsall, T.A., Kennedy, G.W. & Horns, W.H. (1993) Distribution, abundance, and resting microhabitat of burbot on Julian's Reef, southwestern Lake Michigan. Transactions of the American fisheries society, 122. P. 560-574.
- EIFAC (1968) Water Quality Criteria for European Freshwater Fish : Report on Extreme pH Values and inland Fisheries. EIFAC Technical Paper No. 4. FAO, Rome. P. 4, 10 & 18.
- Fabricius, E. (1954) Aquarium Observations on the Spawning Behaviour of the Burbot, *Lota lota vulgaris* L. Annual Report for the Year 1953 and short papers, nr. 35. Institute of freshwater Research, Drottingholm. P. 51-57.
- Ferguson, R. (1958) The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and streams. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 15. P. 607-624.
- Fisher, A.U. & Swanson, B.L. (1996) Diets of siscowet lake trout from the Apostle Islands region of Lake Superior. Journal of great lakes research, 22(2). P. 463-468.
- Froese, R. & Pauly, D. (2008) Fishbase. World Wide Web electronics publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (version 12/2008).
- Gerster, S. & Guthruf, J. (1987) Die Biologie der Trüsche im Bielersee. Zoologisches Institut der Universität Bern Abteilung für Oecologie und Umweltbiologie, Bern. 127 P.
- Gerstmeier, R. & Romig, Th. (2000) Zoetwatervissen van Europa. Tirion Uitgevers, Baarn. 370 p. Oorspronkelijke uitgever Franckh-Kosmos Verlags, Stuttgart. 1998.
- Gerstmeier, R. (1985) Investigations on feeding ecology of fishes from the Nationalpark Berchtesgaden. Arch. Hydrobiol., 3. P. 237-287.

- Ghan, D. & Sprules, W.G. (1992) Diet, prey selection, and growth of larval and juvenile burbot *Lota lota* (L.). *Journal of Fish Biology*, vol. 42, 1993. P. 47-64.
- Guthruf, J., Gerster, S. & Tschumi, P.-A. (1992) The diet of burbot (*Lota lota* L.) in lake Biel, Switzerland. *Arch. Hydrobiol.*, 11. P. 103-114.
- Hakkari, L. (1992) Effects of pulp and paper mill effluents on fish populations in Finland. *Finnish Fisheries Research*, 13. P. 93-106.
- Hanson, J.M. & Quadri (1979) Morphology and diet of Young-of-the-year burbot, *Lota lota*, in the Ottawa River. *Canadian Field-Naturalist*, 94(3). P. 311-314.
- Harsányi, A. & Aschenbrenner, P. (1992) Die Rutte *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – Biologie und Aufzucht. *Fischer & teichwirt*, nr. 10, 1992. P. 372-376.
- Hensler, S.R., Jude, D.D. & He, J. (2008) Burbot Growth and Diets in Lakes Michigan and Huron: An Ongoing Shift from Native Species to Round Gobies. *Burbot: Ecology, Management, and Culture Symposium* 59. P. 91-107.
- Herrmann, J., Degerman, E., Gerhardt, A., Johansson, C., Lingdell, P-E. & Muniz, I.P. (1993) Acid-stress effects on stream biology. *Ambio*, 22(5). P. 298-307.
- Hinkens, E. & Cochran, P.A. (1987) Taste buds on pelvic fin rays of the burbot, *Lota lota* (L.). *Journal of Fish Biology*, vol. 32, 1988. p. 975.
- Hirvonen, H., Eanta, E., Piironen, J., Laurila, A. & Peuhkuri, N. (2000). Behavioral responses of naive Artich charr young to chemical cues from salmonid and non-salmonid fish. *Oikos*, 88(1) P. 191-199.
- Hoijtink, R. (1998) Habitat Geschiktheids Indexmodel van de kwabaal (*Lota lota*) Studentenverslag Hogeschool IJsselland en OVB, Nieuwegein. 39 p.
- Holcík, J. & Nagy, S. (1987) Burbot (*Lota lota*) from the river Turiec. *Folia Zool.* vol. 36(1). P. 85-96.
- Hudd, R. & Lehtonen, H. (1987) Migration and home ranges of natural and transplanted burbot (*Lota lota*) off the coast of Finland. *Proc. V Congr. Europ. Ichthyol.*, Stockholm 1985. P. 201-205.
- Hudd, R., Urho, L. & Hildén, M. (1982) Occurrence of burbot *Lota lota* L., larvae at the mouth of the Kyrönjoki in Quarcken, Gulf of Botnia. *Aquilo Ser. Zool.*, vol. 22. P. 127-130.
- Jäger, T., Nellen, W., Schöfer, W. & Shodjai, F. (1980) Der einfluss von Salzgehalt und Temperatur auf Eier und larven der Kleinen- und Grossen Maräne, der Plötze und der Quappe. *Österreichs Fischerei*, vol. 33, 1980. P. 33-44.
- Johnson, T. (1981) Biotopwechsel und Lebensweise der Quappe (*Lota lota* L.) in der Bottnischen See und einem Küstenfluss. *Österreichs Fischerei*, Vol. 34, 1981. P. 6-9.
- Kainz, E. & Gollmann, H.P. (1996) Laichgewinnung, Erbrütung und erste Aufzuchtversuche bei Aalrutten (*Lota lota*). *Österreichs Fischerei*, vol 49, 1996. P 154-160. Katholieke Universiteit Leuven, Leuven. 137 p.
- Kieckhäfer, H. (1972) Die Biologie der Bodenseetrüschen (*Lota lota*). *Zool. Anz.*, vol. 189. Leipzig. P. 298-325.
- Kitchell, J.F., Cox, S.P., Harvey, C.J., Johnson, T.B., Mason, D.M., Schoen, K.K., Aydin, K., Bronte, C., Ebener, M., Hansen, M., Hoff, M., Schram, S., Schreiner, D. & Walters, C.J. (2000) Sustainability of the Lake

- Superior fish community: interactions in a food web context. *Ecosystems*, 3(6). P. 545-560.
- Kjellman, J. & Hudd, R. (1996) Changed length-at-age of burbot, *Lota lota*, from an acidified estuary in the Gulf of Bothnia. *Env. Biol. Fishes*, 3(6). P. 545-560.
- Klein Breteler J.G.P. & de Laak G.A.J. (2003) Lengte - gewicht relaties Nederlandse vissoorten. Deelrapport I, versie 2. OVB, Nieuwegein. OVB rapportnummer: OND00074.
- Kouril, J., Linhart, O., Dubský, K. & Kvasnicka (1985) The fertility of female and male burbot (*Lota lota* L.) reproduced by stripping. *Práce VÚRH Vodňany*, vol. 14, 1985. P. 75-79.
- Kujawa, R., Kucharczyk, D. & Mamcarz, A. (2000) The rearing methods of burbot (*Lota lota* L.) fry under controlled conditions. Responsible aquaculture in the new millennium. Abstracts of contributions presented at the international conference, eds. Flos, R & L. Creswell. P. 135-36. European Aquaculture Society, Oostende.
- Lahnsteiner, F., Berger, B., Weismann, T. & Patzner, R. (1997). Sperm mobility and seminal fluid composition in the burbot; *Lota lota*. *J. Appl. Icht.*, 13. P. 113-119.
- Lelek, A. & Bushe, G. (1992) Fische des Rheins: früher und heute. Springer-Verlag, Berlin. P. 164-165.
- Lelek, A. (1987) The freshwater Fishes of Europe. Threatened Fishes of Europe. Aula-Verlag, Wiesbaden. 343 p.
- Lucas, B.J. (1996) De kwabaal : Kabeljauw van het zoete water. OVB bericht, nr 3, 1996. OVB, Nieuwegein. P 75-80.
- Lusk, S. (1986) Poissons et Pêcheurs. Gründ, Paris. P. 158-160.
- Maes, G., van Houdt, J. & Volckaert, F. (2000) Populatiegenetisch onderzoek van een aantal zeldzame of bedreigde vissoorten in het Vlaamse gewest. Ontwerp eindverslag 1998-2000, TWOL-ANIMAL, project nr. ANIMAL/BG/V 97.2.
- Maitland, P.S. & Lyle, A.A. (1991) Conservation of freshwater fish in the British Isles: the current status and biology of threatened species. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, vol. 1 1991. P. 44-45.
- Maurizi, S. & Poillon, F. (1992) Restoration of aquatic ecosystems: science, technology, and public policy. Chapter 4: Lakes. National Academy Press, Washington.
- Müller, K. & Österdahl, L. (1970) Beobachtungen über das Laichen der Quappe *Lota lota* L. *OIKOS Supplementum* 12, 1970. Copenhagen. P. 130-133.
- Müller, W. (1958) Beiträge zur Biologie der Quappe (*Lota lota* L.) Nach Untersuchungen in den Gewässer zwischen Elbe und Oder. *Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*, vol. 9, 1960. Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften, Berlin. P. 1-72.
- Muus, B.J. & Dahlsröm, P. (1993) Süßwasserfische Europas – Biologie, Fang, wirtschaftliche Bedeutung. BLV Verlagsgesellschaft mbH, München. P. 154-155
- Nielsen, L. & Johnson, D. (1983) Fisheries techniques. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Nijssen, H. & de Groot, S.J. (1987) De vissen van Nederland. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht. 244 p.

- Nikolski, G.W. (1957) Spezeille Fishkunde. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin. P. 389-391.
- OVB (1986) Cursus Vissoorten. OVB, Nieuwegein.
- Pääkkönen, J-P. & Marjomäki, T.J. (2000) Feeding of burbot, *Lota lota*, at different temperatures. Environmental biology of fishes, 58. P. 109-112.
- Paragamian, V.L. & Wakkinen, V.D. (2008) Seasonal Movement of Burbot in Relation to Temperature and Discharge in the Kootenai River, Idaho, USA and British Colombia, Canada. Burbot: Ecology, Management, and Culture Symposium 59. P. 55-77.
- Parker, J.F., Lafferty, R., Potterville, W.D. & Bernard, D.R. (1989). Stock assessment and biological characteristics of burbot in lakes of interior Alaska during 1988. Alaska department of Fish & Game, Fishery data series 98, Juneau.
- Patzner, R.A. & Riehl, R. (1992) Die Eier heimischer Fische : Rutte, *Lota lota* L. (1758), (*Gadidae*). Österreichs Fischerei, nr. 10, 1992. P. 235-238.
- Pulliainen, E. & Korhonen, K. (1990) Seasonal changes in condition indices in adult mature an non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian bay, northern Finland. Journal of fish biology, 26. P. 251-259.
- Pulliainen, E. & Korhonen, K. (1992) Does the burbot, *Lota lota*, have rest years between normal spawning seasons? Journal of Fish Biology, vol. 43, 1993. P. 355-362.
- Radeke, R.J. & Eckmann, R. (1996) Piscivorous eels in Lake Constance: Can they influence year class strenght of perch? Ann. Zool. Fenn.,33(3-4). P. 489-494.
- Redeke, H.C. (1941) Pisces (Cyclostomi-Euichtyes). Fauna van Nederland, Sijthoff's, Leiden.
- Runting, J. (1958) Welke vis is dat? Nederland, Centraal en West-Europa. N.V. W.J. Thieme & Cie, Zutphen. p.18-19 & 148-149
- Ryder, R.A. & Pesendorfer, J. (1992) Food, growth, habitat, and community inteactions of young-of-the-year burbot, *Lota lota* L., in a Precambrian Shield lake. Hydrobiologia, vol. 243/244, 1992. P. 211-227.
- Sandlund, O.T., Klyve, L. & Naesje, T.F. (1985) Growth, habitat and food for burbot *Lota lota* in lake Mjøsa. Fauna, vol. 38, Oslo. P 37-43.
- Scherner, U. (1997) Koude liefde. Beet, nr. 2, 1997.
- Scheuring, L. (1941) Die Weichflosser (Anacanthini). in R. Demoll & H.N. Maier, Handbuch der Binnenfisherei Mitteleuropas, Band 3. p. 101-110.
- Schneider, J., Lelek, A. & Korte, E. (2000) Wiedereinbürgerung der Quappe (*Lota lota*) in der Ruhr (NRW). Rugrfischereigenossenschaft, Essen.
- Scott, W.B & Crossman, E.J. (1973) Freshwater fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. P. 641-645.
- Semmekrot, S. & Vriese, F.T. (1992) Onderzoek naar mogelijke paai- en opgroeigebieden in de Maas. OVB, Nieuwegein. P. 39-45.
- Shodjai, F. (1977) Ein Beitrag zur Embryonal- und larvalentwicklung der Quappe (*Lota lota* L.) in Abhängigkeit von der Temperatur. Institut für Meereskunde, Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Sorokin, V.N. (1971) The Spawning and Spawning Grounds of Burbot (*Lota lota* L.). Journal of Ichthyology, vol. 11, nr. 6, 1971. P. 907-9-15.

- Štípek, J. (1992) Erfahrungen bei der Aufzucht der Rutte (*Lota lota*, L.) in der Tschechoslowakei. Fisher & Teichwirt, nr. 10, 1992. P 376-379.
- Stuby, L. (2008) An Evaluation of precision in Age Assessment on Thin-Sectioned and Whole Otoliths Annuli in Burbot. Burbot: Ecology, Management, and Culture Symposium 59. P. 235-247.
- Tolonen, A. & Lappalainen, J. (1999) Origin of the large burbot (*Lota lota* (L.)) caught in an Arctic ice-fishing competition: a case study. Journal of Applied Ichthyology 15. P. 122-126.
- van Densen, W.L.T. (1944) Predator enhancement in freshwater fish communities. Cowx, I.G. (Ed.), Rehabilitation of freshwater fisheries. Fishing Book News, Blackwell Science, London, Cambridge. P. 102-120.
- van der Linden, M.J.H. (1996) Zuurstofbehoefte van de Nederlandse Zoetwatervissen. OVB, Nieuwegein.
- van Emmerik, W.A.M. & de Nie, W.H. (2006) De zoetwatervissen van Nederland ecologisch bekeken. Bilthoven, Sportvisserij Nederland. p. 166-170.
- van Houdt, J.K.J. (2003) A mitogenic view on the origin of and evolutionary history of the only freshwater gadoid (burbot, *Lota lota*).
- van Houdt, J.K.J., de Cleyn, L., Perretti, A., Volckaert, F.A.M. (2005) A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid burbot, (*Lota lota*). Molecular ecology 14(8).
- van Houdt, J.K.J., Hellemans, B. & Volckaert F.A.M. (2003) Phylogenetic relationships among Palearctic and nearctic burbot (*lota lota*) : Pleistocene extinctions an recolonization. Molecular Phylogenetics and Evolution. 29(3). P. 599-612.
- van Kessel, N., Soes, D.M., van Eekelen, R., (2006) Monitoring vispassage in het Meertje en de polder van Beek-Ubbergen. Bureau Waardenburg, Nijmegen. 42 p.
- Vollestad, L.A. (1992) Age, growth and food of the burbot *Lota lota* in two eutropic lakes in southeast Norway. Fauna norv. Ser. A., 13. P. 13-18.
- Wang, N. & Appenzeller, A. (1998) Abundance, depth distribution, diet composition and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and burbot (*Lota lota*) larvae and juveniles in the pelagic zone of Lake Constance. Ecology of freshwater fish, 7. P. 176-182.
- Wheeler, A. (1996) The fishes of the British Isles and North-West Europe. Macmillan London.

**Websites:**

- [www.bibliothek.sportvisserijnederland.nl](http://www.bibliothek.sportvisserijnederland.nl)
- [www.wikipedia.nl](http://www.wikipedia.nl)
- [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)
- [www.home.casema.nl/b.zoetemeyer/](http://www.home.casema.nl/b.zoetemeyer/)
- [www.fluefiske-trysil.com/nl/isfiske.htm](http://www.fluefiske-trysil.com/nl/isfiske.htm)
- [www.adfg.state.ak.us/pubs/notebook/fish/burbot.php](http://www.adfg.state.ak.us/pubs/notebook/fish/burbot.php)
- [www.icefishingworld.com/](http://www.icefishingworld.com/)
- [www.itis.gov](http://www.itis.gov)



---

**In deze reeks verschenen:**

01.	Kennisdocument grote modderkruiper, <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)
02.	Kennisdocument Atlantische steur, <i>Acipenser sturio</i> (Linnaeus, 1758)
03.	Kennisdocument gestippelde alver, <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782)
04.	Kennisdocument sneep, <i>Chondrostoma nasus</i> (Linnaeus, 1758)
05.	Kennisdocument pos, <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)
06.	Kennisdocument Atlantische zalm, <i>Salmo salar</i> , (Linnaeus, 1758)
07.	Kennisdocument forel, <i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)
08.	Kennisdocument vlagzalm, <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)
09.	Kennisdocument rivierdonderpad, <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758
10.	Kennisdocument riviergrondel, <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)
11.	Kennisdocument Europese aal of paling, <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)
12.	Kennisdocument schol, <i>Pleuronectes platessa</i> (Linnaeus, 1758)
13.	Kennisdocument snoek, <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)
14.	Kennisdocument barbeel, <i>Barbus barbus</i> (Linnaeus, 1758)
15.	Kennisdocument bittervoorn, <i>Rhodeus amarus</i> (Pallas, 1776)
16.	Kennisdocument snoekbaars, <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)
17.	Kennisdocument diklipharder, <i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1827)
18.	Kennisdocument haring, <i>Clupea harengus harengus</i> (Linnaeus, 1758)
19.	Kennisdocument kolblei, <i>Abramis (of Blicca) bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)
20.	Kennisdocument winde, <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)
21.	Kennisdocument zeebaars, <i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)
22.	Kennisdocument karper, <i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)
23.	Kennisdocument brasem, <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)
24.	Kennisdocument zeelt, <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)
25.	Kennisdocument elft, <i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)
26.	Kennisdocument fint, <i>Alosa fallax fallax</i> (Linnaeus, 1758)
27.	Kennisdocument bot, <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)
<b>28.</b>	<b>Kennisdocument kwabaal, <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)</b>



**Sportvisserij Nederland**  
Postbus 162  
3720 Ad Bilthoven

