

HABITAT GESCHIKTHEID INDEX MODEL

DE BLANKVOORN

Rutilus rutilus (L.)

S. van Breukelen

OVB oktober 1992

INHOUDSOPGAVE

1	AUTECOLOGIE	
1.1	Inleiding	1
1.2	Verspreiding	1
1.3	Beschrijving	2
1.4	Leefwijze	3
1.5	Voortplanting	3
1.6	Ontwikkeling	6
1.7	Voedsel	8
1.8	Groei	12
1.9	Specifieke habitat eisen	13
1.9.1	Stroomsnelheid	14
1.9.2	Diepte	14
1.9.3	Vegetatie	15
1.9.4	Zichtdiepte	15
1.9.5	Temperatuur	16
1.9.6	Zuurstof	16
1.9.7	pH	16
1.9.8	Saliniteit	17
2	HABITAT GESCHIKTHEID INDEX MODEL	18
2.1	Toepasbaarheid van het model	18
2.2	Beschrijving van het model	18
2.2.1	Beschrijving van de componenten	19
2.3	Geschiktheidsgrafieken	22
2.4	Bepaling van de Habitat Geschiktheid Index	25
2.5	Toepassing van het model	26
2.6	Interpretatie van de Habitat Geschiktheid Index	27
	LITERATUUR	28
	BIJLAGE COÖRDINATEN VAN DE GESCHIKTHEIDSGRAFIEKEN	36

1 AUTECOLOGIE

1.1 Inleiding

Blankvoorn behoort samen met bijvoorbeeld karper (*Cyprinus carpio*) en brasem (*Abramis brama*) tot de familie van de cypriniden. De blankvoorn is een van de meest algemeen voorkomende vissoorten in het nederlandse binnenwater. Ondanks deze algemeenheid wordt de blankvoorn door sportvissers erg gewaardeerd. Deze waardering gaat zover dat sommigen de blankvoorn uitroepen tot wereldkampioen onder de vissen. Ook in het buitenland staat de blankvoorn sterk in de belangstelling van sportvissers (Kuleisa, 1986).

De blankvoorn is een vis van voedselrijke wateren. Eutrofiëring van het binnenwater heeft er toe geleid dat cypriniden, waaronder vooral blankvoorn en brasem, sterk in aantal zijn toegenomen (Brabrand, 1985; Büsser en Tschumi, 1985; Diehl, 1988; Lammens en Hoogenboezem, 1991). Deze toename in cypriniden gaat vaak ten koste van baarsachtigen en dan met name van baars (*Perca fluviatilis*) (Persson, 1991). In zeer eutroof of hypertroof water wordt blankvoorn op zijn beurt door brasem teruggedrongen (Lammens et al. 1987; Lammens en Hoogenboezem, 1991).

Volgens Mann (1991) loopt de jaarlijkse produktie (P) van blankvoorn in verschillende habitats uiteen van 0.35-178 kg/ha. In het Tjeukemeer is de biomassa (B) met een gemiddelde van 10-35 kg/ha relatief laag, de groei is echter goed. In de Thames is de biomassa aan blankvoorn 90 kg/ha de groei is hier echter veel slechter dan in het Tjeukemeer. De P/B ratio in beide wateren is ongeveer gelijk, respectievelijk 45.4 en 42.5 %, hetgeen aangeeft dat in beide systemen de groei- en sterftesnelheid in balans zijn. Door de aanpassing van de populatiedynamica aan de heersende abiotische en biotische omstandigheden in het systeem kan de blankvoorn in een veelheid aan habitat types voorkomen (Goldspink, 1971).

In de rivier Nene kan de biomassa op sommige delen oplopen tot 550 kg/ha. De dichtheid is maximaal 0.5 per m². Snoek treedt sterk regulerend op voor de dichtheid. Bij een hoge blankvoornstand is de snoekstand 1 per 170 m², op plaatsen met een lage dichtheid aan blankvoorn is de snoekstand 1 per 50 m² (Hart, 1971). Ook in meer Årungen is de biomassa aan blankvoorn geschat op 550 kg/ha op een totale biomassa van 650 kg/ha (L'Abée-Lund en Vøllestad, 1985).

1.2 Verspreiding

Het verspreidingsgebied van de blankvoorn strekt zich uit over een groot deel van Europa en het noordelijk deel van Azië (Figuur 1). In Europa loopt de zuidgrens noordoostelijk van de Pyreneeën, noordelijk van de Alpen en daarna weer zuidelijk over de Balkan tot diep in Siberië, in het Aralmeer en het Kaspische en Zwarte Zee gebied. Tot in het noorden van Europa kan de blankvoorn voorkomen. In het noorden van Schotland en het noordwesten van Noorwegen komt de blankvoorn niet voor. In Ierland komt de blankvoorn van nature niet voor, door sportvissers is de blankvoorn hier uitgezet (Fitzmaurice, 1988).

Figuur 1. Het verspreidingsgebied van de blankvoorn en zijn ondersoorten (O.V.B., 1988).

Binnen het verspreidingsgebied zijn verschillende ondersoorten beschreven. In West en Centraal Europa komt de ondersoort *Rutilus rutilus rutilus* voor. Meer naar het oosten komen de ondersoorten *carpathorossicus*, *caspicus*, *dojranensis*, *fluviatilis*, *heckeli* en *mariza* voor. De taxonomische status van deze ondersoorten ligt echter nog niet vast (Baumgart, 1984; O.V.B., 1988). De verschillende ondersoorten vertonen wel duidelijke ecologische verschillen. Een deel van de ondersoorten kunnen als standvissen van meren en plassen worden beschouwd, anderen leven in brakwatergebieden en trekken in het voorjaar naar riviermondingen om te paaien (Nikolski, 1957).

1.3 Beschrijving

De blankvoorn is een kenmerkende vertegenwoordiger van de cypriniden. De kleur kan uiteenlopen maar is over het algemeen aan de rugzijde donker en blauwgroen, de flanken zijn lichter en de buik heeft een zilver-witte glans. De rug en staartvin zijn donkergrijs of bruin. De borstvinnen zijn roodachtig en de buikvinnen en anaalvin zijn oranje tot roodachtig. De bek is eindstandig. Boven in het grote oog bevindt zich een rode vlek. Verwarring met ruisvoorn is mogelijk. De blankvoorn onderscheidt zich onder andere door zijn rode oog en doordat de voorzijde van de rugvin bij de blankvoorn recht tegenover de voorzijde van de buikvin staat. Bij de ruisvoorn staat de voorzijde van de rugvin duidelijk achter de voorzijde van de buikvin (O.V.B., 1988). De blankvoorn kan een lengte van 45 cm en een gewicht van 2.5 kg halen (Kuleisa, 1986).

De genoemde ondersoorten hebben andere vormen. Ook kunnen afwijkende vormen ontstaan door hybridisatie met andere cypriniden zoals brasem, blei, kopvoorn en ruisvoorn (Burrough, 1981). Dergelijke hybriden produceren geen nakomelingen (O.V.B., 1988). In Ierland kan de hybride met brasem 37%-90% van de cypriniden populatie uitmaken (Fahy et al., 1988).

1.4 Leefwijze

De blankvoorn komt meestal in scholen voor. Deze scholen bestaan uit vis van dezelfde jaarklasse (Marquet, 1960; Karst, 1968; Raat, 1986). Vermoed wordt dat schoolvorming al in één van de larvale stadia begint, en dat deze groepen de rest van hun leven bij elkaar blijven (Marquet, 1960; Raat, 1986; Copp, 1990b). De groepen houden zich vaak op in de litorale zone

bij waterplanten maar ook wel op diepere delen in het open water (Karst, 1968). De meeste activiteit vindt bij zonsopgang en zonsondergang plaats (Alabaster en Robertson, 1961; Winfield, 1983).

In het voorjaar verplaatsen de scholen met adulten zich naar de paaiplaatsen. In de rivieren voorkomende blankvoorn vertoont de meeste trekverschijnselen. In meren verplaatsen de scholen zich over het algemeen naar de oeverzone om te paaien. Na de paai blijven blankvoorns in scholen bijelkaar. In de periode oktober-november concentreert blankvoorn zich in een paar grote scholen langs de oevers (Persson, 1983a; Perrow et al., 1990). In Nederland worden in de winter grote scholen aangetroffen in havens langs het IJsselmeer, de Randmeren en de benedenrivieren (Raaijmakers, 1986; Wiegerinck en Heesen, 1988). De activiteit ligt in de winter op een lager niveau, de blankvoorns blijven wel foerageren (Goldspink, 1971; Raaijmakers, 1986).

1.5 Voortplanting

De paai vindt plaats in de periode begin tot eind mei in ondiepe watergedeelten. De eieren worden over het algemeen afgezet op waterplanten. Hiervoor komen fijn vertakte ondergedoken waterplanten zoals vederkruid (*Myriophyllum spicatum*) (Bray, 1971) waterpest (*Elodea canadensis*) en hoornblad (*Ceratophyllum*) (Diamond, 1985) in aanmerking, ook kan de paai plaatsvinden tussen oeverplanten zoals riet (*Phragmites australis*), zegges (*Carex* spp.), lisdoddes (*Typha* spp.), biezten (*Scirpus* spp.) of adventief wortels van wilgen (*Salix*) (Diamond, 1985). Stenen of andere obstakels kunnen ook als paaisubstraat dienen (Holcik en Hruska, 1966). Volgens Mills (1991) vindt in stromend water de eiafzet vooral op stenen plaats, verder komen ook overhangende vegetatie en flab in aanmerking als paaisubstraat. Meestal wordt ieder jaar op dezelfde plaatsen gepaaid (Wilkonska en Zuromska, 1967; Goldspink, 1971; Goldspink, 1977; Baumgart, 1984; Diamond, 1985; L'Abée-Lund en Vøllestad, 1985; L'Abée-Lund et al., 1987).

Tijdens de paaitijd trekken blankvoorns in grote groepen vanuit de diepere watergedeelten naar de paaiplaatsen. Mannetjes vertonen paaiuitslag. In de Maas is de paaitrek maximaal in de tweede helft van april, bij zacht weer. De mannetjes zwemmen dan in een grote school voorop, onmiddellijk gevolgd door de vrouwtjes. Men kan ze in deze tijd met honderden aantreffen op grind en zandbanken (Marquet, 1960). In het Årungen meer in Zweden begint eind april, bij een dalend waterpeil, de paaitrek naar een smalle ondiepe zijrivier. Halverwege mei komt de hoofdgroep in een periode van vier dagen de zijrivier in. De piek van de terugtrek komt twee dagen na de piek van de optrek (L'Abée-Lund et al., 1987). In het Tjeukemeer verzamelen blankvoorns zich vanaf begin mei in het met waterplanten begroeide litoraal. De grootste aantallen worden eind mei in de oeverzone gevangen bij een stijgende temperatuur (Goldspink, 1971).

De paaigronden worden bezet door de mannetjes waarbij dichtheden van 20-50 per m² gehaald kunnen worden. In groepen doorkruisen de mannetjes het ondiepe water. Mannetjes hebben geen territorium en verspreiden zich over enkele vierkante meters. Wijfjes zwemmen af en toe vanuit de diepere gedeelten snel naar een geschikt paaisubstraat, waar de mannetjes zich ophouden. De mannetjes benaderen het vrouwtje zijdelings waarna het vrouwtje de eitjes afzet, die door meerdere mannetjes bevrucht worden. Het intensieve paaigedrag gaat gepaard met veel opspattend water (Holcik en Hruska, 1966; Diamond, 1985; Raaijmakers, 1986). In het Klicava meer in Tsjechoslowakije vindt de paai op fijn gravel en kleine stenen zonder leemlaag plaats. Holcik en Hruska (1966) namen waar dat door het intensieve paaigedrag sommige mannetjes onder de stenen bedolven raakten en stierven. In een laboratoriumexperiment namen Easton en Dolben (1980) na de paai verhoogde sterfte van vrouwtjes waar.

De paai vindt vooral plaats op zonnige dagen en kan de hele dag doorgaan. In het Klicava meer is de paaiaactiviteit het hoogst rond 12 uur 's middags (Holcik en Hruska, 1966). De

paaiperiode is over het algemeen beperkt tot 2-4 dagen (Goldspink, 1971; Raat, 1986) maar kan ook tot 2 weken duren (L'Abée-Lund en Vøllestad, 1985) of zelfs verspreid over 19 dagen plaatsvinden (Diamond, 1985).

De paai vindt plaats op delen met een diepte van 15-30 cm (Raat, 1986). Mills (1991) vermeldt waterdieptes op paaiplaatsen van minder dan 15 cm diep tot 100-150 cm diep. In meer Årungen vindt de paai plaats in zijriviertjes van 1-1.5 m breed met een diepte van 5-100 cm. De paaigronden zijn vaak slechts 3-20 cm diep (L'Abée-Lund et al., 1987). Wilkonska en Zuromska (1967) beschrijven drie types paaigebieden in Poolse meren. Paai vindt plaats in a) gebieden dicht onder de kust met een diepte van 10-150 cm, die gedeeltelijk door oeverplanten afgeschermd zijn, maar door golfwerking en peilfluctuaties gevoelig zijn voor wegspoelen en uitdrogen van eieren, b) in ondergelopen delen met een waterdiepte van 10-50 cm, die door oeverplanten tegen golfwerking beschermd zijn c) ondieptes voor de oever die door oeverplanten tegen golfwerking beschermd zijn. In de bovendelen van de rivier Rhone vindt de paai plaats in ondiepe ontoegankelijke oude meanders (Copp, 1990a).

In het Tjeukemeer paait blankvoorn van de cypriniden het vroegst in het voorjaar. Paai wordt gestimuleerd door een stijgende temperatuur vanaf 14 °C (Tabel 1)(Goldspink, 1971; 1979). De temperatuur waarbij paai plaatsvindt verschilt sterk in verschillende wateren. Per systeem lijkt de temperatuur waar paai plaatsvindt redelijk constant te zijn. Het traject waarbinnen de paai over het algemeen plaatsvindt is van 8-19.4 °C, extremen zijn 5 en 22 °C (Alabaster en Lloyd, 1982). In het Klicava meer vindt de paai plaats bij een temperatuur van 18-19 °C (Holcik en Hruska, 1966). De voorkeur om in dit meer de eieren op stenen te deponeren wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de hogere voorjaarstemperatuur in het ondiepe water. De waterplanten zijn in de paaiperiode nog twee meter onder het wateroppervlak waar de temperatuur 2.5-2.8 °C lager is. In Poolse meren vindt de paai het eerst plaats in ondiepe ondergelopen delen omdat deze eerder opwarmen dan paaigebieden in het meer (Wilkonska en Zuromska, 1967). In het Musov reservoir in Tsjechoslowakije vindt de paai plaats bij een watertemperatuur van 14-16 °C. Ook kan de paai bij een watertemperatuur van 10 °C plaatsvinden (Müller, 1982; Baumgart, 1984). In meer Årungen in Noorwegen paait blankvoorn bij een temperatuur van 6-10 °C (L'Abée-Lund en Vøllestad, 1985). In een smalle zijrivier van meer Årungen vindt de paai plaats bij een temperatuur van 7.4-10.5 °C (Vøllestad en L'Abée-Lund, 1987). De belangrijke rol die de temperatuur speelt in het bepalen van het paaitijdstip blijkt ook uit een vervroegde paai op plaatsen waar warm water geloosd wordt (Bray, 1971). Dit hoeft niet een direct effect te zijn van de temperatuur, mogelijk speelt een snellere ontwikkeling van macrofyten of een snellere ontwikkeling van het zoöplankton op plaatsen waar warm water geloosd wordt, een beslissende rol (Bray, 1971). Anderen vermelden dat het paaitijdstip niet duidelijk gerelateerd is aan de temperatuur (Diamond, 1985; Mills, 1991). Alleen de fotoperiode zou genoeg kunnen zijn om het paaitijdstip te synchroniseren. Hieraan voorafgaand is dan wel eerst een periode met een lage temperatuur en weinig licht nodig (Mills, 1991).

Tabel 1. Paaitemperatuur en duur van de paai van blankvoorn in het Tjeukemeer (Goldspink, 1971).

jaar	temperatuur (°C)		duur (dagen)
	begin	eind	
1968	14.5	17.0	4
1969	14.0	20.0	4
1970	14.0	16.5	6

Bij een sterke daling in de watertemperatuur wordt de paai onderbroken (Raat, 1986). Volgens Holcik en Hruska (1966) is de paai minder intensief als de temperatuur daalt tot 14.5 °C, de paai gaat echter wel de hele dag door. Ook door een verhoging van het waterpeil door zware regenval kan de paai onderbroken worden (L'Abée-Lund et al., 1987).

Het aantal eieren dat geproduceerd wordt is exponentieel gerelateerd aan de lengte van de blankvoorn (Goldspink, 1971; Libosvarsky et al. 1985). Goldspink (1971) vond de volgende relatie in het Tjeukemeer:

$$Y = 3.8375 * X - 4.2691$$

$$Y = \log \text{ aantal eieren (gemiddeld 4.1694)}$$

$$X = \log \text{ totaallengte (mm) (gemiddeld 2.1990)}$$

De lengte is meer bepalend voor het aantal eieren dat door een vrouwtje geproduceerd wordt dan de leeftijd (Goldspink, 1971; Libosvarsky et al. 1985). In het Tjeukemeer produceert 14 cm lange blankvoorn 10.000 eieren, bij een lengte van 20 cm worden 50.000 eieren geproduceerd (Goldspink, 1971). In een kleine rivier in Polen was de fecunditeit van 3+, 4+ en 5+ blankvoorn respectievelijk 2900, 6856 en 13361 eieren (Penczak et al., 1981). In het Musov reservoir werd het hoogst aantal eieren (184980) gevonden bij een 8+ blankvoorn met een lengte van 260 mm en een gewicht van 730 g. Het laagste aantal eieren (2638) werd gevonden bij een 2+ blankvoorn met een lengte van 93 mm en een gewicht van 17 g. Gemiddeld werden er 241-291 eieren per gram lichaamsgewicht geproduceerd (Libosvarsky et al., 1985). Omgerekend naar een lichaamslengte van 20 cm varieert de fecunditeit van blankvoorn in Europese wateren tussen 16400 en 47000 eieren (Backiel en Zawisza, 1988).

In de rivier Pilica (Penczak et al., 1977) en in het Musov reservoir in Tsjechoslowakije (Libosvarsky et al., 1985) is de diameter van de eieren gerelateerd aan de lichaamslengte van blankvoorn. Een grotere diameter van de eieren zou de groei en hiermee ook de overleving van larven kunnen bevorderen. In het Tjeukemeer kon geen relatie tussen eidiameter en lichaamslengte aangetoond worden (Goldspink, 1971).

In het Tjeukemeer is de fecunditeit dichtheidsafhankelijk en positief gerelateerd aan de groeisnelheid en de voedselbeschikbaarheid (Goldspink, 1971). Pivnicka (1984) vond in het Klicava reservoir in Tsjechoslowakije ook een afname in de individuele fecunditeit bij een toename in de dichtheid. De totale fecunditeit nam echter wel toe bij een toename in dichtheid. Onbekend is in hoeverre dichtheidsafhankelijke fecunditeit regulerend is voor de populatiedichtheid (Goldspink, 1971).

1.6 Ontwikkeling

Bijna alle eieren worden tijdens de paai bevrucht (98-100%) (Mills, 1991). De overleving van de eieren is hoog, op het eind van de incubatietijd zijn 96-99% van de aanwezige eieren nog levend. Eieren die in dichte massa's op de bodem terecht komen hebben een lagere overleving van 30-70%. Rekening houdend met het verdwijnen van eieren door onder andere predatie, blijkt de overleving tot het larvale stadium echter zelden boven de 5% te liggen (Mills, 1991). Soms wordt grootschalige mortaliteit veroorzaakt door zuurstofgebrek of golfwerking. De belangrijkste doodsoorzaak is echter predatie door evertetraten. Ook andere vissen waaronder aal (*Anguilla anguilla*) en cypriniden zoals serpeling (*Leuciscus leuciscus*) en alver (*Alburnus alburnus*) prederen op blankvoorn eieren (Mills, 1991).

Er bestaat een negatief exponentiële relatie tussen de watertemperatuur (T) en de incubatieduur (D) van de eieren in de vorm: $\log D = a + b \cdot T$, waarin a en b constanten zijn. Bij 15 °C komt 50% van de eieren na 12.2 dagen uit, bij 7 °C is de incubatietijd 30 dagen (Diamond, 1985). Volgens Baumgart (1984) komen de eieren afhankelijk van temperatuur na 4-10 dagen uit. In het laboratorium bij een temperatuur van 17.9 °C komen de eieren binnen 72 uur uit (Bray, 1971).

Pas uitgekomen larven hebben een lengte van 4.6-6.5 mm. Gedurende de eerste dagen na uitkomst hangen de larven aan de vegetatie, hierna worden ze actief in de oeverzone (Baumgart, 1984). Larven concentreren zich in hoge dichtheden in kleine gebieden in rietkragen of sloten (Goldspink, 1971; Keckeis en Schiemer, 1990). Volgens Fahy et al. (1988) verblijven de meeste larven tussen rietachtige planten in 1.5 m diep water. Bij andere structuren zoals stenen en takken komen minder larven voor, bij een modder substraat en bij overhangende terrestrische vegetatie komen heel weinig larven voor. In de Rhone blijven de larven de eerste stadia, tot ongeveer 13 mm, in de zeer ondiepe delen waar ook de paai heeft plaatsgevonden. Hierna komen de larven vooral voor in iets diepere delen van een half afgesloten rivierarm. In de rivierarm komen ze zowel op stilstaande, half-stromende als stromende delen voor (Copp, 1990a). In de Piburger See in Oostenrijk verblijven de larven vlak na het uitkomen van de eieren op een diepte tot 10 cm. Na enkele weken verplaatsen ze zich naar diepere delen. In september komen de meeste larven op een diepte van meer dan 1 m voor (Rheinberger et al., 1987). In de Rhone kiezen de larven vanaf het L3 stadium (8-13 mm) (Copp, 1990b) actief hun microhabitat. In het L3 stadium komen rug- en anaalvinnen tot ontwikkeling die een betere mobiliteit van de larven mogelijk maken. De larven hebben in dit stadium een voorkeur voor ondiep stromend water van 0.5-1.0 m met een zandig slib en gravel substraat en ze bevinden zich in de vegetatie. In water dieper dan 1 m komen ze in lagere aantallen voor. In het L3 stadium begint ook het schoolgedrag, het dieet verandert en de gevoeligheid voor stromend water neemt af. In een later stadium vertonen larven meer de voorkeur voor substraat met houtig debris boven vegetatie. In de laatste larvale stadia en ook in het 0+ stadium bestaat er nog steeds een voorkeur voor ondiep stromend water, een voorkeur voor vegetatie of debris kon, waarschijnlijk door een beperkte bemonstering, niet meer aangetoond worden. Ook in de Rijn en in de Donau is tijdens de larvale stadia en in het 0+ stadium een voorkeur voor stromend, ondiep en vegetatierijk water. Mogelijk speelt een goede voedselvoorziening en een bescherming tegen predatoren een belangrijke rol in deze voorkeur. In de rivier Hull wordt de voorkeur voor een vegetatierijk microhabitat veroorzaakt door de lagere stroomsnelheden tussen de waterplanten (Lightfoot en Jones, 1979). In de Rhone blijft juveniele blankvoorn tot september in ondiepe delen, hierna vindt migratie naar diepere delen plaats (Copp, 1990b).

De temperatuur en de voedselbeschikbaarheid hebben een grote invloed op de groeisnelheid van de larven. In het traject van 15-20 °C is het temperatuur effect op de groeisnelheid het grootst. In dit traject heeft de temperatuur een ongeveer drie keer zo sterk effect op de stimulering van het metabolisme dan tussen de 20 en 25 °C. De absolute groeisnelheid is echter bij 20-25 °C nog wel hoger dan bij 15-20 °C. Langdurige perioden met hoge of lage temperaturen zijn niet nodig om groeiverschillen op verschillende plaatsen te veroorzaken. Korte periodes met een hogere of lagere temperatuur in het traject van 15-20 °C zijn voldoende om grote groeiverschillen op verschillende plaatsen te veroorzaken. In warmer water verloopt de groei in eerste instantie snel (20 %/dag), later neemt de groeisnelheid af. In koud water verloopt de groei in eerste instantie langzaam. In de loop van de zomer neemt de groeisnelheid echter toe. Deze versnelling hangt waarschijnlijk samen met een overschakeling van fyto- naar zoöplankton in het voedselpakket (Wieser et al., 1988). Onder constante temperatuur en bij een onbeperkte voedselbeschikbaarheid is de initiële groei te beschrijven met een logistische groeicurve (Tong, 1986). In de rivier Hull is de groei van 0+ blankvoorn sterk positief gecorreleerd met het aantal

dagen met een temperatuur boven 14 °C (Broughton en Jones, 1978).

In de rivier Hull komen de larven vooral voor tussen de waterplanten. Bij een stroomsnelheid van 69 mm/s kon 50% van de 7.5 mm grote larven zich op de plaats handhaven. Tussen de waterplanten is de stroomsnelheid over het algemeen lager dan 20 mm/s. De hoeveelheid schuilgelegenheid zou hier bepalend kunnen zijn voor de draagkracht van het systeem (Mann en Mills, 1986). Ook voedselconcurrentie tussen de larven die in grote scholen voorkomen zou de jaarklassterkte kunnen bepalen. Na een strenge winter komt vaak een sterke jaarklasse tot ontwikkeling, mogelijk wordt dit veroorzaakt door een hoge dichtheid aan zoöplankton na een strenge winter (Goldspink, 1971).

Predatie door snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*), baars (*Perca fluviatilis*) en snoek (*Esox lucius*) is een belangrijke doodsoorzaak voor larven en 0+ blankvoorn. 0+ snoek en baars komen in hetzelfde opgroeigebied voor als blankvoorn. Jonge snoekbaars predeert iets minder op blankvoorn, mogelijk omdat jonge snoekbaars dicht bij de bodem zit. In het Tjeukemeer is snoekbaars echter de belangrijkste predator van blankvoorn (Mooij en Tongeren, 1990). Goldspink (1971) schatte de overleving in het eerste levensjaar op minder dan 1 %. In Tsjechoslowakije is de overleving van 0+ blankvoorn 46-79% bij afwezigheid van snoek. Bij aanwezigheid van snoek overleeft slechts 21-22 % (Holcik, 1967). In Zweden moet de jonge blankvoorn op het eind van het groeiseizoen minimaal een lengte van 40 mm hebben bereikt om in de winter te kunnen overleven (Svardson, 1976; Raat, 1986). In Nederland wordt deze lengte over het algemeen wel bereikt.

Mannetjes zijn doorgaans in het tweede of derde jaar geslachtsrijp. Vrouwtjes zijn gewoonlijk een jaar later, bij een lengte van 12 cm geslachtsrijp (Raat, 1986). In het Tjeukemeer wordt de geslachtsrijpheid van vrouwtjes na drie jaar bij een lengte van 10.7 cm bereikt. Mannetjes zijn een jaar eerder bij een lengte van 8.2 cm al geslachtsrijp (Goldspink, 1971). In Slapton Ley in Engeland wordt de geslachtsrijpheid op 2-3 jarige leeftijd bereikt. De overleving is hier erg slecht (77% /jaar) waardoor weinig blankvoorn ouder dan 4 jaar wordt. Het paaiend bestand is hierdoor erg variabel wat op zijn beurt een grote jaarklassterktevariatie tot gevolg heeft (Wyatt, 1988). In de rivier Witham is op het eind van het tweede jaar 50%, op het eind van het derde jaar is 88% en op het eind van het vierde jaar 99% geslachtsrijp (Bray, 1971). In het Klicava reservoir paait 99% na twee jaar. Mannetjes hebben dan een lengte van 110-135 mm en vrouwtjes zijn dan 135-153 mm lang. Soms vindt er geen paai plaats tot het vijfde levensjaar. Bovendien paait niet alle blankvoorn ieder jaar. Het percentage dat herhaaldelijk paait neemt af met toenemende leeftijd. Van de oudste met een leeftijd van 8 jaar paait 50% vijf keer en 25% zeven keer. De kans op een hoge leeftijd bestaat alleen voor die individuen die niet ieder jaar paaien (Holcik, 1967).

In een kleine rivier in Polen is blankvoorn na 4 jaar geslachtsrijp. Een klein deel is echter al na drie jaar geslachtsrijp (Penczak et al. 1981). Volgens Baumgart (1984) zijn vrouwtjes na 4-5 jaar geslachtsrijp bij een lengte van 12 cm, mannetjes zijn een jaar eerder geslachtsrijp. In meer Åarungen paaien vrouwtjes op een leeftijd van 4-14 jaar bij een lengte van 10.3-25.2 cm, mannetjes paaien op een leeftijd van 2-9 jaar bij een lengte van 6.8-21.2 cm (L'Abée-Lund en Vøllestad, 1985).

1.7 Voedsel

De blankvoorn is een omnivoor. Volgens Brabrand (1985) is blankvoorn een bijna "perfecte" generalist in zijn voedselvoorkeur. Het voedselspectrum is zeer breed, bovendien kan de blankvoorn ook bij een zeer lage voedselbeschikbaarheid overleven. De grote flexibiliteit in voedsel komt ook tot uiting in de grote verscheidenheid aan habitats waar blankvoorn voorkomt. De blankvoorn kan zowel op zicht jagen waarbij afzonderlijke voedseldeeltjes aangevallen worden,

als op de tast waarbij voedseldeeltjes uit het water of sediment gefiltreerd wordt. Door het grote aanpassingsvermogen in voedselkeuze kan blankvoorn zowel intra- als interspecifieke concurrentie om voedsel beperken.

Plantaardig materiaal bestaande uit macrofyten, draadalgen en fytoplankton; dierlijk materiaal zoals bodemorganismen, slakken, mosselen en zoöplankton en dood organisch materiaal kan deel uitmaken van het voedselpakket. Bij een door de seizoenen veranderend voedselaanbod kan de blankvoorn gemakkelijk overstappen op een andere voedselbron. Er bestaat een voorkeur voor dierlijk voedsel omdat dit gemakkelijker verteerbaar is. 80 % van het dierlijk voedsel kan geassimileerd worden, van plantaardig en dood organisch materiaal wordt respectievelijk 50-60 % en 7 % van de opgenomen energie geassimileerd (Goldspink, 1971; Persson, 1983a).

In een laboratorium experiment met 2-3 jaar oude blankvoorn bleek dat bij een dieet van meelwormen de dagelijkse consumptie constant 7.9-4.4% van het lichaamsgewicht was. Bij een dieet van gras fluctueerde de dagelijkse consumptie sterk rond 18% van het lichaamsgewicht. Op gras was het volume van het voedsel 2.5 maal zo groot terwijl de energieinhoud slechts 1/3 was vergeleken met het meelwormen dieet. Gras kon echter voldoende energie leveren, hetgeen resulteerde in een toename in de hoeveelheid lipiden. Het eiwittekort dat op kan treden bij een dieet dat uitsluitend uit gras bestaat, kan mogelijk gecompenseerd worden door periphytische microorganismen, zoals raderdieren en trilhaardiertjes, zodat op een dieet van uitsluitend gras een goede groei mogelijk is (Hofer et al., 1985).

Zoöplankton kan een belangrijk deel van het voedselpakket vormen (Persson, 1983a; Brabrand, 1985). Grote planktonische cladoceren zoals *Daphnia* en *Bosmina* worden geprefereerd boven copepoden zoals *Cyclops* (Linfield, 1971; Johansson, 1985; Lammens et al., 1987; Fahy et al., 1988). In een laboratorium experiment bleek dat de efficiëntie waarmee prooi gevangen wordt voor cladoceren op 96% ligt, voor copepoden is dit slechts 13 % (Winfield, 1983). Bentische cladoceren maken vaak een veel geringer deel uit van het voedselpakket dan planktonische (Winfield, 1983; Lammens en Hoogenboezem, 1991). Bij toenemende lengte vanaf 10 cm verdwijnen kleinere soorten zoöplankton snel uit het dieet omdat de selectiviteit hiervoor afneemt (Lammens et al., 1987).

In het Tjeukemeer neemt het aandeel van zoöplankton in het voedselpakket af bij toenemende lengte. Hiervoor in de plaats komen chironomiden en slakken. Deze omschakeling valt samen met een afname in de selectiviteit voor zoöplankton bij grotere blankvoorn. Bij een lengte van 10 cm vormen chironomiden en slakken 40% van het voedselpakket, bij een lengte van 15 en 20 cm bestaat het voedselpakket voor respectievelijk 50 en 75 % uit chironomiden en slakken (Lammens et al., 1987). Mollusken kunnen met de pharyngeale tanden door blankvoorn gekraakt worden. Vanaf 14 cm spelen mollusken in het Tjeukemeer een belangrijke rol in het voedselpakket. Het volume aandeel van mollusken en planten is groter dan dat van insecten. Op een dieet dat uitsluitend uit mollusken bestaat is een goede groei mogelijk. Vanaf een lengte van 18 cm komen driehoeksmosselen in het dieet voor (Goldspink, 1971). Ook andere auteurs vermelden dat slakken en mosselen, vooral bij grotere blankvoorn, een belangrijk aandeel in het voedselpakket vormen (Kempe, 1962; Aldoori, 1971; Linfield, 1971; Rask, 1989; Lammens en Hoogenboezem, 1991). In waterplantenrijke wateren kunnen aquatische insecten zoals muggelarven en kokerjuffers in aanzienlijke hoeveelheden in het dieet voorkomen (Persson, 1983a; Brabrand, 1985; Rask, 1989). Rask (1989) vermeldt dat op plaatsen met een hogere bedekking aan waterplanten het aandeel van aquatische insecten in het dieet hoger is. In het Tjeukemeer spelen muggelarven in het open water alleen in het voorjaar een bescheiden rol als voedsel (Goldspink, 1971). Het aandeel tubificiden in het dieet varieert sterk van plaats tot plaats. In het Tjeukemeer komen tubificiden nauwelijks in het dieet voor (Goldspink, 1971). Volgens

Aldoori (1971) maken tubificiden echter een belangrijk deel uit van het totale dieet, maar worden ze bij voedselonderzoek vaak over het hoofd gezien.

Bij een lage beschikbaarheid aan dierlijk voedsel schakelen adulten eenvoudig over op algen en detritus (Weatherly, 1987). Het aandeel van plantaardig materiaal in het dieet neemt toe met de leeftijd (Hofer et al., 1985) of lengte (Brabrand, 1985). Volgens Büsser en Tschumi (1987) neemt het aandeel van planten in het dieet echter af met toenemende grootte. In veel Europese wateren, zowel meren als rivieren, vormen detritus, algen of macrofyten een belangrijk aandeel in het dieet. Vooral in de zomer kan het aandeel van detritus, algen of macrofyten in het voedselpakket zeer hoog zijn. In meer Årungen in Zweden bestaat 70% van het voedsel uit detritus, macrofyten en algen (Persson, 1983a). In het Tjeukemeer speelt detritus het hele jaar door een belangrijke rol in het dieet, in de zomer worden veel macrofyten en draadalgen gegeten (Goldspink, 1971). In een meer in het zuiden van Noorwegen bestaat 80% van het drooggewicht van de maaginhoud uit macrofyten (Brabrand, 1985). In de Bielersee in Zwitserland bestaat, in de periode april-oktober, de helft van het dieet uit detritus. Ook algen en macrofyten worden tijdens het groeiseizoen veelvuldig gegeten (Büsser en Tschumi, 1987). Detritus en algen domineren meer in de eutrofe meren dan in de oligotrofe meren. De toename van het aandeel detritus, algen en macrofyten in de zomer kan veroorzaakt worden door een afname in de beschikbaarheid van dierlijk materiaal en een hogere voedselbehoefte bij een stijgende temperatuur (Niederholzer en Hofer, 1979).

In Grey Mist Mere in Groot Brittannië wordt het voedsel van de blankvoorn gedomineerd door cladoceren. Jonge vis eet voornamelijk planktonische crustaceeën en diatomeeën. Insekten, waterplanten en algen worden gedurende het hele leven genuttigd. Het aandeel hiervan wordt groter als de hoeveelheid crustaceeën en diatomeeën afneemt. Mollusken spelen een belangrijke rol in het dieet van oudere vis. Het voedselpakket in Grey Mist Mere wordt in Tabel 2 vergeleken met het voedselpakket in Old West River in Groot Brittannië. In Grey Mist Mere stopt de groei na 4 jaar terwijl in Old West River de groei goed blijft. Vanaf deze leeftijd komen in Old West River meer insecten, planten, algen en later mollusken in het dieet voor. Het gebrek hieraan in Grey Mist Mere veroorzaakt de slechtere groei (Linfield, 1971).

Tabel 2 Voedselsamenstelling van blankvoorn in Old West River (OWR) en Grey Mist Mere (GMM) (Linfield, 1971).

	plantaardig	zoöplankton	insekten	mollusken
OWR	> 50	17-18	10	11 %
GMM	26.6	50.2	5.4	0.2 %

Een hoge dichtheid aan blankvoorn met als gevolg een grote voedseldruk verlaagt, door een selectie op de grootste individuen, de gemiddelde grootte van het zoöplankton. Omdat 0+ blankvoorn efficiënter foerageert op kleinere prooidieren dan adulte blankvoorn wordt de voedselbeschikbaarheid van adulte blankvoorn beperkt als er een sterke nieuwe jaarklasse is. De groei van adulte blankvoorn wordt hierdoor geremd (Perrow et al. 1990).

Net zoals bij de adulten is het voedsel van larven sterk afhankelijk van de omstandigheden. Vooral raderdieren, nauplii van copepoden en fytoplankton komen de eerste periode veel in het dieet voor (Goldspink, 1971; Brabrand, 1985; Hammer, 1985; Jelonek, 1986; Townsend et al., 1986; Weatherly, 1987). In de loop van de zomer, vanaf een lengte vanaf 40 mm, kunnen cladoceren in het dieet voorkomen (Northcott, 1979; Hammer, 1985; Townsend, 1986). Copepoden komen nauwelijks in het dieet voor (Hammer, 1985). Bij afwezigheid van cladoceren, zoals in de rivier Dee in Wales, kan het dieet gedomineerd worden door fytoplankton (Weatherly, 1987).

Uit voedselonderzoek blijkt dat blankvoorn vooral op de grens van waterplanten en open water foerageert (Northcott, 1979). Volgens Brabrand (1985) komt blankvoorn binnen de vegetatiezone meer voor in de zone met waterbiezen dan in de zone met helofyten. Adulten foerageren niet in dichte vegetatie (Brabrand, 1985). In het Bodenmeer is het habitat van de blankvoorn uitgebreid van de oeverzone naar het open water. Deze uitbreiding kon tot stand komen door een grotere voedselbeschikbaarheid in het open water als gevolg van eutrofiëring (Hartmann en Löffler, 1978). Ook in het Tjeukemeer foerageert blankvoorn voornamelijk in het open water (Goldspink, 1971).

Jonge blankvoorn tot 50 mm bevindt zich in het litoraal (Goldspink, 1971; Brabrand, 1985). In een klein, door waterplanten gedomineerd meer in Engeland met een hoge dichtheid aan blankvoorn werd het voedsel van 0+ blankvoorn gedomineerd door planktonische crustaceeën die zich in de buurt van waterplanten ophouden. Tussen waterplanten bevindt zich een groter aantal soorten en is er een hogere biomassa crustaceeën, waaronder cladoceren, aanwezig. Ook is de range van lichaamslengtes van zoöplankton in de vegetatiezone groter dan in het open water (Northcott, 1979). Volgens Bohl (1980) bevindt 0+ blankvoorn zich overdag in dichte scholen in de vegetatie. Bij zonsondergang trekt de blankvoorn naar open water om te foerageren en blijft daar tot zonsopgang. Omdat blankvoorn een zichtjager is wordt de diepte waarop gefoerageerd wordt niet bepaald door de diepte waarop de zoöplanktondichtheden maximaal zijn maar door de lichtintensiteit.

Voedselconcurrentie met andere vissoorten heeft invloed op het dieet van de blankvoorn. Door zijn flexibiliteit in voedselkeuze kan de blankvoorn zich goed aan de heersende voedselomstandigheden aanpassen en minder flexibele soorten verdrijven. Enkele voedselconcurrenten van de blankvoorn zijn: baars, ruisvoorn, serpeling, winde, brasem en kolblei. De toename van blankvoorn en brasem in geëutrofiëerde wateren ten koste van baars wordt veroorzaakt door voedselconcurrentie. Diehl (1988) noemt 4 verschillende mechanismen waardoor blankvoorn baars kan verdrijven: 1) capaciteit van blankvoorn om op blauwalgen te foerageren 2) veranderingen in zoöplanktonsamenvatting naar kleinere soorten die slechter door baars benut worden 3) algehele afname in macro-invertebraten omdat het oppervlak dat door waterplanten gedomineerd wordt afneemt 4) afname in helderheid waardoor specifieke zichtjagers, zoals baars, het afleggen tegen tastjagers, zoals blankvoorn en brasem, die ook goed bij lage lichthoeveelheid goed kunnen foerageren.

In open water is de voedingsefficiëntie op *Daphnia* van blankvoorn groter dan die van baars omdat blankvoorn tijdens het voedselzoeken sneller zwemt en hierdoor meer prooidieren tegenkomt. Baars foerageert efficiënter dan blankvoorn in een meer complex habitat waar gefoerageerd wordt op pelagische *Daphnia* en benthische chironomiden. Diehl (1988) beschrijft dat baars wel in een dichte kranswier vegetatie foerageert, blankvoorn en brasem foerageren meer in minder begroeide delen. Weinig structuur bevordert de blankvoorn en brasemstand ten koste van baars (Winfield en Townsend, 1988). Volgens Economides et al., (1988) is er geen correlatie tussen de blankvoorn- en baarsproductie. Een balans tussen de predatie van baars op blankvoorn,

predatie van blankvoorn op eieren van baars en cannibalisme onder baars veroorzaakt deze neutrale relatie.

Ruisvoorn kan zich alleen in sympatrie met blankvoorn handhaven als er een dichte vegetatiezone aanwezig is (Burrough et al., 1979; Johansson, 1985; Winfield en Townsend, 1988). Blankvoorn is beter aangepast aan het foerageren in open water. In open water wordt vooral zoöplankton en plantaardig materiaal gegeten, in de waterlelie zone spelen benthische cladoceren en draadalgen een belangrijke rol in het dieet. De voedingssnelheid van blankvoorn neemt af naarmate de vegetatie dichter wordt. De voedingssnelheid van ruisvoorn neemt toe bij een toename in vegetatiedichtheid. Een waterlelie vegetatie met een dichtheid van 25 stengels per m² is nog niet voldoende om de foerageersnelheid van blankvoorn te remmen en ruisvoorn te bevoordelen (Johansson, 1985).

Ook de winde trekt zich bij voedselconcurrentie met blankvoorn terug in de dichte vegetatiezone. De winde foerageert dan vooral tussen de helofyten terwijl de blankvoorn zich meer aan de grens van het litoraal en het open water bevindt. Voedselconcurrentie tussen beide soorten komt tot uiting door een overschakeling naar meer plantaardig voedsel in het dieet bij een hoge dichtheid (Brabrand, 1985). De blankvoorn kan een groot deel van het voedsel uit het sediment en planten halen en hierdoor een hoge dichtheid handhaven (Mann, 1965). Vooral bij afwezigheid van kolblei en brasem schakelt de blankvoorn bij voedselconcurrentie over op voedsel in het sediment. Bij aanwezigheid van kolblei en brasem worden er meer waterplanten genuttigd (Brabrand, 1985). Het voedselpakket van de serpeling in de rivier Exe in Groot Britannië komt in het matig stromende deel sterk overeen met dat van de daar ook voorkomende blankvoorn. Ook hier is de opname van algen en waterplanten bij beide soorten hoog. Bovenstreams hiervan is de serpeling dominant, in het benedenstroomse deel is blankvoorn dominant (Cowx, 1989).

In zeer eutrofe of hypertrofe wateren moet de blankvoorn concurreren met brasem en kolblei. Het voedselspectrum van deze twee cypriniden komt sterk overeen met dat van blankvoorn. Zowel bij het filtreren van zoöplankton als bij het foerageren in het sediment is de blankvoorn minder efficiënt dan brasem. Bij het foerageren in het sediment is de kolblei ook efficiënter dan blankvoorn. De blankvoorn is meer een zichtjager dan brasem. In troebel water met een zichtdiepte van 30-40 cm en een hoge zoöplanktonconcentratie foerageert brasem het meest efficiënt. Helderder water met een lagere dichtheid aan zoöplankton is geschikter voor de blankvoorn (Lammens et al., 1987).

1.8 Groei

De temperatuur en de voedselbeschikbaarheid hebben een grote invloed op de groeisnelheid van blankvoorn. De voedselbeschikbaarheid hangt af van de voedselrijkdom van het water en de populatiedichtheid. In Tabel 3 staat de gemiddelde groei in Nederland vermeld. De maximale lengte die blankvoorn kan bereiken is 45 cm, in Nederland worden blankvoorns echter zelden groter dan 35 cm (Hofstede, 1974).

Tabel 3. Gemiddelde totaallengte van blankvoorn per leeftijdsgroep in Nederland (n=11) (Raat, 1986).

leeftijdsgroep	1	2	3	4	5	6	7	8	9
gemiddeld	6.5	11.0	14.3	16.9	19.0	21.9	23.7	26.2	26.1

Over het algemeen is de groei van blankvoorn in grote wateren in Nederland goed vergeleken met het buitenland. In Groot Britannië is de maximale gemiddelde lengte ongeveer 30 cm. De maximale lengte kan na 5 jaar in een zeer snelgroeïende populatie of na 13 jaar in een zeer langzaam groeiende populatie bereikt worden. Alleen in populaties met een zeer hoge dichtheid is de maximale lengte lager (Wyatt, 1988). Dichtheidsafhankelijke groei van blankvoorn is door meerdere auteurs beschreven (Williams, 1967; Cragg-Hine en Jones, 1969; Aldoori, 1971; Linfield, 1971; Broughton et al., 1977; Goldspink, 1978; Persson, 1983a; Pivnicka, 1983; Wyatt, 1988; Perrow et al., 1990). Dichtheidsafhankelijke groei komt onder andere tot uiting in de negatieve relatie tussen het gemiddeld individuele gewicht en de dichtheid van de populatie (Mann, 1991).

De groeisnelheden in verschillende systemen kunnen zeer sterk variëren. De minimale en maximale gemiddelde groeisnelheid kan zich verhouden als 1: 12 (Pivnicka, 1983). In Alderfen Broad groeit 0+ blankvoorn slecht als er een sterke jaarklasse is. Bij een slechte jaarklasse daarentegen is de groei goed (Perrow et al., 1990). In Grey Mist Mere in Groot Britannië is de groei slecht. De lengte range van 4 jaar oude blankvoorn vertoont een volledige overlapping met 5, 6, 7 en 8 jaar oude blankvoorn. De kleinste 9- en 10-jarige vissen zijn niet groter dan de grootste 2-jarigen (Linfield, 1971).

Het aantal leeftijdsgroepen in de populatie is bij een sterke voedselconcurrentie vaak beperkt omdat jongere jaarklassen het voedselaanbod voor oudere jaarklassen kunnen beperken, waardoor de groei vertraagt en de sterfte toeneemt (Perrow et al., 1990). Door de lage variatie in leeftijd- en lengteklassen is de variatie in het door de populatie gebruikte voedseltype beperkt, hetgeen de concurrentie nog verder versterkt (Persson, 1983a). Kempe (1962) nam waar dat in een populatie met een geremde groei de populatie grotendeels (99.9%) uit één jaarklasse met een ongeveer gelijke lengte bestaat en enkele oudere grote individuen die wel een goede groei vertonen. Deze grootte verdeling wordt veroorzaakt door een beperkte voedselbeschikbaarheid waardoor de groei van een jaarklasse slecht verloopt. Slechts enkele individuen hebben een iets hogere groeisnelheid waardoor ze op een ander type voedsel over kunnen schakelen. Omdat maar een zeer beperkt aantal individuen hier toe in staat is bestaat er voor deze nieuwe voedselbron nauwelijks concurrentie en kan de groei goed verlopen.

Omdat de gevoeligheid voor predatie lengte-afhankelijk is, verhogen groeivertragingen door sterke voedselconcurrentie de kans op sterfte door predatie (Persson, 1983a). Een hoge predatorstand kan voorkomen dat de dichtheid aan blankvoorn erg hoog wordt, zodat voedselconcurrentie beperkt blijft en er een goede groei mogelijk is. In de rivier Nene in Groot Britannië is de groei van 4-12 jarige blankvoorn erg snel in vergelijking met andere systemen met een gelijke dichtheid aan blankvoorn ($0.1/m^3$). De hoge groeisnelheid wordt hier geweten aan een hoge snoekstand ($1/50 m^2$) (Pitcher, 1980). In het Klicava reservoir in Tsjechoslowakije wordt het optreden van groeibeperking bij blankvoorn geweten aan een tekort aan predatoren. De afname aan predatoren wordt veroorzaakt door een achteruitgang in geschikt paaisubstraat voor snoek en doordat door voedselconcurrentie baars door blankvoorn verdreven is (Holcik en Pivnicka, 1972). In de Willow Brook in Groot-Britannië wordt de hoge dichtheid aan kleine blankvoorn geweten aan een lage snoek- en kopvoornstand (Cragg-Hine en Jones, 1969). De predatie gevoeligheid neemt sterk af als blankvoorn een lengte van 15 cm bereikt heeft (Grimm et al., 1992). Een verlaging van de dichtheid in populaties met een beperkte groei, verlaagt de concurrentie en heeft vaak een groeiverbetering tot gevolg. Plotselinge uitdunningen kunnen onder andere optreden bij

infecties met de parasiterende platworm *Ligula intestinalis* L. (Burrough et al., 1979).

Naast de voedselbeschikbaarheid heeft de temperatuur een grote invloed op de groeisnelheid. De watertemperatuur tijdens de groeiperiode is meestal boven 12 °C terwijl deze buiten de groeiperiode bijna nooit boven de 12 °C uitkomt (Mann, 1965). Ook volgens Kempe (1962) vindt groei plaats vanaf een lengte van 12-13 °C. In Ierland vindt groei van 0+ blankvoorn plaats bij temperaturen vanaf 14 °C (Fahy et al., 1988). In het Tjeukemeer wordt verondersteld dat het groeiseizoen afgelopen is in de tweede week van oktober als de temperatuur daalt tot onder de 10 °C. In de rivier Hull groeit 0+ blankvoorn vanaf een temperatuur van 10-11 °C. Een hoge temperatuur veroorzaakt een betere voedselsituatie die de groei bevordert (Broughton et al., 1977). In het Tjeukemeer is de temperatuur de beperkende factor voor de groei (Mooij en van Tongeren, 1990). Waarschijnlijk door een gebrek aan geschikt paaihabitat is de dichtheid laag en de groei goed (Goldspink, 1979). Vooral bij een temperatuur hoger dan 13 °C is de groeisnelheid van 0+ blankvoorn hoog (Goldspink, 1971). Volgens Meili (1987) is de minimale temperatuur voor optimale groei 12-13 °C. Volgens Baumgart (1984) is de groei optimaal bij een watertemperatuur van 22.1 °C.

1.9 Specifieke habitat eisen

De blankvoorn stelt relatief weinig specifieke eisen aan zijn milieu. Volgens Svårdson (1976) is blankvoorn een dominante soort net zoals bijvoorbeeld snoekbaars. Dominante soorten lijken vooral gereguleerd te worden door abiotische factoren zoals pH, zuurstof en temperatuur of door intraspecifieke concurrentie. Dit in tegenstelling tot de gedomineerde soorten zoals ruisvoorn en baars die vooral door interspecifieke voedselconcurrentie en predatie gereguleerd worden. De dominantie van blankvoorn lijkt echter wel aan grenzen gebonden te zijn. Een hoge predatiedruk door bijvoorbeeld snoek of snoekbaars heeft duidelijk effecten op de populatiestructuur en biomassa van blankvoorn. In het Tjeukemeer bestaat 10 % van het dieet van snoekbaars uit blankvoorn. De meeste sterfte van 2-3 jarige blankvoorn wordt veroorzaakt door predatie (Goldspink, 1971). In het Haringvliet en Hollands Diep werd de slechte recrutering van blankvoorn geweten aan een hoge predatie. Het dieet van snoekbaars bestond hier voor 70% uit 0+ blankvoorn (Wiegerinck en Heesen, 1988). In zeer voedselrijke systemen lijkt brasem de mogelijkheden voor blankvoorn te beperken (Lammens et al., 1987). Geconcludeerd moet worden dat de blankvoornstand niet alleen door abiotische factoren bepaald wordt maar dat biotische interacties met andere soorten hierin een belangrijke rol kunnen spelen.

1.9.1 Stroomsnelheid

De blankvoorn komt zowel in stilstaand als in stromend water voor. In rivieren is er een voorkeur voor de benedenlopen met gemiddelde stroomsnelheden tot 20 cm/s (Cragg-Hine en Jones, 1969). In een kleine rivier in Polen werden de grootste dichtheid en biomassa gevonden op een deel, met een stroomsnelheid van 0.15 m/s (Penczak et al., 1981). In Ierland komt de blankvoorn onder andere voor in rivieren met een stroomsnelheid tot 0.6-1 m/s (Fitzmaurice, 1981). In een deel van de Pilica rivier met een stroomsnelheid van 0.7 m/s in de hoofdstroom, komt een lage biomassa aan blankvoorn voor (Penczak et al., 1976). Omdat de zwemsnelheid positief gerelateerd is aan de lengte van de vis kunnen grote individuen zich bij hogere stroomsnelheden handhaven dan kleine individuen. In een zijrivier van meer Åarungen is tijdens de paaitijd, als 13% van de tijd de stroomsnelheid de 1 m/s overschrijdt, de gemiddelde lengte 15.5 cm. In de periode juni-juli overschrijdt de stroomsnelheid 80% van de tijd de 1 m/s, de gemiddelde lengte is dan 17.8 cm (L'Abée-Lund et al., 1987). In de rivier Exe komen de grootste dichtheden voor in langzaam stromende delen met een verhang lager dan 1 m/km (Cowx, 1988; 1989). In snelstromende rivieren zoekt de blankvoorn plaatsen met een lagere stroomsnelheid op zoals de oever of de luwte van stroombrekende structuren (Baumgart, 1984).

In de eerste levensstadia is de gevoeligheid voor stroming het grootst. In het eerder genoemde meer Åarungen spoelen pas uitgekomen larven van de kleine zijrivier naar het meer (L'Abée-Lund et al., 1987). Pas uitgekomen larven kunnen voorkomen in water met een stroomsnelheid tot 1 cm/s. Gedurende de ontwikkeling neemt de gevoeligheid voor stroming af. Eind juli kunnen larven bij stroomsnelheden tot 9 cm/s voorkomen. In het laboratorium bepaalde toleranties waarbij de helft van het aantal individuen zich kan handhaven liggen op veel hogere waarden. Pas uitgekomen larven tolereren een stroomsnelheid van 6.9 cm/s, in juli wordt een stroomsnelheid van 26.9 cm/s nog getolereerd. Gemiddeld lijkt de maximale tolerantie voor stroomsnelheid gedurende de eerste twee maanden op een waarde van 9.6 maal de lichaamslengte te liggen. In het veld komen de larven voor op plaatsen met een stroomsnelheid die op een waarde van 40% van deze maximale tolerantie liggen. Verschillen in tolerantie verklaren waarom pas uitgekomen larven vooral in de oevervegetatie van de rivier Hull voorkomen en vanaf een lengte van 29.2 mm er nauwelijks meer juvenielen in de oevervegetatie voorkomen (Lightfoot en Jones, 1979).

1.9.2 Diepte

Adulte blankvoorn heeft een voorkeur voor de oeverzone en de bodemlagen van een water (Keckeis en Schiemer, 1990). De voorkeur voor de ondiepe oeverzone wordt veroorzaakt door de hier vaak aanwezige vegetatie. In het Tjeukemeer zijn bijna geen ondergedoken waterplanten aanwezig, toch prefereert blankvoorn tot 15 cm het ondiepe litoraal boven het open water (Lammens et al, 1990). In kanalen komen blankvoorns vaak voor op de grens van het diepe en het ondiepe deel (Baumgart, 1984). In Ierland komt blankvoorn het meest voor in delen van meren die niet dieper dan 3 m zijn (Fahy et al., 1988). In de Bielersee in Zwitserland bevinden de meeste blankvoorns zich in de zomer op een diepte van 2-5 m. In de winter verplaatst de blankvoorn zich naar delen van 20-30 m diep (Büsser en Tschumi, 1987). In de Oostzee komen 2-4 jaar oude blankvoorn van 10-15 cm vooral voor in de oeverzone die minder dan 5 m diep is. Alle leeftijdsgroepen met een lengte van 10-30 cm zijn vrij evenwichtig verdeeld in een zeestraat met een diepte van 2-7 m. Vooral de grote blankvoorn bevindt zich op plaatsen met een diepte van 12-15 m (Rask, 1989). Volgens Karst (1968) komen groepen blankvoorns van tientallen of honderden individuen met een lengte van 15-25 cm voor op 3-5 m diepte in het litoraal. In open water komen deze groepen op grotere diepten voor. Grotere groepen van vooral 3-jarigen komen voor op een diepte van 5-10 m. In ondiep water van bochten of verbindingssloten van meren komen verzamelingen van niet eenduidige broedgroepen voor. Deze verzamelingen van alle lengteklassen komen ook voor bij steile oevers op een diepte van 2-3 m tot 10 m.

1.9.3 Vegetatie

Vooral de eerste levensjaren heeft de blankvoorn een voorkeur voor vegetatierijke habitats. Grote oude blankvoorn bevindt zich over het algemeen in het open water. In het Tjeukemeer leek blankvoorn een lichte voorkeur te hebben voor velden met fonteinkruid. De populatie was echter redelijk homogeen over het gehele meer verdeeld (Goldspink, 1971). Waarschijnlijk door eutrofiëring zijn deze fonteinkruid velden verdwenen waardoor de vegetatie nu beperkt is tot een smalle helofyten zone (Goldspink, 1979). In het meer Lankau is de vegetatie ook beperkt tot een zeer smalle zone bestaande uit helofyten enkele waterlelies en enkele ondergedoken planten. De visstand wordt gedomineerd door baars, blankvoorn, ruisvoorn, brasem, karper, zeelt, snoek en aal (Hammer, 1985). Ook in de Thames waar geen ondergedoken vegetatie voorkomt en de ondiepe litorale zone zeer beperkt is komt een hoge biomassa blankvoorn voor (Williams, 1965). In meer Krankesjön in Zweden is blankvoorn samen met baars numeriek dominant, terwijl brasem in biomassa dominant is. De helft van dit meer is bedekt met een lage dichtheid aan fonteinkruid en kranswier vegetatie. In meer Sovdeborg is blankvoorn in aantal de belangrijkste vis. De vegetatiebedekking bestaande uit waterlelie beslaat hier 1/3 van het totale wateroppervlak. In het Klicava meer wordt de meeste blankvoorn gevangen op plaatsen met

overhangende vegetatie.

In stromende wateren vertoont blankvoorn een voorkeur voor door vegetatie beschutte plaatsen. Baumgart (1984) vermeldt dat riet een goede beschutting kan geven. In de rivier Stour komt de 1-3 jarige blankvoorn vooral voor in de helofyten vegetatie (Mann, 1965). Volgens Fitzmaurice (1981) komt blankvoorn in stromend water veel voor op plaatsen waar waterranonkel (*Ranunculus*) of Rietgras (*Phalaris*) staat.

Voedsel experimenten wijzen uit dat blankvoorn bij het foerageren het open water prefereert boven een zeer dichte kunstmatige kranswier vegetatie. Dichte vegetaties die moeilijk toegankelijk zijn, worden vermeden ook al bevindt zich hier het grootste aantal prooidieren. In een vegetatie van fonteinkruiden met een dichtheid van 140 stengels per vierkante meter is de vangefficiëntie van in de bodem levende chironomiden door blankvoorn van 10-14 cm, gelijk aan die in het open water. In een meer complexe en dichtere vegetatie met kranswier neemt de vangefficiëntie af (Diehl, 1988). Ook in het veld komt blankvoorn vooral in de minder dicht begroeide vegetatie voor (Brabrand, 1985; Diehl, 1988). Individuen groter dan 16 cm komen vooral in niet begroeide delen voor (Diehl, 1988). Uit het veelvuldig voorkomen van fonteinkruid in het dieet leidde Brabrand (1985) af dat een groot deel van de tijd in deze vegetatie zone gependend wordt.

1.9.4 Zichtdiepte

De hoeveelheid zwevende stof in het water veroorzaakt pas bij zeer hoge waarden mortaliteit van blankvoorn. In een stroom bij een koolmijn kwam geen blankvoorn voor bij zwevend stof gehalten van 570 mg/l. Bij 100 mg/l kwam weer wat blankvoorn voor (Alabaster en Lloyd, 1980). In de Pilica rivier is een lage biomassa aan blankvoorn aanwezig bij een gehalte aan zwevende stof van 293 mg/l (Penczak et al., 1976). In een kleine rivier in Polen komt de hoogste biomassa blankvoorn (87 kg/ha) echter voor op een deel met een zwevend stof gehalte van 295 mg/l (Penczak et al., 1981).

Het zwevend stof gehalte of liever gezegd de helderheid van het water beïnvloedt de manier waarop blankvoorn foerageert. De zichtdiepte van een water is een maat voor hoe goed de blankvoorn als zichtjager prooi kan bemachtigen. In verschillende meren met zichtdieptes variërend van 0.5-2 m is blankvoorn de meest voorkomende vissoort (Brabrand, 1985; Hammer, 1985; Johansson, 1987). Als de lichthoeveelheid in het water te laag wordt schakelt de blankvoorn over op een voedselgedrag waarbij meer op de tast gejaagd wordt (Lammens et al., 1987; Diehl, 1988). Brasem is door een fijner filterapparaat bij het op de tast jagen efficiënter dan blankvoorn. Lammens et al. (1987) en Diehl (1988) vermelden dat bij een zichtdiepte van respectievelijk 25-35 cm (Lammens et al., 1990) en 40 cm brasem in biomassa sterker vertegenwoordigd is dan blankvoorn. Alhoewel meerdere factoren, zoals bijvoorbeeld predatie, hierbij een rol kunnen spelen lijkt de zichtdiepte een van de bepalende factoren te zijn waardoor blankvoorn door brasem verdreven wordt.

In voedselarm water met zeer hoge waarden voor de zichtdiepte lijkt blankvoorn minder goed in staat om andere vissoorten te verdrijven (Svärdson, 1976). In meer Lankau met een zichtdiepte van 3.7-5.2 m zijn naast blankvoorn nog 5 andere soorten dominant aanwezig (Hammer, 1985). Ook in het oligotrofe meer Ornanas met een doorzicht van 2.5-4.5 m komen naast blankvoorn nog 4 andere soorten in hoge dichtheden voor (Eklov en Hamrin, 1989).

1.9.5 Temperatuur

De blankvoorn komt zowel in relatief koude als warme wateren voor. Temperaturen boven 29-30 °C worden vermeden. Een temperatuur van 31.5 °C kan blankvoorn in ieder geval één dag

overleven (Alabaster en Robertson, 1961). De lethale temperatuur is afhankelijk van de acclimatisatie temperatuur en ligt ergens in de range van -29-40 °C (Wieser, 1991). Bij een acclimatisatietemperatuur van 28.4 °C en een temperatuurstijging van 1 °C per uur, treedt sterfte op bij 37.8 °C. De benedengrens van het getolereerde temperatuurstraject ligt op 4 °C. Zonder acclimatisatie periode treden bij deze temperatuur defecten op in membraanfuncties van blankvoorn (Wieser, 1991). Een temperatuur van 20-25 °C wordt geprefereerd (Alabaster en Lloyd, 1982).

Embryos hebben een goede ontwikkeling bij temperaturen van 11.5-20 °C, extremen waarbij de ontwikkeling nog goed is zijn 7 en 27 °C. Bij temperaturen boven 20 °C neemt het aantal eieren dat uitkomt af, er is een toename in het aantal abnormaliteiten van larven bij temperaturen boven 16 °C (Alabaster en Lloyd, 1982).

1.9.6 Zuurstof

Blankvoorn heeft een hoge tolerantie voor lage zuurstofgehalten. Zuurstofgehalten lager dan 1 mg O₂/l bij 24 °C worden vermeden. Er treedt sterfte op bij een zuurstofconcentratie van 0.82 mg/l bij 30 °C (Alabaster en Robertson, 1961). Holcik et al., (1989) delen de blankvoorn in bij de vissen met een matige zuurstofbehoefte. Zuurstofgehalten van 5-6 mg/l zouden geprefereerd worden. Hoge dichtheden aan blankvoorn komen voor bij zuurstofgehalten rond 10 mg/l (Goldspink, 1971; Penczak et al., 1976; Penczak et al., 1981; Jelonek, 1986).

1.9.7 pH

Blankvoorn heeft een hoge tolerantie voor extreme pH waarden (Holcik et al., 1989). Een pH van 4.5 is lethaal voor de blankvoorn. Boven een pH van 5 treedt geen sterfte meer op (Alabaster en Lloyd, 1982). Bij een pH lager dan 5.5 vindt er geen reproductie plaats (Svårdson, 1976). Adulte blankvoorn vermijdt een pH lager dan 5.6 (Alabaster en Lloyd, 1982). Binnen het traject van 5.6- 10.5 lijkt blankvoorn geen voorkeur te hebben (Alabaster en Lloyd, 1982). Volgens Leuven et al. (1987) ligt de laagste waarde waarbij de blankvoorn voorkomt en succesvol paait bij een pH van 6. De levensvatbaarheid van eieren daalt als de pH lager dan 5.5 is (Alabaster en Lloyd, 1982). Er komt een verhoogde sterfte voor onder embryos als de pH lager dan 7 is (Svårdson, 1976).

1.9.8 Saliniteit

Alhoewel blankvoorn een zoetwatervis is bestaat er een redelijke tolerantie voor zout. Sommige ondersoorten hebben een erg hoge zouttolerantie. *Rutilus rutilus caspicus* komt voor in de kaspische zee met een saliniteit van 10 ‰, een deel van de populatie foerageert bij een saliniteit van 12 ‰ (Belogolova, 1988). In Noorwegen is voor de ook in Nederland voorkomende ondersoort *Rutilus rutilus rutilus* een maximale saliniteit tolerantie van 10-12 ‰ gevonden. In Finland komt blankvoorn voor bij een saliniteit van 5-6 ‰ (Rask, 1989). Müller (1982) vermeldt dat in Zweden blankvoorn uit de oligo-haline (saliniteit 3-5 ‰) Botnische golf een kleine rivier optrekt en paait in 1-2 m diepe langzaam stromende delen van meer Angerfjerden. In principe kan de paai in Zuid-Zweden wel in brak water plaats vinden. Waarschijnlijk is een hogere temperatuur in het zoete water de oorzaak van de paaitrek (Müller, 1982).

2 HABITAT GESCHIKTHEID MODEL

2.1 Toepasbaarheid van het model

Geografisch gebied

Het model is toepasbaar voor de ondersoort *Rutilus rutilus rutilus* die in West en Centraal Europa voorkomt.

Seizoen

Met het model kan de geschiktheid van een water voor blankvoorn gedurende het gehele jaar bepaald worden. De meeste gebruikte variabelen moeten in het voor- en najaar bepaald worden.

Cover type

Het model is geldig voor brak, zoet, stilstaand en stromend water.

Minimum habitat grootte

Gedurende het groeiseizoen zijn blankvoorns redelijk standvastig. Bij een mark recapture experiment in de Thames bleek dat 83% zich in 4 maanden minder dan 75 m had verplaatst (Williams, 1965). Omdat de blankvoorn in hoge dichtheden voor kan komen, kunnen ook kleine wateren, kleiner dan 0.5 ha, geschikt zijn om een populatie blankvoorn in stand te houden.

Betrouwbaarheid

Het model is opgesteld aan de hand van uit literatuur verzamelde gegevens. Het model moet nog aan de praktijk getoetst worden. Biotische interacties, die van grote invloed kunnen zijn op de blankvoornstand, zijn niet in het model opgenomen omdat deze moeilijk te voorspellen en kwantificeren zijn.

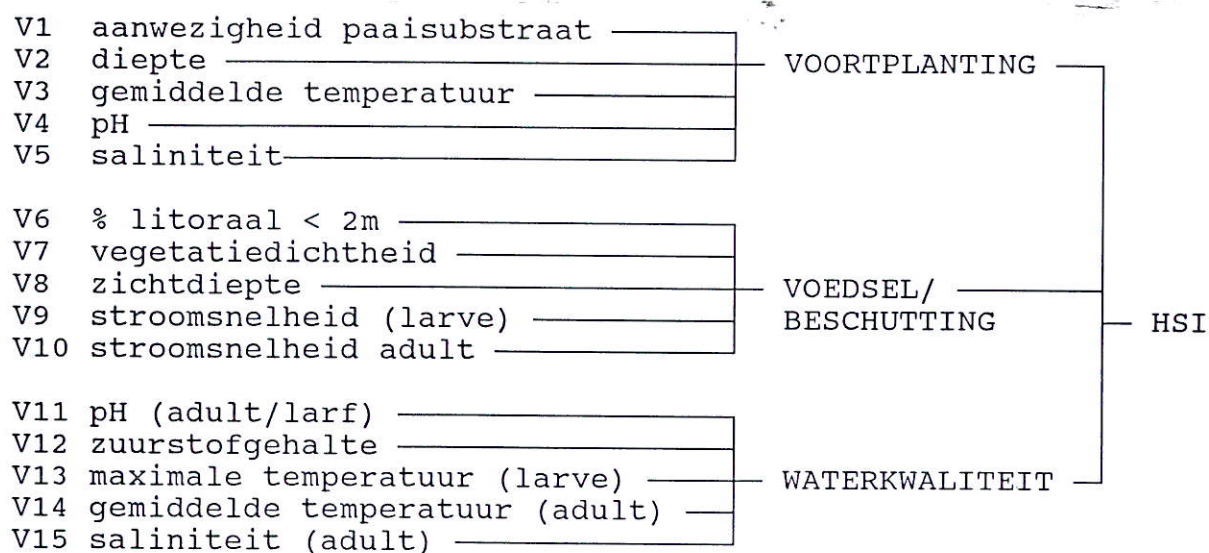
2.2 Beschrijving van het model

Alhoewel de blankvoorn een erg algemeen voorkomende vissoort is die zich gemakkelijk aan de heersende omstandigheden aanpast zijn er toch specifieke eisen waaraan het milieu moet voldoen om een geschikt water voor blankvoorn te zijn. De meeste eisen worden gesteld aan het paaigebied en het opgroeigebied voor larven en juvenielen. Het model is dan ook opgedeeld in de volgende componenten:

- voortplanting,
- voedsel en beschutting
- waterkwaliteit

Vooraf voor het paai- en opgroeigebied geldt dat de blankvoorn behoefte heeft aan een relatief rustig milieu waarin veel dekkingsmogelijkheden in de vorm van waterplanten aanwezig zijn. Waterplanten dienen vooral als bescherming tegen predatie. Adulten zijn minder gevoelig voor predatie en hebben een voorkeur voor open water, waar ze onder goede omstandigheden een ander voedseltype dan de jongste leeftijdsgroepen gebruiken.

Figuur 2 laat zien welke milieuvariabelen tot de verschillende componenten behoren en hoe deze uiteindelijk leiden tot een Habitat Geschiktheids Index voor de blankvoorn.



Figuur 2. Structuur van het HGI model.

2.2.1 Beschrijving van de componenten

Voortplanting (C_{VP})

V1 % paaisubstraat

Paai kan plaatsvinden op ondergedoken waterplanten, helofyten, flab, overhangende vegetatie, in het water hangende wortels, stenen of andere obstakels zonder slib (Holcik en Hruska, 1966; Bray, 1971; Diamond, 1985; Mills, 1991). De omvang van dergelijke gebieden met geschikt paai habitat hoeft maar beperkt te zijn omdat de blankvoorn in zeer dichte concentraties paait. Goldspink (1971) suggereerde dat in het IJsselmeer, waar een zeer beperkte litorale begroeiing aanwezig is, het voortplantingssucces door de beperkte hoeveelheid geschikt substraat geremd werd. Diamond (1985) vermeldt dat in een meer van 3.7 ha het paaigebied slechts een oppervlak van 75 m² had, hetgeen overeenkomt met 0.2 % van het totaal oppervlak. Aangenomen wordt dat in een optimale situatie, gebieden met een geschikt paaisubstraat minimaal 0.5 % van het totaal oppervlak beslaan (GI=1). Goede mogelijkheden doen zich voor als het oppervlak paaisubstraat 0.1-0.5 % van het totaal oppervlak bedraagt (GI=0.8), een nog geringere hoeveelheid paaisubstraat heeft waarschijnlijk nadelige gevolgen voor het voortplantingssucces (GI=0.2). Bij afwezigheid van paaisubstraat is het onderzochte gebied ongeschikt (GI=0).

V2 gemiddelde diepte in het paaigebied

Paai vindt plaats op ondiepe delen in het litoraal. Enkele waarden die in de literatuur zijn gevonden zijn: 15-30 cm Raat (1986), 15 tot 100-150 cm (Mills, 1991), 10-150 cm en 10-50 cm (Wilkonska en Zuromska, 1967), 3-20 cm (L'Abée-Lund en Vollestad, 1985). De voorkeur voor een ondiep paaigebied hangt samen met de vaak aanwezige vegetatie en de hogere temperatuur op deze delen (Holcik en Hruska, 1966; Müller, 1982). Aangenomen wordt dat een gemiddelde diepte in het paaigebied van 20-50 cm optimaal is (GI=1). Bij een gemiddelde diepte groter dan 150 cm en kleiner dan 10 cm is het paaigebied ongeschikt (GI=0).

V3 gemiddelde temperatuur gedurende de paai

De temperatuur waarbij de paai plaatsvindt, verschilt sterk van systeem tot systeem.

Binnen een systeem lijkt de temperatuur waarbij gepaaid wordt min of meer constant te zijn. In het algemeen vindt de paai plaats bij een temperatuur van 8-19.4 °C, extremen zijn 5- en 22 °C (Alabaster en Lloyd, 1982). Door andere auteurs vermelde paaitemperaturen zijn: 6-10 °C (L'Abée-Lund en Vollestad, 1985), 7.4-10.9 °C (Vollestad en L'Abée-Lund, 1987), 14-14.5 °C als aanvangstemperatuur en oplopend tot 16.5-20 °C op het eind van de paaiperiode (Goldspink, 1971), 14-16 °C (Müller, 1982, Baumgart, 1984) en 18-19 °C (Holcik en Hruska, 1966).

De incubatietijd van de eieren is afhankelijk van de temperatuur. Aangenomen wordt dat een korte incubatietijd en een snelle ontwikkeling de kans op predatie verkleint. Bij een temperatuur van 7 °C is de incubatietijd 30 dagen, bij een temperatuur van 15 °C is de incubatietijd 12.2 dagen (Diamond, 1985). Bray (1971) vermeldt dat in het laboratorium de eieren bij een temperatuur van 17.9 °C na 72 uur al uitkomen. Extreem lage of hoge temperaturen verhogen de kans op afwijkingen. In het traject van 11.5-20 °C is er een goede ontwikkeling van de embryos. Extreme temperaturen waarbij de ontwikkeling nog goed kan zijn, zijn 7 en 27 °C (Alabaster en Lloyd, 1982). Bij een temperatuur boven 16 °C stijgt het aantal embryos met afwijkingen, bij een temperatuur boven 20 °C is er een afname in de uitkomst van de eieren (Alabaster en Lloyd, 1982).

V4 pH

Het optimale traject waarbij paai plaatsvindt is bij een pH 7-9 (GI=1). Lagere pH's hebben een nadelige invloed op het uitkomen van eieren en de overleving van embryos. Aangenomen wordt dat net zoals bij adulten langdurige blootstelling aan een pH van 10.5 lethaal is (zie par. 1.9.7 specifieke milieu-eisen).

V5 maximale saliniteit (paai)

Er bestaat een voorkeur om in zoet water te paaien (GI=1). In water met een pH van 3-5 ‰ is paai in principe nog mogelijk (zie par. 1.9.8 specifieke milieu-eisen).

VOEDSEL/BESCHUTTING (C_{B-V})

V6 % litoraal < 2m

Tot een lengte van 15 cm blijft blankvoorn een voorkeur voor het litoraal houden. Hierna komt de blankvoorn meer in het open water voor omdat er op een andere voedselbron overgeschakeld kan worden en de gevoeligheid voor predatie afneemt. Verondersteld wordt dat wateren met een oppervlak litoraal van 25-50% van het totaal wateroppervlak optimaal zijn voor de blankvoorn (GI=1). Als meer dan 85% van het oppervlak ondiep is wordt de situatie minder geschikt geacht voor adulte blankvoorn (Edwards en Twomey, 1982).

V7 vegetatiedichtheid

De vegetatiedichtheid in het litoraal en het oppervlak litoraal samen hebben een grote invloed op de voedselbeschikbaarheid, de hoeveelheid schuilmogelijkheden tegen predatoren en beschutting. In een water met een goed ontwikkelde zone met waterplanten kunnen blankvoorns in verschillende levensstadia hun eigen optimale deel vinden, zodat voedselconcurrentie tussen verschillende levensgroepen vermeden wordt (Goldspink, 1971; Linfield, 1979; Northcott, 1979; Persson, 1983a; Brabrand, 1985; Lammens et al., 1987; Perrow et al., 1990). Ook interspecifieke concurrentie wordt beperkt bij een goed ontwikkelde zone met waterplanten. Een zeer dichte waterplanten begroeiing beperkt de foerageermogelijkheden van blankvoorn. Aangenomen wordt dat een bedekkingspercentage van 35 tot 55 optimaal is (GI=1) (Edwards en Twomey, 1982).

V8 zichtdiepte

De zichtdiepte is een maat voor de voedselrijkdom van het water. Bovendien bepaalt het de foerageermogelijkheden voor blankvoorn. Een zichtdiepte van 0.5-2 m wordt als optimaal beschouwd (GI=1). Aangenomen wordt dat in helderder water de produktiviteit van het water beperkend werkt voor de blankvoornstand zodat blankvoorn minder dominant is. In zeer voedselrijk en troebel water wordt de blankvoornstand door voedselconcurrentie met brasem beperkt (zie par. 1.9.4 specifieke milieu-eisen).

V9 stroomsnelheid (larve)

Tijdens de eerste larvale stadia is de gevoeligheid voor stroming het grootst. Een gemiddelde stroomsnelheid in het paaigebied van 1-5 cm/s wordt als optimaal beschouwd (GI=1) (zie par. 1.9.1 specifieke milieu-eisen).

V10 stroomsnelheid (adult)

Een stroomsnelheid van 0-20 cm/s in de hoofdstroom wordt als optimaal beschouwd (GI=1). Een stroomsnelheid van 1 m/s wordt getolereerd indien er beschuttingsmogelijkheden aanwezig zijn. Een nog hogere stroomsnelheid is ongeschikt (zie par. 1.9.1 specifieke milieu-eisen).

WATERKWALITEIT (C_{wk})

V11 pH (adult)

Het traject van pH 5.5-9 wordt als optimaal beschouwd (GI=1). Wateren met een pH lager dan 4.5 en hoger dan 10.5 zijn ongeschikt (zie par. 1.9.7 specifieke milieu-eisen).

V12 gemiddeld zuurstofgehalte

Een zuurstofgehalte van 5 mg/l en hoger is optimaal voor de blankvoorn (GI=1). Zuurstofgehalten lager dan 1 mg/l worden vermeden of veroorzaken sterfte en zijn hierdoor ongeschikt (zie par. 1.9.6 specifieke milieu-eisen).

V13 maximale temperatuur (larve)

Bij een maximale temperatuur lager dan 15 °C verloopt de groei slecht (GI=0). Het traject tussen 15 en 20 °C is erg stimulerend voor de groei (Wieser et al., 1988). Optimale groei vindt plaats bij een temperatuur van 20-25 °C (GI=1) (zie par. 1.6 ontwikkeling).

V14 gemiddelde temperatuur (adult)

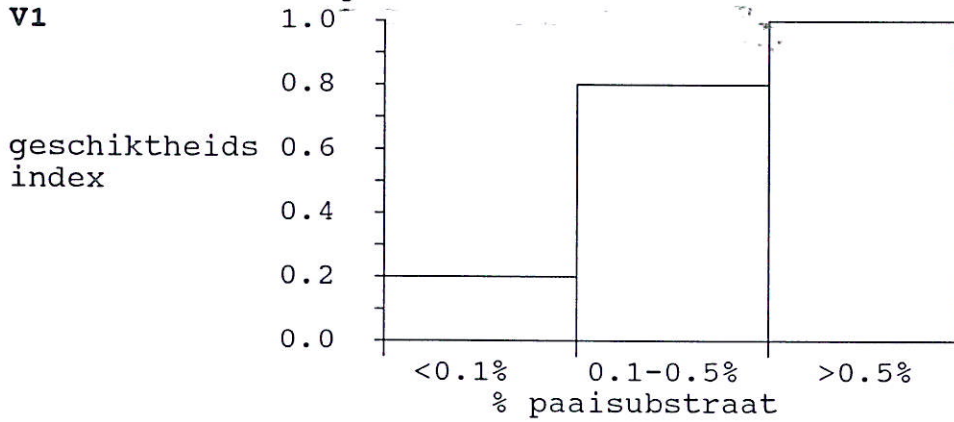
Groei vindt plaats vanaf 10 °C. In het traject van 20-25 °C is de groei optimaal (GI=1). Een temperatuur van 30 °C is ongeschikt (zie par. 1.8 groei en par. 1.9.5 specifieke milieu-eisen).

V15 saliniteit (adult)

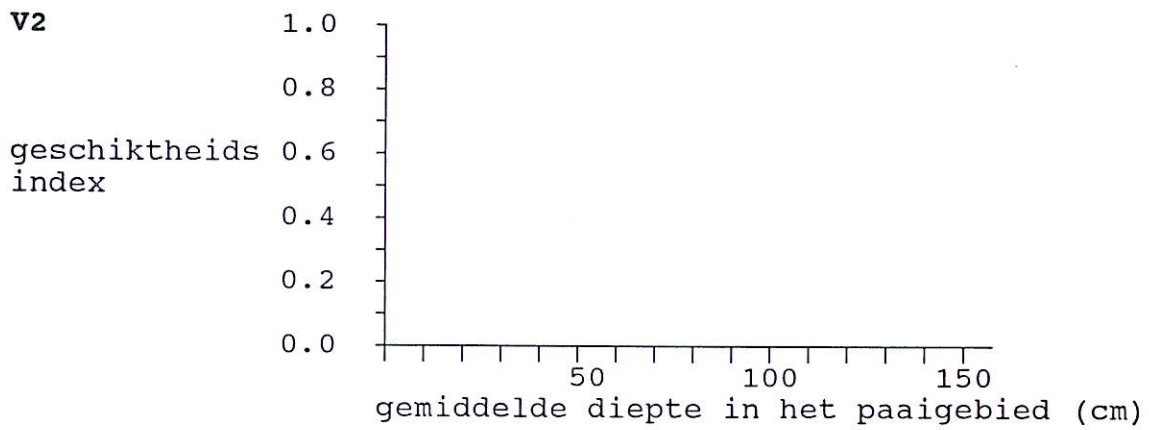
In zoet en brak water tot een saliniteit van 3-5 ‰ komen dichte blankvoorn populaties voor (GI=1) (Müller, 1982). De maximale tolerantie voor de hier voorkomende ondersoort ligt bij een saliniteit van 12 ‰. (zie par. 1.9.8 specifieke milieu-eisen).

2.3 Geschiktheidsgrafieken

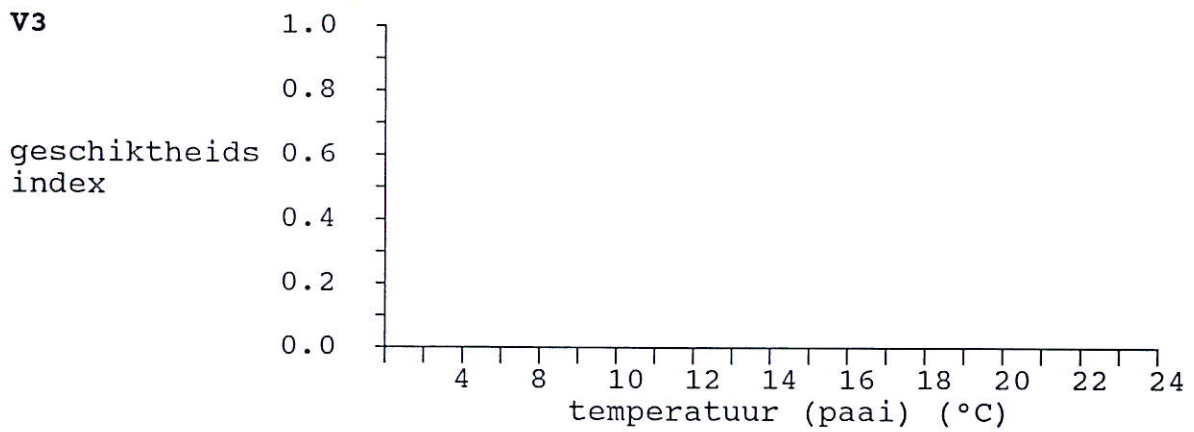
V1



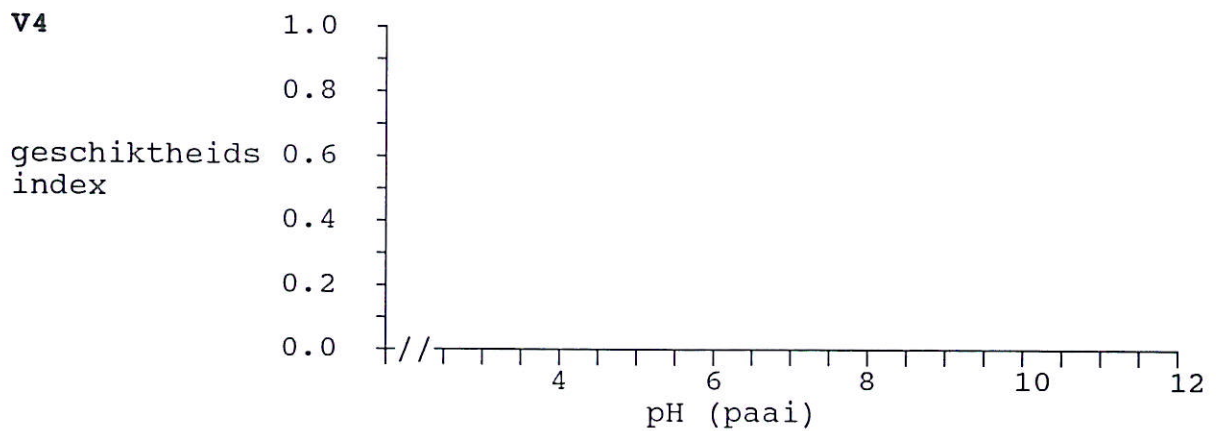
V2

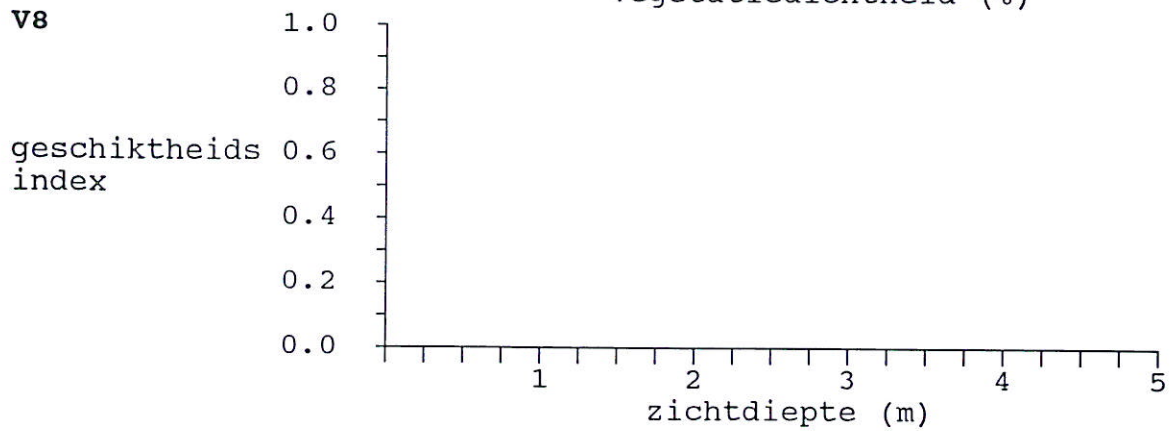
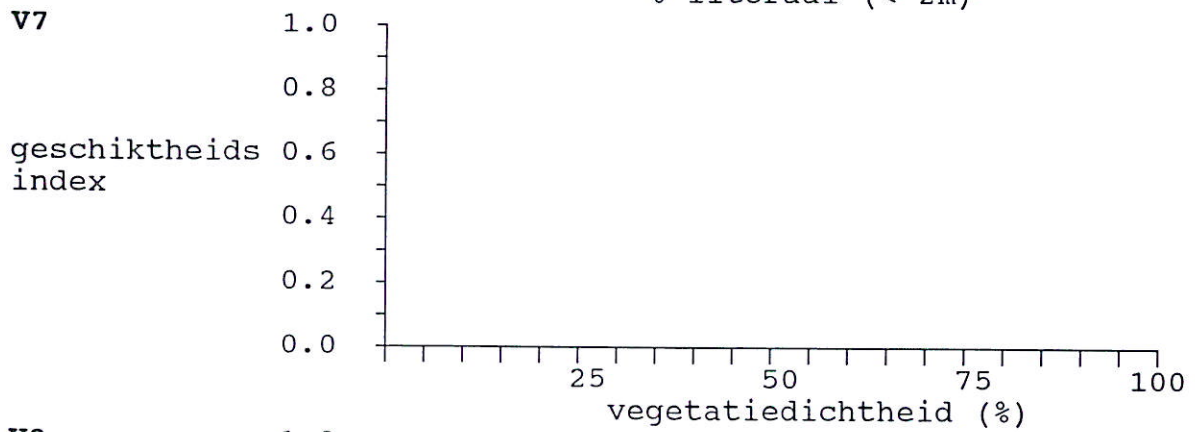
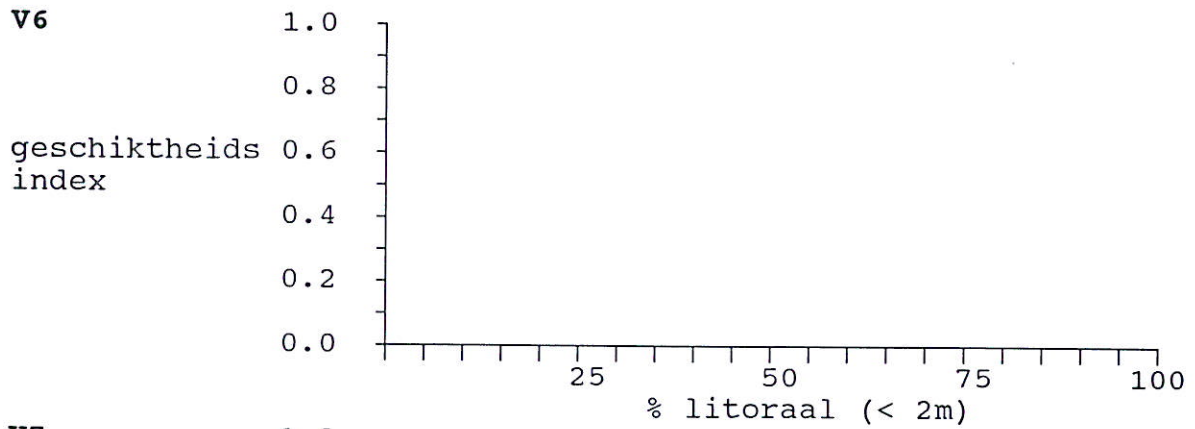
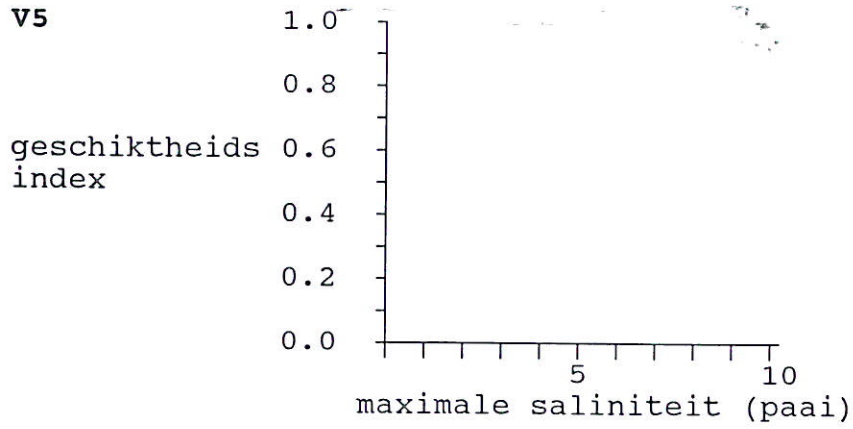


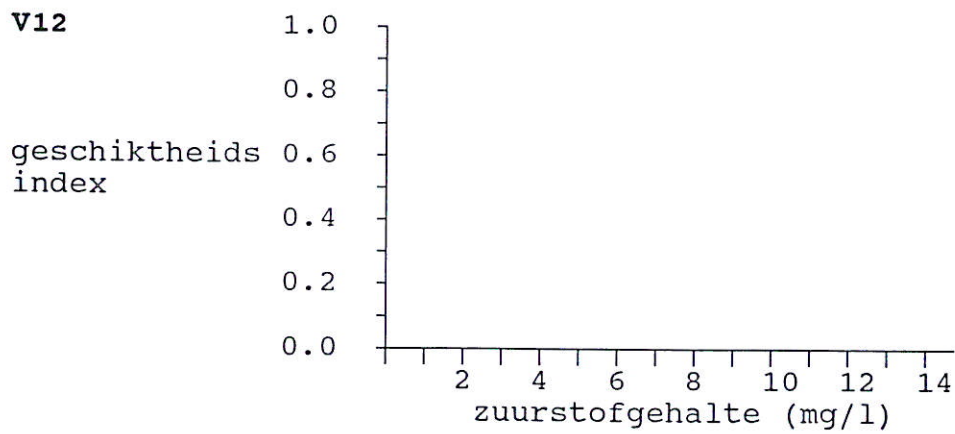
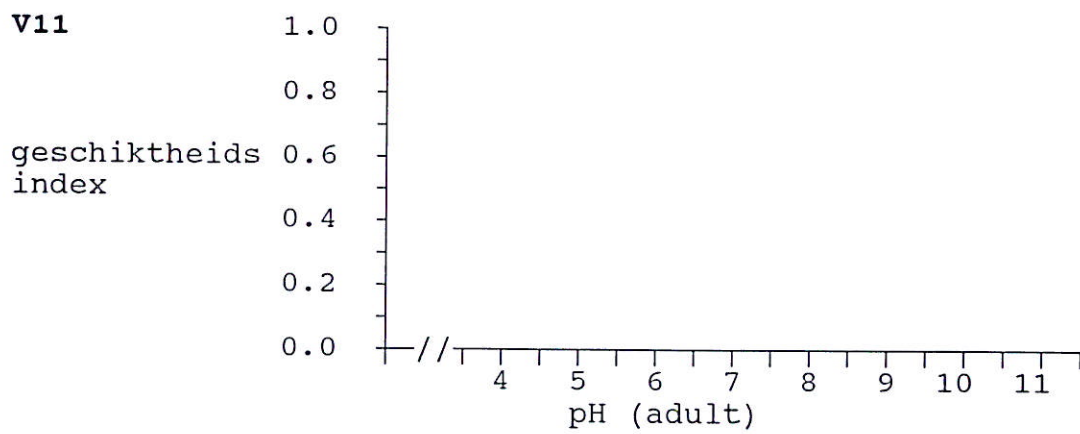
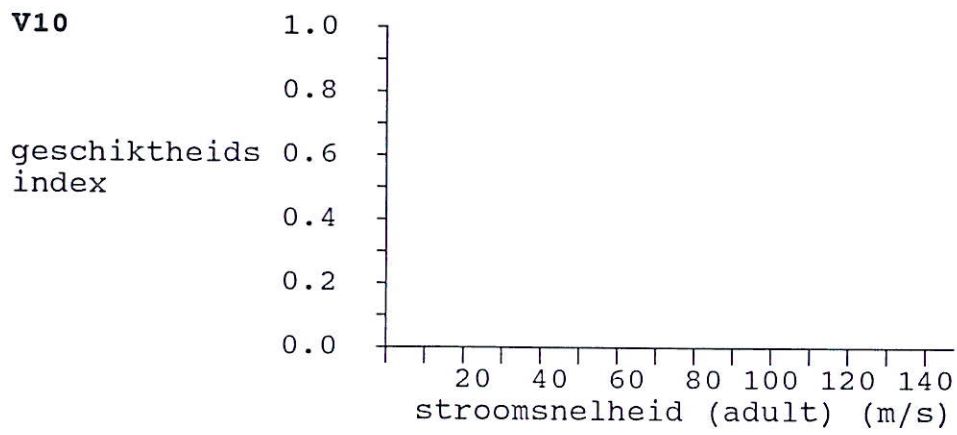
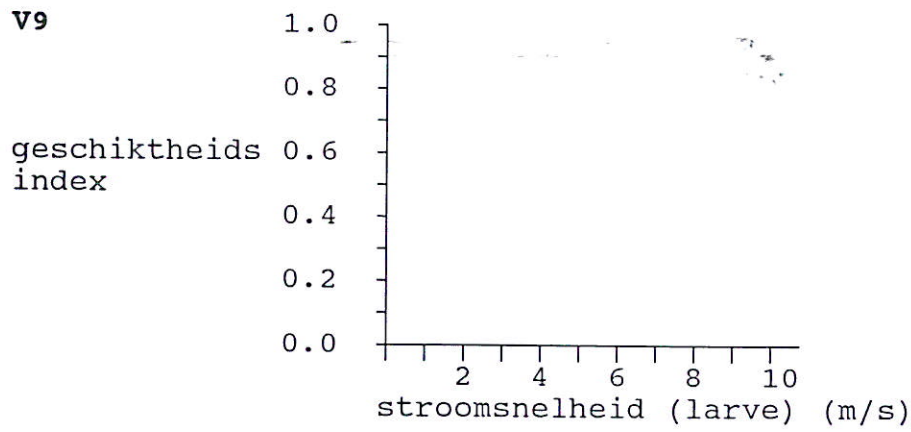
V3

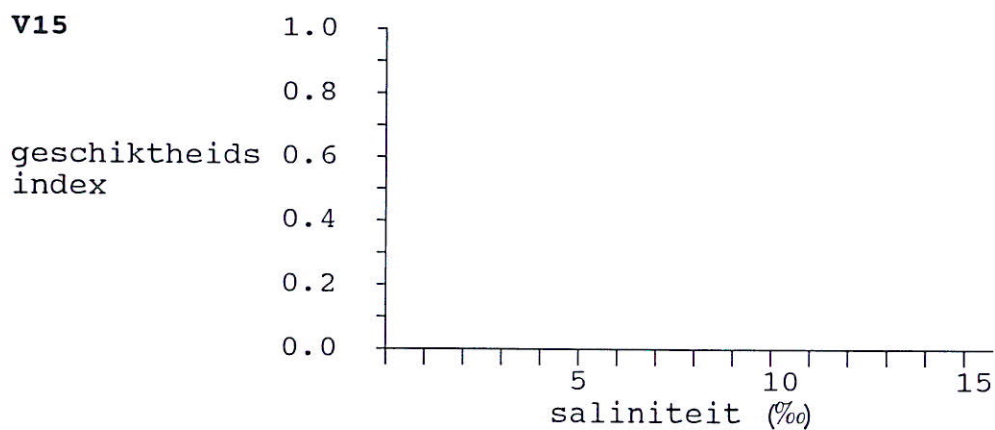
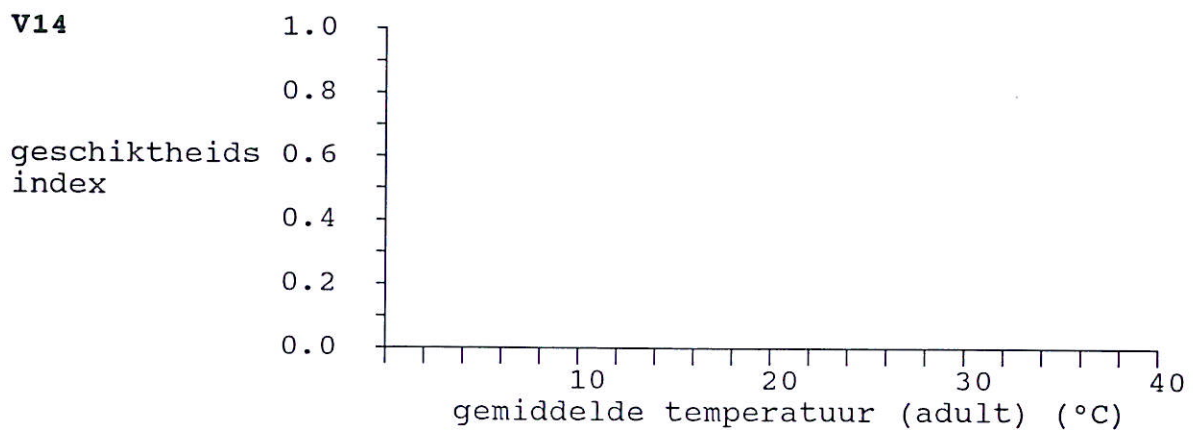
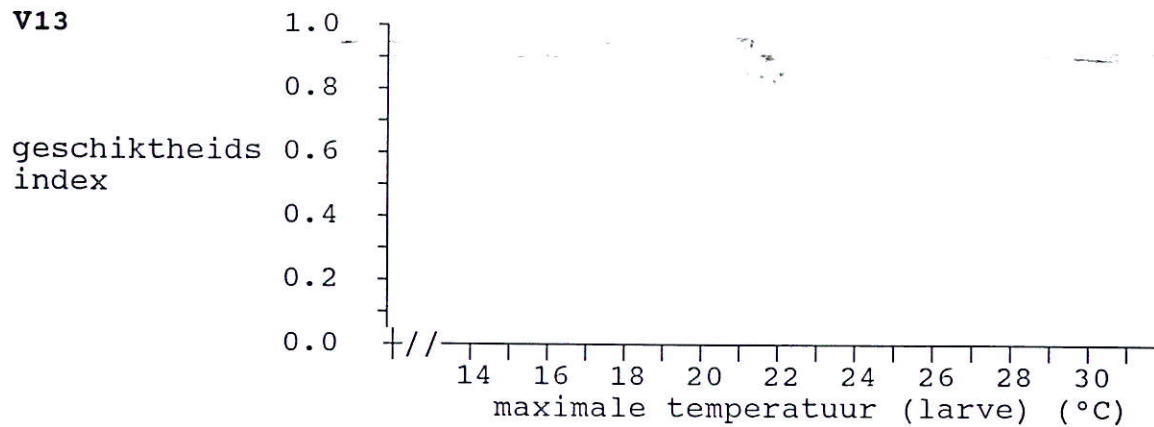


V4









2.4 Bepaling van de Habitat Geschiktheid Index

Voortplanting (C_{VO})

Voor de bepaling van geschiktheid van de voortplantings component worden de minimale waarde van de variabelen V1, V2, V3, V4 en V5 genomen.

Voedsel/beschutting (C_{V-B})

De waarde van de geschiktheidsindex voor de component voedsel en beschutting komt tot stand door eerst het gemiddelde van de variabelen V6 en V7 te bepalen. Deze twee variabelen bepalen de schuilmogelijkheden in het litoraal. De minimale waarde van dit gemiddelde en de variabelen V8, V9 en V10 levert de geschiktheid van de component voedsel en beschutting.

Waterkwaliteit (C_{WK})

De geschiktheidsindex voor de component waterkwaliteit wordt bepaald door het minimum van de variabelen V11, V12, V13, V14 en V15 te nemen.

HGI

De Habitat Geschiktheid Index komt tot stand door het geometrisch gemiddelde van de drie componenten te nemen.

$$HGI = (C_{VO} * C_{V-B} * C_{WK})^{1/3}$$

2.5 Toepassing van het model

V1 percentage paaisubstraat

Het gemiddeld percentage paaisubstraat ten opzichte van het totale wateroppervlak moet in de paaiperiode (eind-april tot eind-mei) bepaald worden.

V2 Gemiddelde diepte in het paaigebied.

De gemiddelde diepte in het paaigebied moet in de paaiperiode (eind-april tot eind-mei) bepaald worden.

V3 Temperatuur in het paaigebied

De temperatuur in het paaigebied moet in de paaiperiode (eind-april tot eind-mei) bepaald worden.

V4 pH (paai)

De gemiddelde pH in het paaigebied moet in de periode eind-april tot eind-mei bepaald worden.

V5 maximale saliniteit (paai)

De maximale saliniteit tijdens de paai moet in de periode eind-april tot eind-mei gemeten worden.

V6 Percentage litoraal < 2m.

Het percentage litoraal ten opzichte van het totale wateroppervlak moet minimaal één maal gedurende het groeiseizoen bemonsterd worden. Indien waterplanten tot een grotere diepte dan 2 m voorkomen, wordt de grens van het litoraal verlegd tot de maximale diepte waarop de waterplanten voorkomen.

V7 Vegetatiedichtheid

Het gemiddeld percentage bedekking met waterplanten in het litoraal moet gedurende het groeiseizoen (april-oktober) bepaald worden.

V8 zichtdiepte

De gemiddelde zichtdiepte gedurende het groeiseizoen moet in het open water met een Secchi schijf bepaald worden. Bij een sterke stroming kan de zichtdiepte op beschutte delen bepaald worden.

V9 stroomsnelheid (larve)

De gemiddelde stroomsnelheid in het litoraal moet in de periode mei-juli bepaald worden als de larven nog erg gevoelig zijn voor stroming.

V10 stroomsnelheid (adult)

De gemiddelde stroomsnelheid in de hoofdstroom moet in het groeiseizoen (april-oktober) bepaald worden.

V11 pH

De gemiddelde pH in het te onderzoeken water moet gedurende het groeiseizoen (april-oktober) bepaald worden.

V12 zuurstofgehalte

Het gemiddelde zuurstofgehalte in het te onderzoeken water moet in de periode april-oktober bepaald worden.

V13 maximale temperatuur (larve)

De maximale temperatuur in het litoraal moet in de periode mei-juli bepaald worden.

V14 gemiddelde temperatuur (adult)

De gemiddelde temperatuur in het te onderzoeken gebied moet gedurende het groeiseizoen (april-oktober) bepaald worden.

V15 maximale saliniteit (adult)

De maximale saliniteit in het te onderzoeken gebied wordt bepaald door verspreid over het hele jaar te meten.

2.6 Interpretatie van de Habitat Geschiktheid Index

De waarde van de HGI geeft aan of het onderzochte water zeer geschikt (HGI=0.7-1), redelijk geschikt (HGI=0.5-0.7), matig geschikt (HGI=0.3-0.5), nauwelijks geschikt (HGI=0.1-0.3) of ongeschikt (HGI=0) voor de gehele levenscyclus van de blankvoorn is.

Biologische interacties zoals voedselconcurrentie binnen de soort en tussen soorten en predatie zijn moeilijk in een model te vatten en in het huidige model niet opgenomen. Het model is gebaseerd op fysische en chemische gegevens. Voor een deel is er in het model rekening gehouden met de beïnvloeding van biologische interacties door fysische factoren. De vraag is in hoeverre dit voldoende is. Mogelijk spelen de moeilijk voorspelbare biologische interacties een dusdanig belangrijke rol dat het model afwijkt van wat in het veld wordt waargenomen.

LITERATUUR

- Alabaster J.S. en R. Lloyd (1982). Water quality criteria for freshwater fish. Sec. ed. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Butterworth Scientific pp. 361.
- Alabaster J.S. en K.G. Robertson (1961). The effect of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behaviour of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bream (*Abramis brama* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)). *Animal behaviour* IX 3-4 p. 187-192.
- Aldoori T.Y. (1971). Food and growth of roach (*Rutilus rutilus* L.) in two different environments. In: Fifth British Coarse Fish Conference. J.W. Jones (ed.). Liverpool. p. 72-77.
- Backiel T. en J. Zawisza (1988). Variations of fecundity in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Polish lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35 (2) p. 205-225.
- Baumgart R. (1984). Rotaugen-satt. Lebensweise, Verhalten und sportlicher Fang dieses meistbeangelteten Fisches. Verlag Paul Parey. Hamburg, Berlin.
- Belogolova L.A. (1988). Population dynamics and distribution of juvenile Vobla, *Rutilus rutilus*, Bream, *Abramis brama* and Zander, *Stizostedion lucioperca*, in the Northern Caspian. *J. Ichtyol.* 28 (3) p. 14-25.
- Bohl E. (1980). Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia (Berl.)* 44 p. 368-375.
- Brabrand Å. (1985). Food of roach (*Rutilus rutilus*) and ide (*Leuciscus idus*): significance of diet shift for interspecific competition in omnivorous fish. *Oecologia (Berl.)* 66 p. 461-467.
- Bray E.S. (1971). Observations on the reproductive cycle of the roach (*Rutilus rutilus*) with particular reference to the effects of heated effluents. In: Fifth British Coarse Fish Conference. Liverpool. J.W. Jones (ed.). p. 93-99.
- Broughton N.M., N.V. Jones en G.W. Lightfoot (1977). The growth of 0-group roach in some Humber-side waters. In: The eighth British coarse fish conference. J.W. Jones (ed.). Liverpool. p. 53-60.
- Broughton N.M. en N.V. Jones (1978). An investigation into the growth of 0-group roach, (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to temperature. *J. Fish. Biol.* 12 p. 345-357.
- Brown D.J.A. (1979). The distribution and growth of juvenile cyprinid fishes in rivers receiving powerstation cooling water discharges. In K. O'Hara (ed.). The First British Freshwater Fisheries Conference. Liverpool. p. 217-229.
- Burrough R.J. (1981). Problems of natural hybridisation amongst cyprinids. In: Proceedings second British Freshwater Fisheries Conference. K. O'Hara en C. Dickens Barr (eds.). Liverpool. p. 162-170.
- Burrough R.J., P.R. Bregazzi en C.R. Kennedy (1979). Interspecific dominance amongst three species of coarse fish in Slapton Ley, Devon. *J. Fish Biol.* 15 p. 535-544.

- Büsser P. P. Tschumi (1987). Nahrungsökologie der rotaugen (*Rutilus rutilus* L.) im litoral und pelagiaal des Bielersees. *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 49 (1) p. 62-74.
- Copp G.H. (1990a). Recognition of cohorts of larval and juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.), using size-class ordination of developmental steps. *J. Fish Biol.* 36 p 803-819.
- Copp G.H (1990b). Shifts in the microhabitat of larval and juvenile roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a floodplain channel. *J. Fish Biol.* 36 p. 683-692.
- Cowx I.G. (1988). Distribution and variation in growth of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a river catchment in south-west England. *J. Fish Biol.* 33 p. 59-72.
- Cowx I.G. (1989). Interaction between the roach, *Rutilus rutilus*, and dace, *Leuciscus leuciscus*, populations in a river catchment in south-west England. *J. Fish. Biol.* 35 suppl. A) p. 279-1284.
- Cragg-Hine D. en J.W. Jones (1969). The growth of Dace *Leuciscus leuciscus* (L.), Roach *Rutilus rutilus* (L.) and Chub *Squalis cephalus* (L.) in Willow Brook, Northamptonshire. *J. Fish Biol.* 1 p. 59-82.
- Diamond M. (1985). Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implication for management. *Aquacult. Fish. Mgmt.* 16 p. 359-367.
- Diehl S. (1988). Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53 p.207-214.
- Easton K.W. en I.P. Dolben (1980). The induced spawning and subsequent survival of roach *Rutilus rutilus* (L.). *Fish. Managm.* 11 p. 59-66.
- Economidis P.S., A.I. Sinis en G.P. Stamou (1988). Spectral analysis of exploited fish populations in lake Koronia (Macedonia, Greece) during the years 1947-1983. *Cybium* 12 (2) p. 151-159.
- Edwards E.A. en K. Twomey (1982). Habitat Suitability Index Models: Common Carp. U.S. Dept. Int. Fish. Wildl. Sev. FWS/OBS-82/10.12. 27p.
- Eklov P. en S.F. Hamrin (1989). Predator efficiency and prey selection: interactions between pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Oikos* 56 p. 149-156.
- Fahy E., S. Martin en M. Mulrooney (1988). Interaction of roach and bream in an Irish river. *Arch. Hydrobiol.* 114 (2) p. 291-309.
- Fitzmaurice P. (1981). The spread of roach *rutilus rutilus* (L.) in Irish waters. In: *Proceedings Second British Freshwater Fisheries Conference*. K. O'Hara en C. Dickson Barr (eds.). Liverpool. p. 154-161.
- Goldspink C.R. (1971). Fish production studies in Tjeukemeer, The Netherlands. *Limnologisch Instituut Nieuwersluis* 346 p.
- Goldspink C.R. (1977). The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in

- Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish. Biol.* 11 p. 599-603.
- Goldspink C.R. (1978). Comparative observations on the growth rate and year class strength of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *J. Fish. Biol.* 12 p. 421-433.
- Goldspink C.R. (1979). The population density, growth rate and production of roach, *Rutilus rutilus* (L.) in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish. Biol.* 15 p. 473-498.
- Grimm M.P., E. Jagtman en M. Klinge (1992). Fosfaatgehalten en de haalbaarheid van 'Actief Biologisch Beheer'. Een visbiologisch perspectief. *H₂O* 25 (16) p. 424-430.
- Hammer C. (1985). Feeding behaviour of roach (*Rutilus rutilus*) larvae and the fry of perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Lankau. *Arch. Hydrobiol.* 103 (1) p. 61-74.
- Hart P. (1971). The roach (*Rutilus rutilus* L.) in the River Nene, Northans. and its relationship to four other fish species. In: Fifth British Coarse Fish Conference. Liverpool. J.W. Jones (ed.). p. 138-145.
- Hartmann J. en H. Löffler (1978). Saisonale bodennahe Verteilung von Fischen im eutrophierten Bodensee. *Arch. Hydrobiol.* 83 (1) p. 69-79.
- Hofer R., G. Krewedl en F. Koch (1985). An energy budget for an omnivorous cyprinid: *Rutilus rutilus* (L.). *Hydrobiologia* 122 p. 53-59.
- Hofstede A.E. (1974). Study on growth, ageing and back calculation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), and dace *Leuciscus leuciscus* (L.). In: Ageing of Fish. T.B. Bagenal (ed.). Unwin Brothers. p. 137-148.
- Holcik J. en V. Hruska (1966). On the spawning substrate of roach -*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and bream -*Abramis brama* (Linnaeus 1758) and notes on the ecological characteristic of some european fishes. *Vestnik Ceskoslovenske spolecnosti zoologicke. Svazek XXX Cislo 1* p. 22-29.
- Holcik J. (1967). The life history of the roach - *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the Klicava reservoir. *Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke. Svazek XXI Cislo 3* p. 213-229.
- Holcik J. en K. Pivnicka (1972). The density and production of fish populations in the Klicava reservoir (Czechoslovakia) and their changes during the period 1957-1970. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 57 (6) p. 883-894.
- Holcik J., P. Banareescu en D. Evans (1989). General Introduction to Fishes. In: The Freshwater Fishes of Europe. Holcik J. (ed.). AULA-Verlag Wiesbaden. p. 18-128.
- Jelonek M. (1986). Food of juvenile stages of rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.), and perch *Perca fluviatilis* L.) in the heated waters of the Rybnik dam reservoir (Southern Poland). *Acta Hydrobiol.* 28 (3/4) p. 451-461.

- Johansson L. (1987). Experimental evidence for interactive habitat segregation between roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) in a shallow eutrophic lake. *Oecologia* (Berlin) 73 p. 21-27.
- Karst H. (1968). Unterwasserbeobachtungen an sozialen gruppierungen von süßwasserfischen außerhalb der laichzeit. *Int. Revue ges. Hydrpobiol.* 53 (4) p. 573-599.
- Keckeis H. en F. Schiemer (1990). Consumption growth and respiration of bleak, *Alburnus alburnus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), during early ontogeny. *J. Fish. Biol.* 36 (6) p. 841-851.
- Kempe O. (1962). The growth of roach (*Leuciscus rutilus* L.) in some swedish lakes. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm Ann. Rep.* 44 p. 42-104.
- Kuleisa B. (1986). Wereldkampioen onder de vissen. In: Blankvoorn. Beet Special.VIPMEDIA, Breda.
- L'Abée-Lund J.H. en L.A. Vøllestad (1985). Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in lake Åarungen, Norway. *Environ. Biol. of Fish.* 13 (3) p. 235-239.
- L'Abée-Lund J.H., L.A. Vollestad en L. Asbjörn (1987). Feeding migration of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in Lake Årungen, Norway. *J. Fish Biol.* 30 p. 349-355.
- Lammens E.H.R.R., J. Geursen en P.J. Mac Gillavry (1987). Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*) and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lakes. *Proc. V Congr. europ. Ichtyol. Stockholm 1985* p. 153-162.
- Lammens E.H.R.R., W.L.T. van Densen en R. Knijn (1990). The fish community structure in Tjeukemeer in relation to fishery and habitat utilization. *J. Fish Biol.* 36 p. 933-945.
- Lammens E.H.R.R. en W. Hoogenboezem (1991). Diets and feeding behaviour. In: *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation.* I.J. Winfield en J.S. Nelson (eds). Chapman en Hall. London New York Tokyo Melbourne Madras. p. 353-372.
- Libosvsky J., D.W. Saeed en M. Nemcova (1985). Fecundity of roach, *Rutilus rutilus*, in a newly built reservoir. *Folia zoologica* 34 (4) p. 357-372.
- Lightfoot G.W. en N.V. Jones (1979). The relationship between the size of 0 group roach (*Rutilus rutilus* L.), their swimming capacity and their distribution in a river. In: *The First British Freshwater Fisheries Conference.* Liverpool. K. O'Hara (ed.). p. 230-236.
- Linfield R. (1971). Observations relating to problems of fishery management at Grey Mist Mere. In: *Fifth British Coarse Fish Conference.* Liverpool. J.W. Jones (ed.). p. 78-88.
- Mann R.H.K. (1965). Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England. *J. Fish. Biol* 5 p. 707-736.
- Mann R.H.K. en C.A. Mills (1986). Biological and climatic influence on the dace *Leuciscus*

- leuciscus in a southern chalk stream. Rep. Freshwat. biol. Assoc. 54 p. 123-36.
- Mann R.H.K. (1991). Growth and production. In: Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. I.J. Winfield en J.S. Nelson (eds). Chapman en Hall. London New York Tokyo Melbourne Madras. p. 456-477.
- Marquet P.L. (1960). Vissen van Zuid-Limburg. Waarnemingen in de vrije natuur en in het grottenaquarium Aqua-Fauna. Natuurhistorisch Maandblad 49 1-8.
- Meili M. (1987). Seasonal growth patterns in a population of roach (*Rutilus rutilus*) after spawning. Proc. V Contgr. europ. Ichtyol. Stockholm 1985 p. 163-167.
- Mills C.A. (1991). Reproduction and life history. In: Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. I.J. Winfield en J.S. Nelson (eds.). Chapman en Hall. London New York Tokyo Melbourne Madras. p. 483-504.
- Mooij W.M. en O.F.R. van Tongeren (1990). Growth of 0+ roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature and size in a shallow eutrophic lake: comparison of field and laboratory observations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47 p. 960-967.
- Müller K. (1982). Jungfischwanderungen zur Bottensee. Arch. Hydrobiol. 95 (1/4) p. 271-282.
- Niederholzer R. en R. Hofer (1979). The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach, *Rutilus rutilus* L. and rudd, *Scardinius erythrophthalmus* L. J. Fish Biol. 15 p. 411-416.
- Nikolski G.W. (1957). Spezielle Fischkunde. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. Berlin.
- Northcott D. (1979). The importance of aquatic macrophytes in the provision of crustacean zooplankton food for young roach. In: The First British Freshwater Fisheries Conference. Liverpool. K. O'Hara (ed.). p. 123-134.
- O.V.B. (1988). Cursus Vissoorten, deel 1, Nieuwegein.
- Penczak T. M., Zalewski en M. Molinski (1976). Production of pike, roach and chub in a selected fragment of Pilica river (Barbel region). Pol. Arch. Hydrobiol. 23 (1) p. 139-153.
- Penczak T. M., Zalewski, M. Molinski en M. Gajos (1977). The ecology of roach, *Rutilus rutilus* (L.) in the barbel region of the polluted Pilica river. IV elements of production and food consumption. Ekol. pol. 25 (2) p. 241-255.
- Penczak T., M. Zalewski, E. Suszycka en M. Molinski (1981). Estimation of the density, biomass and growth rate of fish populations in two small lowland rivers. Ekol. pol. 29 (2) p. 233-255.
- Perrow M.R., G. Peirson en C.R. Townsend (1990). The dynamics of a population of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a shallow lake: is there a 2-year cycle in recruitment?. In: Trophic Relationships in Inland Waters. P. Biro en J.F. Talling (eds.). Kluwer Academic Publishers. p. 67-74.
- Persson L. (1983a). Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific

- competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 41 p. 118- 125.
- Persson L. (1991). Interspecific relations. In: *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*. I.J. Winfield en J.S. Nelson (eds). Chapman en Hall. London New York Tokyo Melbourne Madras. p. 530-547.
- Pitcher T.J. (1980). Some ecological consequences of fish school volumes. *Freshwater Biology* 10 p. 539-540.
- Pivnicka K. (1983). Growth capacity of some fish species in different environmental conditions. *Vest. cs. Spolec. zool.* 47 p. 272-287.
- Pivnicka K. (1984). Fecundity and year class strength of roach from the Klicava reservoir (Pisces). *Vest. cs. Spolec. zool.* 48 p. 39-44.
- Raat A.J.P. (1986). Blankvoorn. Rapport werkgroep evaluatie beheersmethoden. Aal, Baars , Karper en Blankvoorn. Biologie, Populatieontwikkeling en Beheer. L.U., L. en V., R.I.V.O., O.V.B.
- Rask M. (1989). A note on the diet of roach *Rutilus rutilus* L., and other cyprinids at Tvärminne, Northern Baltic Sea. *Aqua Fenn.* 19 (1) p. 19-27.
- Rheinberger V., R. Hofer en W. Wieser (1987). Growth and habitat separation in eight cohorts of three species of cyprinids in a supalpine lake. *Environ. Biol. of Fish.* 18 (3) p. 209-217.
- Svärdson G. (1976). Interspecific Population Dominance in Fish Communities of Scandinavian Lakes. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 55 p. 144-171.
- Townsend C.R., I.J. Winfield, G. Peirson en M. Cryer (1986). The response of young roach *Rutilus rutilus* to seasonal changes in abundance of microcrustacean prey: a field demonstration of switching. *Oikos* 46 p. 372-378.
- Vøllestad L.A. en J.H. L'Abée-Lund (1987). Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. *Environ. Biol. of Fish.* 18 (3) p. 219-227.
- Weatherly N.S. (1987). The diet and growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a lowland river. *J. Fish Biol.* 30 p. 237-247.
- Wiegerinck J.A.M. en M.J. Heesen. (1988). Visserijkundige waarnemingen in het Haringvliet en het Hollands Diep in de jaren 1976 t/m 1986. Documentatierapport 31. Directie Visserijen, Den Haag. pp. 42.
- Wieser W., H. Forstner, F. Schiemer en W. Mark (1988). Growth rates and growth efficiencies in larvae and juveniles of *Rutilus rutilus* and other cyprinid species: effects of temperature and food in the laboratory and in the field. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45 p. 943-952.
- Wieser W. (1991). Physiological energetics and ecophysiology. In: *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*. I.J. Winfield en J.S. Nelson (eds). Chapman en Hall. London New York Tokyo Melbourne Madras. p. 426-456

Williams W.P. (1965). The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bleak (*Alburnus alburnus* (L.)), dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.* 34 p. 173-185.

Williams W.P. (1967). The growth and mortality of four species of fish in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.* 36 p. 695-720.

Wilkonska H. en H. Zuromska (1967). Observations of the spawning of pike, *Esox lucius* (L.) and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in the Mazuryn Lake District. Obserwacje nad rozrodem szczupaka (*Esox lucius* L.) i płoci (*Rutilus rutilus* L.) w jeziorach pojezierza mazurskiego. *Rocz. Nauk. roln. T.* 90-H-3 p. 477-501.

Winfield I.J. (1983). An experimental approach to the understanding of prey selection by young cyprinid fishes. In: *The Third British Freshwater Fisheries Conference*. Liverpool. K. O'Hara en C. Dickson-Barr (eds.). p. 236-244.

Winfield I.J. en C.R. Townsend (1988). Factors affecting prey selection by young bream *Abramis brama* and roach *Rutilus rutilus*: insights provided by parallel studies in laboratory and field. *Environ. Biol. Fish.* 21 (4) p. 279-292.

Wyatt R.J. (1988). The cause of extreme year class variation in a population of roach, *Rutilus rutilus* L., from a eutrophic lake in southern England. *J. Fish Biol.* 32 p. 409-421.

BIJLAGE 1 COÖRDINATEN GESCHIKTHEIDSGRAFIEKEN

V1

X	Y
0	0
< 0.1	0.2
0.1-0.5	0.8
> 0.5	1

*aanwezigheid
pari-substraat*

V2

X	Y
10	0
20	1
50	1
150	0

diepte

V3

X	Y
4.5	0
5.5	0.2
8	0.8
11	1
16	1
20	0.8
22	0.2
24	0

*gem.
temperatuur*

V4

X	Y
5.0	0
5.5	0.6
7	1
9	1
10.5	0

pH

V5

X	Y
0	1
3	0.8
5	0.5
6	0

saliniteit

V6

X	Y
0	0
25	1
50	1
85	0

% litoraal <2m

V7

X	Y
0	0.2
25	0.7
35	1
55	1
90	0

*vegetatie-
dichtheid*

V8

X	Y
0	0
0.25	0.5
0.5	1
2	1
5	0.5

zicht diepte

V9

X	Y
0	0.8
1	1
5	1
10	0
5	0.5

*stroomsnelh.
larve*

V10

X	Y
0	1
20	1
100	0.2
120	0

stroomsnelheid adult

V11

X	Y
4.5	0
5.5	1
9	1
10.5	0

pH

V12

X	Y
1	0
5	1

zuurstofgehalte

V13

X	Y
15	0
20	1
25	1
30	0

*max. temp.
larve*

V14

X	Y
10	0
12	0.5
20	1
25	1
30	0

gem. temp adult

V15

X	Y
0	1
5	0.7
12	0

saliniteit adult