

VERANDERINGEN IN HET BEEKDALLANDSCHAP VAN DE PEELREGIO

DEEL I: EEN ECOLOGISCHE ANALYSE VOOR DE DRIEDOORNIGE STEKELBAARS, DE TIENDOORNIGE STEKELBAARS EN HET BERMPJE

W.C.E.P. Verberk, Stichting Bargerveen/Afdeling Dierecologie en -ecofysiologie, Radboud Universiteit Nijmegen, Toernooiveld 1, 6525 ED Nijmegen

B.J.A. Pollux, Afdeling Aquatische Oecologie en Milieubiologie, Radboud Universiteit Nijmegen, Postbus 9044, 6500 KD Nijmegen

P.J.J. van den Munckhof, Ingenieursbureau Oranjewoud BV, Postbus 40, 4800 AA Oosterhout

Gedurende de laatste 100 jaar hebben grootschalige veranderingen plaatsgevonden in het beekdallandschap van de Peelregio. Dit heeft grote gevolgen gehad voor de morfologie, waterkwaliteit, stroomsnelheid en onderlinge verbondenheid van de beken. In dit artikel wordt een beeld geschetst van de effecten van deze veranderingen op de leefomgeving van vissen. Voor de Driedoornige stekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*), de Tiendoornige stekelbaars (*Pungitius pungitius*) en het BERPJE (*Barbatula barbatulus*), wordt vanuit de ecologie een inschatting gemaakt hoe deze veranderingen in de verschillende beekonderdelen hebben uitgekapt.

voor brandstof. Veel van de huidige vennen zijn overblijfselen van vroegere veendelen. Daarna werden de beken bovenstrooms doorgetrokken zodat ook het volgende veendeel ontwaterd en ontgonnen kon worden. Op deze wijze is over afstanden van vele kilometers veen ontgonnen.

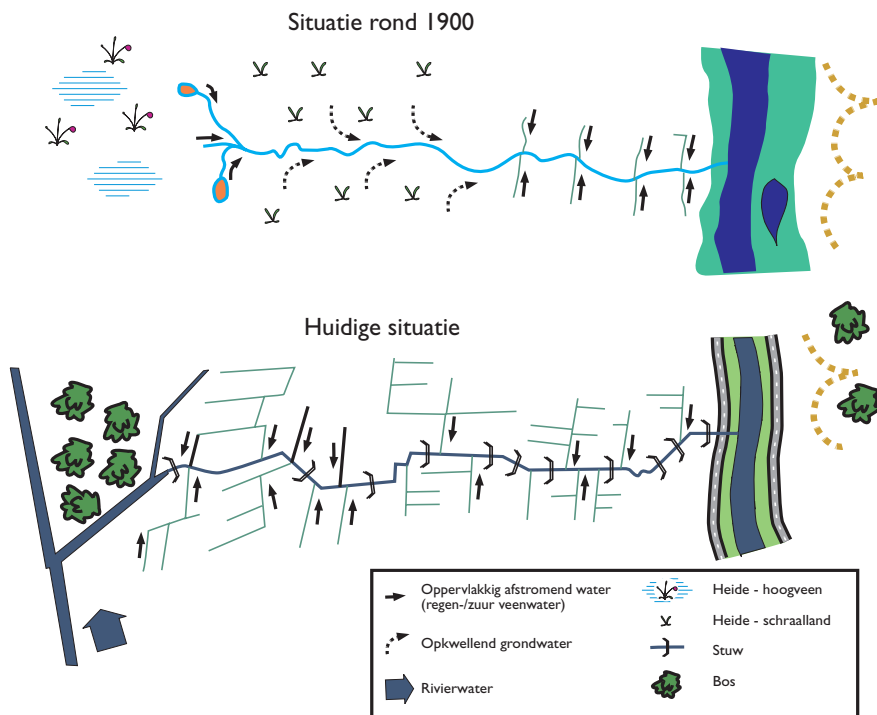
OPZET

De hierboven geschetste effecten hebben ongetwijfeld grote gevolgen gehad voor de visfauna. Om hiervan een beeld te krijgen wordt ingegaan op de veranderingen in de leefomgeving van beekvissen, de ecologie van enkele beekvissen uitgezocht en ingeschat hoe deze soorten reageren op de veranderinge leefomgeving. Voor de verandering in de leefomgeving van beekvissen is onderscheid gemaakt tussen de boven- en benedenloop. In deze studie is gekozen voor de Driedoornige stekelbaars, de Tiendoornige stekelbaars en het BERPJE. Dit zijn soorten met een sterke voorkeur voor beken (DENIE, 1996). Daarnaast hangt de keuze van de drie soorten samen met hun zeldzaamheid, verspreiding en biotoopvoorkeur. De drie soorten zijn algemeen verspreid in de Limburgse beken en meestal in hoge aantallen aanwezig. Daardoor worden de soorten niet snel gemist bij inventarisaties en zal het verspreidingsbeeld ook vrij compleet en betrouwbaar zijn. De Driedoornige stekelbaars komt weinig verspreid voor in de Peelregio, terwijl de Tiendoornige stekelbaars hier juist vaak voorkomt (CROMBAGHS *et al.*, 2000; VERBERK *et al.*, in prep.). Het verspreidingsbeeld van het BERPJE lijkt daarentegen veel op dat van de Driedoornige ste-

INLEIDING

Rond 1900 waren nog grote delen van de Peelregio bedekt met hoogveen en hei. De

huidige beeklopen in deze regio zijn gegraven en dienden ter ontwatering van deze veengebieden. Na ontwatering werden deze gebieden ontveend; de turf werd gewonnen



FIGUUR 1
Schematische voorstelling van een beekdallandschap in historische en recente tijden.



FIGUUR 2
Door normalisatie en verstuwing is de leefomgeving van de beekvissen sterk gewijzigd (foto: Wilco Verberk).

kelbaars. De Tiendoornige stekelbaars heeft een voorkeur voor beektrajecten met stilstaand water en een uitbundige groei van waterplanten. Het BERPJE daarentegen geeft de voorkeur aan stromende wateren met zand en grind op de bodem. De Driedoornige stekelbaars tenslotte kan in beide situaties worden aangetroffen.

De verschillen in verspreiding en biotoopgebruik van de drie soorten hangen waarschijnlijk samen met een verschil in hun biologie. De drie geselecteerde soorten zullen daarom naar verwachting een gedifferentieerd beeld qua biologische eigenschappen laten zien. Getracht wordt om met kennis van deze

eigenschappen in te schatten hoe de soorten reageren op de opgetreden veranderingen in de boven- en benedenloop.

VERANDERINGEN IN DE BEKEN IN DE PEELREGIO

In figuur 1 wordt een schematische voorstelling gegeven van een beekloop van rond 1900 en een beekloop van nu. In de bovenlopen was vroeger veen aanwezig, van waaruit zuur water in de bovenloop kwam. Daarnaast was het water ijzerrijk door de invloed van ijzerrijk grondwater. Dit komt doordat in de Peel-

horst Mioceen afzettingen (met onder andere glauconiet) dicht aan het oppervlak liggen. Deze afzettingen bevatten veel ijzer in de vorm van Fe_2O_3 en FeO (VAN DEN MUNCKHOF, 2000). Verder was de bovenloop waarschijnlijk ondieper in vergelijking met nu en was de stroomsnelheid geringer. In de benedenloop werd het zure, ijzerrijke water verdund door toestromende neerslag en ijzerarm grondwater. In de benedenloop was de aanvoer van water waarschijnlijk vrij constant doordat het omliggende landschap als een spons werkte die langzaam water afgaf aan de beken.

Tegenwoordig is het water in de bovenlopen afkomstig van de Maas (via de Zuid-Willemsvaart-Noordervaart, of Zuid-Willemsvaart-Helenaart-Peelkanaal) en daarom veel minder zuur en ijzerrijk. De invloed van grondwater in de benedenlopen is afgenomen door de sterke ontwatering. In de zestig jaren is een groot aantal sloten gegraven en zijn beken rechtgetrokken en gekanaliseerd (LENDERS, 1996). Hierdoor is ook de sponswerking in het landschap sterk afgenomen. Er is geen constante aanvoer van water meer, maar daarvoor in de plaats wordt de waterstand constant gehouden door regulatie van de aanvoer van Maaswater en regulatie van de afvoer, via verstuwing van de beken (figuur 2). Als gevolg van deze veranderingen in de loop van de vorige eeuw is de leefomgeving van beekvissen in de Peelregio sterk veranderd (tabel 1).

ECOLOGIE VAN DE DRIEDOORNIGE EN DE TIENDOORNIGE STEKELBAARS EN HET BERMPJE

De drie soorten die beschouwd worden vallen alle drie onder de residente soorten (POLLUX & VERBERK, 2002; POLLUX *et al.*, 2004). Dit betekent dat de soorten hun gehele levenscyclus in de beek kunnen voltooien. In tabel II wordt een overzicht gegeven van de ecologische kenmerken van de drie soorten. Hierbij is onderscheid gemaakt

TABEL I

Veranderingen in boven- en benedenloop: +++ = hoog, ++ = matig, + = laag.

		Talrijkheid begeleidende wateren	pH ¹	Ijzergehalte	Diepte	Stroomsnelheid	Constantheid ²	Droogval ³	Variatie in morfologie
Bovenloop	vroeger	++	+	+++	+	+	+	++	++
	nu	+	+++	+	++	+	++	+	+
Benedenloop	vroeger	+++	++	++	++	++	+++	+	+++
	nu	+	+++	+	++/+++	+	++	+	+

¹: de zuurgraad; een lage pH komt overeen met een hoge zuurgraad. ²: bedoeld wordt de constantheid in aanvoer van water. ³: frequentie dat het beekdeel niet watervoerend is.

TABEL II

Soort eigenschappen en -preferenties van de Driedoornige stekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*), Tiendoornige stekelbaars (*Pungitius pungitius*) en het Bermpje (*Barbatula barbatulus*).

	Bermpje (<i>Barbatula barbatulus</i>)	Driedoornige stekelbaars (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	Tiendoornige stekelbaars (<i>Pungitius pungitius</i>)	Referentie
EIGENSCHAPPEN				
Migratie type	lokale migratie, standvis	lokale migratie, standvis	lokale en regionale migratie	QUAK, 1994.
Zwemsnelheid	0,15 (-0,65) m.s ⁻¹	0,5 (-1,5) m.s ⁻¹	tot 1 m.s ⁻¹ ?	QUAK, 1994; STAHLBERG & PECKMAN, 1987.
Jachtwijze	tast	zicht	zicht	SMYLY, 1955; DE NIE, 1996.
Voortplantingstijd	mei-juni	mei-juni	april-juli	POLLUX <i>et al.</i> , 2003; CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000.
Gewichtsandaal ovaria	15-35%	25,6-56,4%	<25%	BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002; COPP & KOVÁČ, 2003.
Kannibalistisch	nee?	ja	ja	BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002; OLOFSSON, 2003.
Maximale leeftijd	5 jaar	3,5 jaar	3,5 jaar	SMYLY, 1955; JONES & HYNES, 1950.
Minimale reproductieve lengte	5 cm	2,8 cm	3,2 cm	SMYLY, 1955; JONES & HYNES, 1950.
Grootte eieren	0,9-1,0 mm	1,1 – 1,9 mm	1,0-1,5 mm	SMYLY, 1955; BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002, Fishbase.
Aantal eieren per seizoen	3.000-10.000	1.500-2.000	1.000-1.500	SMYLY, 1955; MILLS <i>et al.</i> , 1983; MUUS & DAHLSTROM, 1968; CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000; Fishbase, COPP & KOVÁČ, 2003.
Broedzorg	nee	ja	ja	CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000.
Bijsturing	resorptie niet gelegde eieren, meerdere malen paaien per seizoen	eenmaal paaien, geen resorptie	eenmaal paaien, geen resorptie	SMYLY, 1955; MILLS <i>et al.</i> , 1983; PERSAT <i>et al.</i> , 1994.
Hardheid	brede temperatuurtolerantie	smallere temperatuurrange dan de Tiendoornige stekelbaars	brede temperatuurtolerantie	SMYLY, 1955; CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000.
Hardheid	bredere tolerantie voor vervuiling dan zalm, betrekkelijk ongevoelig ivm andere beekvissen	goed bestand tegen watervervuiling, mede door goed ontwikkeld vluchtgedrag	zeer goed bestand tegen watervervuiling	SMYLY, 1955; DE NIE, 1996; BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002; CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000; DANIEL, 1985; MOLLER-PILLOT, 1971.
Hardheid	koper concentraties >0,2 ppm zijn dodelijk	?	?	MACKERETH & SMYLY, 1951.
Hardheid	zuurstofconcentratie tot 6 mg per liter	minder goed bestand tegen lage zuurstofconcentraties dan de tiendoornige stekelbaars	goed bestand tegen lage zuurstofconcentraties	CROMBAGHS <i>et al.</i> , 2000; BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002; DORRESTIJN & HUIZING, 1995.
Biotische tolerantie	grote reproductie, nachtactief	stekels weren predatie door snoek en baars af	weinig ontwikkeld	HOGLAND <i>et al.</i> , 1956.
Temp. tolerantie	0,5 graden (min) - 30 graden (max)	?	goed bestand tegen extreme temperaturen	ELLIOT <i>et al.</i> , 1994; BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002.
PREFERENTIES				
Voedsel gilde	zoöbenthivoor	zoöbenthivoor/ zoöplanktivoor	zoöbenthivoor/ zoö planktivoor	AAARTS & NIENHUIS, 2003.
Stromings gilde	rheophiel A2	eurytoop	limnofiel	AAARTS & NIENHUIS, 2003.
Groep m.b.t. gebruik beek	resident	resident	resident	POLLUX & VERBERK, 2002.
Activiteit	nachtactief	dagactief	dagactief	SMYLY, 1955; FRANKIEWICZ, 1994.
Substraat	steenachtig met grind of tussen grove stenen	eurytoop	tussen vegetatie	SMYLY, 1955; BUSKENS & NIJHOF, 1990.
Biotooptype	benthos, bovenstroom, middenstroom, hoofdstroom, diepe kom naast hoofdstroom	nekton, bovenstroom, middenstroom, benedenstroom, plassen, meren, kanalen, polders, diepe kom naast hoofdstroom, zijstroom, nevengeul, zijarm, permanent in open verbinding met hoofdstroom	nekton, bovenstroom, middenstroom, benedenstroom, plassen, meren, kanalen, polders, diepe kom naast hoofdstroom, zijstroom, nevengeul, zijarm, permanent in open verbinding met hoofdstroom	QUAK, 1994.
Type	stromend water	brede range	stagnant water	QUAK, 1994.
Reproductie gilde	psammofiel	ariadnofiel	ariadnofiel	AAARTS & NIENHUIS, 2003.
Paaisubstraat	eiafzet vindt plaats op zand of grind	nestbouw in kuiltje op bodem	nestbouw tussen vegetatie, zelden op de bodem	BUSKENS & NIJHOF, 1990, GERSTMEIJER & ROMIG, 2000.

in soortpreferenties en soorteigenschappen. Met soorteigenschappen worden kenmerken bedoeld als mobiliteit, grootte, levensduur, aantal eieren, tolerantie ten aanzien van stressoren, etcetera. Deze kenmerken stellen soorten in staat om in een bepaalde leefomgeving hun levenscyclus te voltooien. De soortpreferenties behandelen de voorkeur van soorten ten aanzien van hun omgeving (ten aanzien van stroomsnelheid, substraat, en dergelijke) en zijn de resultante van de wisselwerking tussen soorteigenschappen en de condities van de leefomgeving.

VOEDSEL EN SUBSTRAAT

De beide stekelbaarzen zijn dagactieve oogjagers, terwijl het Bermpje 's nachts op pad gaat (SMYLY, 1955; FRANKIEWICZ, 1994). Dit is ook terug te zien in de morfologie. De beide stekelbaarzen hebben grote ogen en een grote vooruitstaande bek, terwijl het Bermpje slechts kleine ogen heeft en baarddraden om de prooi op de tast te vinden. Omdat een dagactieve levenswijze ook een groter risico op predatie met zich meebrengt, zijn de stekelbaarzen uitgerust met stekels die preda-

toren ontmoedigen. Vooral de stekels van de Driedoornige stekelbaars spelen een rol bij predatie door Baars (*Perca fluviatilis*) en Snoek (*Esox lucius*) (HOGLAND *et al.*, 1956). De Tiendoornige stekelbaars verstopt zich in dichte vegetatie waar ze het meeste gevaar hebben te duchten van amfibieën en ongewervelde predatoren (larven van waterroofkevers en libellen). Mogelijk worden potentiële predatoren als amfibieën afgeschrokken door de kleine maar talrijke stekels. Het Bermpje ontwijkt predatoren door overdag te schuilen onder stenen of tussen vegetatie.

De keuze van de drie soorten voor de verschillende substraattypen in een beek wordt schematisch weergegeven in figuur 3.

MIGRATIE

Van de drie soorten is het BERPMPJE waarschijnlijk de slechtste zwemmer (SMYLY, 1955). Deze soort heeft geen zwemblaas en zinkt naar de bodem als hij stopt met zwemmen. STAHLBERG & PECKMANN (1987) vonden dat het BERPMPJE weliswaar snel kon zwemmen (tot 0,65 meter per seconde), maar dat de soort slechts korte tijd geneigd is tot zwemmen. Het BERPMPJE is plaatsgetrouw, niet territoriaal en vertoont geen voortplantings- of voedselmigratie (BUSKENS & NIJHOF, 1990). Indien nodig (bij droogte of verontreiniging) kan het BERPMPJE zich waarschijnlijk goed verplaatsen en zijn verplaatsingen van BERPMPJES over honderden meters en waarschijnlijk zelfs over enige kilometers een normaal verschijnsel (MOLLER-PILLOT, 1971). Van de beide stekelbaarsen is bekend ze migratie vertonen. Anadrome populaties van de Driedoornige stekelbaars kennen spectaculaire migraties. Van de zoetwaterpopulaties, waartoe alle Limburgse populaties behoren (DRIESSEN, 2000), is bekend dat ze in diepe wateren overwinteren om in het voorjaar naar ondiepe wateren te migreren voor de voortplanting (WOOTTON, 1976). Ook van de Tiendoornige stekelbaars is migratie naar ondiepere wateren bekend tijdens de voortplantingsperiode (BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002), maar waarschijnlijk legt de Driedoornige stekelbaars de grootste afstanden af. De bouw van de Tiendoornige stekelbaars is, in vergelijking met de Driedoornige stekelbaars, meer gestroomlijnd. COPP & KOVÁČ (2003) vermoeden dat de Tiendoornige stekelbaars beter in staat is om via snelle sprints predatoren te ontvluchten. Bovendien zou het langwerpige en minder be-

pantserde lichaam van de Tiendoornige stekelbaars flexibeler zijn, waardoor deze zich beter door de dichte vegetatie kan bewegen.

VOORTPLANTING EN BIOTOOP

De stekelbaarzen kennen broedzorg, terwijl het BERPMPJE de eieren aan hun lot overlaat. Voor de stekelbaarzen loont het daarom om meer energie in elk eitje te steken (grotere eieren ten opzichte van het BERPMPJE). Het BERPMPJE zet de kleverige eieren af op zandbodems waarbij ze worden ingekapseld door zandkorreltjes. Hierdoor worden de eieren beschermd en verzwaard (HERMANS, 2000). Door deze binding aan open zand is het BERPMPJE ingedeeld in de groep van stroominnende vissen (rheofiel). Het BERPMPJE kent meerdere reproductiecycli per seizoen (MILLS *et al.*, 1983; PERSAT *et al.*, 1994). Bovendien kunnen niet gelegde eieren weer worden afgebroken en als voedingsbron dienen om zo de overlevingskansen van het adulte dier te vergroten (resorptie). De Driedoornige stekelbaars is eurytoop en bouwt zijn nestjes op de grond tussen vegetatie. De Tiendoornige stekelbaars is limnofiel (stilstaand water preferend) en bouwt zijn nestjes hoger op in de vegetatie en maar zelden op de grond. Deze biotoopsegregatie kan een aanpassing zijn om concurrentie te voorkomen. COPP & KOVÁČ (2003) vonden een subtiel verschil tussen de beide stekelbaarzen. In vergelijking met de Driedoornige stekelbaars heeft de Tiendoornige stekelbaars door zijn smalle, gestroomlijnde vorm minder lichaamsruimte voor gonaden en heeft daardoor een kleinere legselgrootte. Om dit te compenseren heeft de Tiendoornige stekelbaars een iets langer broedseizoen, een groter aantal legsels per reproductiecyclus en kleinere eieren. In hun studie werd een lagere jaarlijkse investering in reproductie gevonden voor de Tiendoornige stekelbaars.




LEVENSDUUR

De levensduur van de stekelbaarzen is korter dan vijf jaar. Van de Driedoornige stekelbaars is bekend dat deze soort drie tot vier jaar oud kan worden, maar in veel gevallen treedt grote sterfte op na de voortplanting die al na één groeiseizoen kan aanvangen. Voor de Everlose beek is vastgesteld dat het overgrote deel van de populatie binnen één jaar geslachtsrijp is en vervolgens na het paaien sterft (POLLUX *et al.*, 2004). Levensduur is een eigenschap die ook sterk wordt bepaald door de omgeving en samenhangt met groeisnelheid, temperatuur en voedselbeschikbaarheid (CLARKE, 2003). Zo vonden MILLS & ELORANTA (1985) grote verschillen in levensduur bij het BERPMPJE tussen een kalkrijke beek in Zuid-Engeland en een oligotroof meer in Centraal-Finland. In het kalkrijke beekje waren de BERPMPJES kleiner, eerder volwassen en bereikten een maximale leeftijd van drie jaar (hier worden de beschikbare energie en bouwstoffen ingezet in groei en reproductie). In het oligotrofe meer waren de BERPMPJES groter, later volwassen en bereikten een maximale leeftijd van zes jaar (hier worden de beschikbare energie en bouwstoffen ingezet in groei en overleving en pas in latere instantie in reproductie). De Limburgse situatie zit hier tussenin en de BERPMPJES bereiken hier een maximale leeftijd van vier tot vijf jaar (Hermans, 2000).

TOLERANTIE

Van de drie soorten die hier beschouwd worden is de Tiendoornige stekelbaars de meest tolerante soort. Deze soort is goed bestand tegen lage temperaturen, lage zuurstofconcentraties, lage pH en hoge ijzergehaltes (BĂNĂRESCU & PAEPKE, 2002). MOLLER-PILLOT (1971) stelde vast dat de Tiendoornige stekelbaars een tijd lang in leven konden blijven in zuurstofloos water, waarbij ze voortdurend aan het wateroppervlak zwommen. Daarbij zijn door de derde auteur Tiendoornige stekelbaarzen aangetroffen in een uitgedroogd kavelslootje bij Horst die in een groot, ingegraven blik met een beetje water wachtten op betere tijden. Dit toont aan dat deze soort extremen goed kan verdragen en ook gedeeltelijke droogval waarschijnlijk kan



Berpmpje (<i>Barbatula barbatulus</i>)	
Driedoornige stekelbaars (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	
Tiendornige stekelbaars (<i>Pungitius pungitius</i>)	

FIGUUR 3

Schematische weergave van het substraat van de drie vissoorten in een beek.

doorstaan. De Driedoornige stekelbaars is minder goed bestand tegen bedekking met ijs en zuurstofgebrek in vergelijking met de Tiendoornige stekelbaars (DANIEL, 1985). Driedoornige stekelbaarzen hebben een goed ontwikkeld vluchtgedrag, waardoor ze verslechterende omstandigheden kunnen ontwijken (MAITLAND & CAMPBELL, 1992). Door zijn biotoopvoorkeur wordt het Bermpje met name aangetroffen in helder, zuurstofrijk water (BUSKENS & NIJHOF, 1990). Toch blijkt het Bermpje vrij ongevoelig voor watervervuiling (BRUNKEN, 1989). Ook MOLLER-PILLOT (1971) concludeert dat een bodem met veel organisch slib tenminste voor volwassen exemplaren niet bezwaarlijk is. Dit hangt mogelijk samen met hun relatief grote kieuwoppervlak, waardoor Bermpjes lage zuurstofgehalten kunnen overleven (ROBOTHAM, 1978). Daarnaast kunnen Bermpjes lucht happen waardoor zuurstof via de darm in het bloed wordt opgenomen (ROBOTHAM, 1978). Hierdoor kunnen Bermpjes tijdelijk lage zuurstofconcentraties tolereren en is een vluchtgedrag niet zo snel nodig.

STRATEGIEËN

Kenmerken van soorten staan niet los van elkaar. Combinaties van kenmerken vormen strategieën die soorten in staat stellen om in een bepaalde leefomgeving hun levenscyclus te voltooien. Hieronder wordt per soort de ecologische informatie gecombineerd tot een strategie.

De strategie van de Driedoornige stekelbaars (figuur 4) is gericht op het koloniseren van nieuwe leefgebieden. Het is een mobiele soort met een sterk migratiegedrag die meer investeert in reproductie dan de Tiendoornige stekelbaars. Waarschijnlijk stellen de stekels de Driedoornige stekelbaars in staat om een breed bereik aan biotopen te bezetten (van weinig structuur tot veel structuur), omdat ze minder afhankelijk zijn van beschutting. Daarnaast heeft de Driedoornige stekelbaars een grote plasticiteit in kenmerken als hoeveelheid eieren, grootte van eieren en minimale lichaamslengte voor reproductie (BAKER & FOSTER, 2002), waardoor de soort in staat is om snel zijn strategie in een nieuwe leefomgeving te optimaliseren. De strategie van de Tiendoornige stekelbaars (figuur 5) is gericht op handhaving. Door zijn grote tolerantie is de soort in staat om een breed bereik aan biotopen te bezetten voor wat betreft de abiotische condities. Weinig andere vissoorten zijn in staat om onder deze extre-

FIGUUR 4
De Driedoornige stekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*) is een mobiele soort die snel nieuwe locaties kan koloniseren (foto: Wilco Verberk).



me condities te leven en hier ondervindt de Tiendoornige stekelbaars minder predatie of concurrentie van andere vissen. Waar de Driedoornige stekelbaars niet beperkt wordt door abiotische stressoren is deze waarschijnlijk een sterkere concurrent (LACHANCE *et al.*, 1987). Ook de strategie van het Bermpje is gericht op handhaving. In tegenstelling tot de Tiendoornige stekelbaars is de leefomgeving van het Bermpje minder extreem. Het Bermpje heeft daarom meer te duchten van concurrentie en predatie door andere vissen. Voor een deel lost het Bermpje dit op door zijn nachtactieve levenswijze. Toch zal er nog veel sterfte optreden. Om deze sterfte te compenseren beschikt het Bermpje over een hoge reproductie. Doordat het Bermpje meerdere malen per jaar kan paaien en eieren weer kan resorberen kan het Bermpje zijn beschikbare energie efficiënt en flexibel inzetten en is daarmee beter in staat om zich te handhaven.

Samenvattend: de Driedoornige stekelbaars heeft een kolonisatiestrategie waarmee snel nieuw leefgebied kan worden gekoloniseerd waarna de soort zich al dan niet kan handhaven. De Tiendoornige stekelbaars is een abiotische stress-tolerator die extreme mi-

lieus kan bezetten om zo concurrentie en predatie te ontlopen. Het Bermpje is een biotische stress-tolerator die zich ondanks grote concurrentie en predatiedruk via een nachtactieve levenswijze en een flexibele voortplantingsstrategie weet te handhaven.

EFFECTEN OP DE VISFAUNA

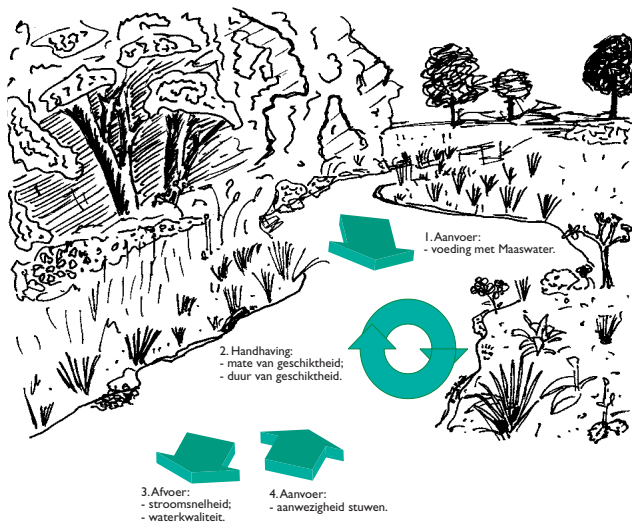
Het voorkomen van een soort in boven- en benedenloop is van verschillende factoren afhankelijk, die elk door verschillende veranderingen zijn beïnvloed (figuur 6):

- de aanvoer van exemplaren, zowel vanuit bovenstroomse delen met de stroom mee (factor 1), als stroomopwaarts vanuit benedenstroomse delen (factor 4);
- de handhaving van soorten (factor 2);
- de afvoer van exemplaren (factor 3).

Het relatieve belang van elk van deze factoren verschilt per soort en per beektraject. Aan- en afvoer van individuen hangt af van de mobiliteit van de soort en zijn migratiegedrag. De handhaving van de soort is afhankelijk van de levensduur, reproductie en tolerantie. Met deze informatie over de ecologie en informatie over de veranderingen is ge-

FIGUUR 5
De Tiendoornige stekelbaars (*Pungitius pungitius*) kan concurrentie vermijden door zijn grote tolerantie voor extreme condities (foto: Wilco Verberk).





FIGUUR 6
Overzicht van de verschillende factoren die in een beektraject de aanwezigheid van een soort bepalen. Voor elke factor is aangegeven waardoor deze wordt beïnvloed. Zie tekst voor nadere toelichting.

tracht om het relatieve belang van elk van bovenstaande factoren in te schatten voor de drie soorten in de boven- en benedenloop (tabel III). Hiermee kunnen veranderingen in het voorkomen van soorten worden ingeschat. Het is goed om te beseffen dat dit telkens een inschatting betreft op basis van bovenstaande informatie.

TIENDOORNIGE STEKELBAARS

De Tiendoornige stekelbaars bezette in historische tijden waarschijnlijk met name de bovenloop alsmede de begeleidende, stilstaande wateren waar de zuurgraad en het ijzergehalte waarschijnlijk hoger waren, waardoor de soort zich hier goed kon handhaven (weinig concurrentie en predatie). Waarschijnlijk kwamen in de begeleidende wateren grote populaties voor die een belangrijke functie als bronpopulatie hadden. De beekloop (benedenloop) fungeerde waarschijnlijk als verbingszone tussen ge-

schikte leefgebieden. In de huidige situatie zijn de begeleidende wateren verdwenen of van de beek afgekoppeld. Daarmee is de laterale aanvoer van individuen gedaald. Daar staat tegenover dat in de bovenstromen door Maaswatervoeding een nieuwe mogelijkheid is ontstaan om de beek te bereiken. De handhaving in de benedenloop zal zijn toegenomen door een grotere biotoopgeschiktheid (meer traagstromende stukken met vegetatie) en doordat concurrentie en predatie in de huidige situatie lager is door een afname van beekoptrekkende soorten als bijvoorbeeld Winde (*Leuciscus idus*) en Kopvoorn (*Leuciscus cephalus*). De sterk verminderde aanvoer vanuit de begeleidende wateren heeft waarschijnlijk een doorslaggevend effect gehad, waardoor de Tiendoornige stekelbaars minder algemeen is in de bovenlopen.

DRIEDOORNIGE STEKELBAARS

De Driedoornige stekelbaars bezette in his-

torische tijden waarschijnlijk met name de benedenlopen. Dit kwam door de hoge aanvoer van individuen vanuit de rivier en begeleidende wateren en doordat het beektraject benedenstrooms een grote variatie in morfologie kende. Door de variatie in morfologie zijn daar refugia aanwezig, zodat de soort zich beter kan handhaven. Door de hoge mobiliteit van de soort (kolonisatiestrategie) zal het belang van factoren als aanvoer en afvoer voor de Driedoornige stekelbaars groter zijn dan voor de twee overige soorten. Stroomopwaartse aanvoer en aanvoer vanuit begeleidende wateren zijn sterk afgenomen door verstuwing en afkoppeling van begeleidende wateren. Het belang van stroomopwaartse aanvoer vanuit de Maas is ook afgenomen, maar voor enkele beken bestaat nog een vrije optrekbaarheid naar de benedenloop. In de Zandmaas komen in de huidige situatie incidenteel Driedoornige stekelbaars en Bempje voor, maar geen Tiendoornige stekelbaars (CROMBAGHS *et al.*, 2000). De Driedoornige stekelbaars kan door zijn kolonisatiestrategie het meest profiteren van de nieuwe (stroomafwaartse) aanvoermogelijkheid door voeding met Maaswater in de bovenlopen. Daarnaast ontvlucht de soort een verslechterende waterkwaliteit door zich stroomafwaarts of naar begeleidende wateren te verplaatsen. Onder de oorspronkelijke omstandigheden is dit een goede strategie, omdat er veel refugia in de vorm van aangetakte begeleidende wateren aanwezig waren en omdat de stekelbaarsen zich daarna weer stroomopwaarts konden verplaatsen. In de huidige situatie kan de stroomafwaartse verplaatsing door de verstuwing niet worden gecompenseerd door stroomopwaartse verplaatsing. Dit kan ertoe leiden

TABEL III

Overzicht van het relatieve belang van de verschillende factoren voor de drie soorten tijdens de historische en recente situatie in zowel de boven- als benedenloop. Het aantal plusjes geeft aan of de factor op zeer veel (+++), veel (++) , weinig (+) of geen (0) individuen betrekking heeft.

		Bempje (<i>Barbatula barbatulus</i>)		Driedoornige stekelbaars (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)		Tiendoornige stekelbaars (<i>Pungitius pungitius</i>)	
		historisch	huidig	historisch	huidig	historisch	huidig
Bovenstrooms	aanvoer (bovenstrooms)	0	0	0	++?	0	++?
	handhaving	+	++	0	+	++	++
	afvoer	0	+	++	+++	+	+
	aanvoer (benedenstrooms en begeleidende wateren)	+	0	++	+	+++	+
Benedenstrooms	aanvoer (bovenstrooms)	0	+	+	++	+	+
	handhaving	+++	++	++	+	+	++
	afvoer	+	+	++	+++	+	+
	aanvoer (rivier en begeleidende wateren)	0	0	+++	+	++	0
Inschatting populatie grootte	bovenstrooms	0	+	+	++	+++	++
	benedenstrooms	+++	++	+++	++	+	+
	begeleidende wateren	0	0	++	+	+++	+
	rivier	+	+	+++	+	0	0

dat een éénmalige puntvervuiling als een wolk door de beek trekt en alle Driedoornige stekelbaarzen ervoor opjaagt, waardoor de soort uit grote delen van de beek verdwijnt. In de bovenlopen kan de Driedoornige stekelbaars zich beter handhaven doordat de extreme milieuoedities zijn afgezwakt, maar in de benedenlopen is de handhaving slechter door de lagere variatie in morfologie.

BERMPJE

Het BERPJE kwam in de historische situatie waarschijnlijk met name voor in de benedenloop. Hoewel de soort ook vaak wordt genoemd als soort van bovenlopen (BOSMAN & AARTS, 2000; VERDONSCHOT, 1996), zullen de zure bovenlopen in de Peelregio slechts een marginale leefomgeving hebben geboden. Benedenstrooms kon de soort zich echter goed handhaven. In de huidige situatie kan de soort ook in de bovenlopen voorkomen doordat de extreme milieuoedities zijn afgezwakt. Toch zal voortplanting vrij beperkt zijn doordat een open zandbodem daar veelal ontbreekt. In de benedenloop zijn beekdelen met een open zandbodem ook beperkter geworden. Veranderingen in de migratiemogelijkheden door verstuwung en aanvoer met Maaswater zullen weinig invloed hebben op het BERPJE, omdat deze van oorsprong al weinig migratie vertoont.

VERANDERINGEN

Wat betreft de voorspelde veranderingen (tabel III) zijn een aantal zaken evident. Ten eerste valt op dat de abundantie van de beide stekelbaarzen sterk is afgenomen. Voor de Tiendoornige stekelbaars komt dit met name door de begeleidende wateren, voor de Driedoorn door de verslechtering van de benedenloop. Het BERPJE blijft nagenoeg gelijk, maar was vroeger waarschijnlijk ook talrijker, doordat het geprefereerde biotoop (zandige bodems) over grotere lengtes (in de benedenloop) aanwezig was.

Ten tweede valt op dat de verschillen qua vertegenwoordiging van de drie soorten tussen bovenloop en benedenloop kleiner zijn geworden. Dit is op zich niet verwonderlijk wanneer wordt bedacht dat ook de leefomstandigheden sterk genivelleerd zijn (tabel I), zowel qua structuur door normalisatie (overal volgens dezelfde norm) als qua waterkwaliteit en –kwantiteit door inlaat van Maas-

water. Hierdoor zijn de extreme leefcondities van de bovenlopen afgezwakt en is de benedenloop uniformer geworden.

Ten derde is het interessant om na te gaan of de veranderlijkheid is gewijzigd (dat wil zeggen de afwisseling en duur van periodes waarin een beekdeel bezet of onbezet is door een soort). Hierbij zijn drie toestanden te beschrijven aan de hand van de factoren aanvoer, afvoer en handhaving:

1. continue aanwezigheid van een soort:
 - hoge aanvoer, hoge handhaving, lage afvoer;
2. continue afwezigheid van een soort:
 - lage aanvoer, lage handhaving, hoge afvoer;
3. variabele presentie van een soort:
 - condities die niet onder toestand 1 en 2 vallen.

Afhankelijk van de soort zullen andere factoren doorslaggevend zijn. Zo is de strategie van de Driedoornige stekelbaars gericht op verplaatsing, waardoor de bijdrage van de factoren aanvoer en afvoer doorslaggevend is. Voor de Tiendoornige stekelbaars en het BERPJE is handhaving de meest belangrijke factor, met daarnaast voor de Tiendoornige stekelbaars aanvoer en voor het BERPJE afvoer als tweede belangrijke factor. Per soort is op basis van deze gedachtegang een driehoek geconstrueerd (figuur 7) waarin de eerste twee toestanden staan aangegeven (groen: continue aanwezigheid; rood: continue afwezigheid) en waarbij de overige vlakken naar de derde toestand (geel) neigen. Dit kan geen exacte weergave bieden van de informatie in tabel III, omdat drie dimensies worden weergegeven in een tweedimensionaal vlak en voor elke soort weer andere factoren doorslaggevend zijn. Desalniettemin geeft het een totaalbeeld van toename en afname van de variabiliteit in boven- en benedenloop voor de drie soorten.

De Driedoornige stekelbaars kwam eerst nauwelijks in de bovenlopen voor, maar door een verbeterde aanvoer en handhaving bereikt de soort in de bovenlopen een variabele presentie. In de benedenlopen verslechtert de situatie van een continue aanwezigheid naar een variabele presentie, met name door de verslechterde aanvoer en verhoogde afvoer. Voor de Tiendoornige stekelbaars verandert in de bovenlopen ogenschijnlijk niet veel. Zoals reeds besproken blijft de handhaving vermoedelijk op peil, maar met name door de verminderde aanvoer vanuit begeleidende wateren bewegen de populaties van de bovenlopen zich ook hier in de richting van

variabele presentie. Daar komt bij dat deze populaties ook historisch waarschijnlijk niet stabiel waren en van de begeleidende wateren afhankelijk waren voor rekolonisatie. In de benedenlopen neemt de handhaving weliswaar toe, maar de aanvoer neemt drastisch af, waardoor de soort toch dicht bij de variabele presentie komt. Het BERPJE kwam historisch nauwelijks in de zure bovenlopen voor, maar kan in recente situatie daar variabel present zijn door een toename van de handhaving. Benedenstrooms neemt deze handhaving juist af, waardoor de soort richting variabele presentie gaat.

Voor de beek als geheel wordt duidelijk dat de meeste populaties van deze residente vissoorten kleiner worden en dat de aanwezigheid van soorten wisselvalliger wordt. Wanneer onderscheid wordt gemaakt in boven- en benedenloop, valt er een nivellering te zien waarbij de boven- en benedenloop meer op elkaar gaan lijken, zowel qua soortensamenstelling als qua variabiliteit.

DISCUSSIE

Bij het zoeken naar verklaringen voor gevonden verschillen in bijvoorbeeld het verspreidingsbeeld van vissen wordt veelal de voorkeur gegeven aan eenduidige oorzaken, zoals de mate van verstuwung, de afwezigheid van stromend water, de waterkwaliteit of substraattype. De wereld is echter complexer: vissoorten verschillen van elkaar in het schaalniveau waarop ze gebruik maken (van residente soorten die hun hele levenscyclus in dezelfde beek kunnen voltooien tot soorten als de Paling (*Anguilla anguilla*) die de halve aardbol overzwemt). Daarnaast kunnen vissoorten op verschillende manieren gebruik maken van hun omgeving (wat voor de ene soort een geschikt voortplantingsbiotoop is, is voor de ander slechts geschikt als foerageerbiotoop). Bovendien spelen tijdsaspecten (duur en periode van geschiktheid) een grote rol bij het succesvol voltooien van de levenscyclus en voor de handhaving. Voor het voorkomen van een soort is het dus noodzakelijk dat al deze zaken in overweging worden genomen en (met behulp van informatie over de ecologie) op waarde worden geschat.

Gedurende de evolutie hebben soorten een levenswijze (strategie) ontwikkeld waardoor ze in een gegeven leefomgeving alle benodigde biotooponderdelen kunnen vinden in de juiste tijd (binnen hun levensduur) en ruim-

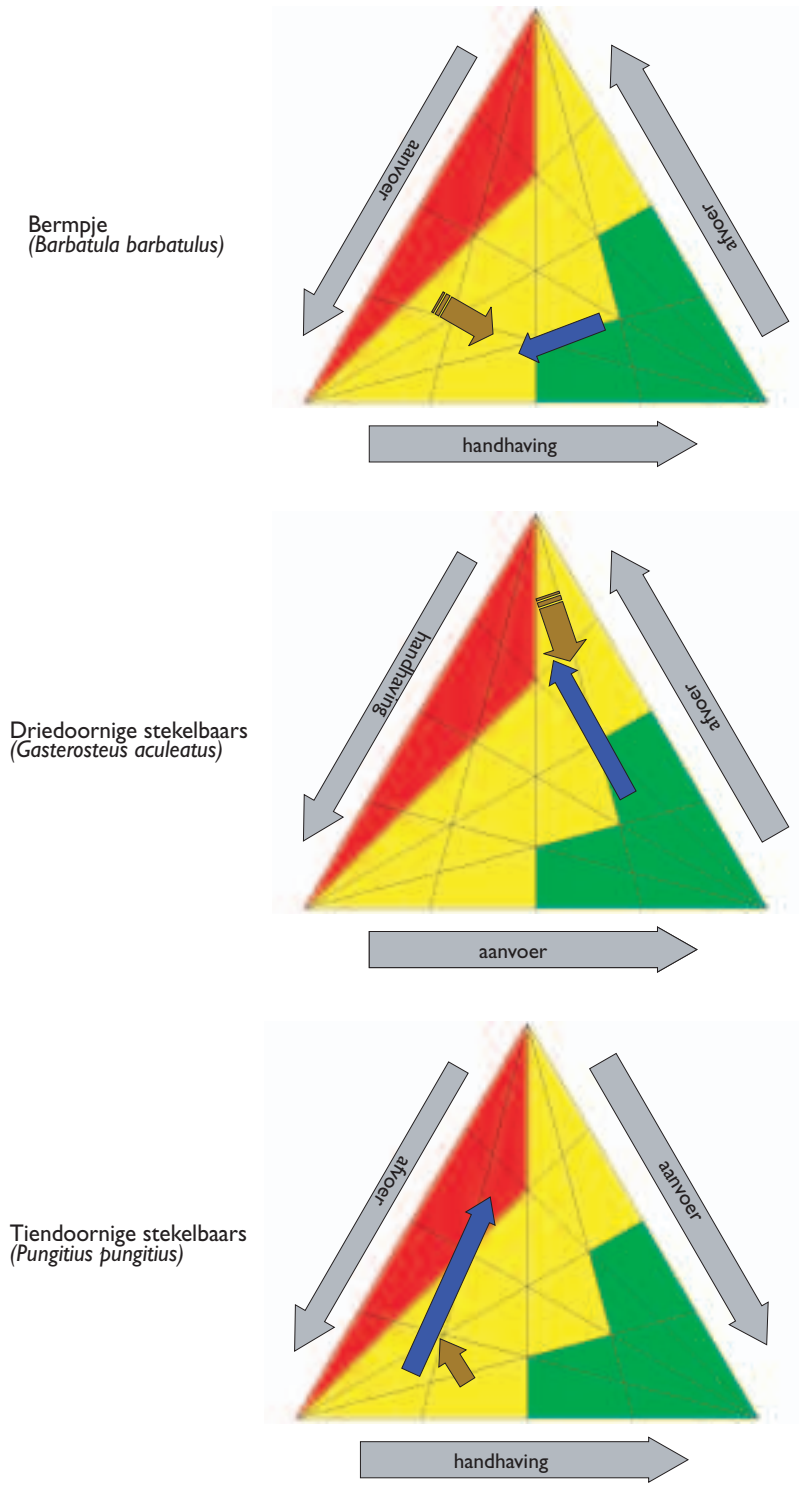
teschaal (binnen hun actieradius). Voor het voorkomen van een soort is het dus nodig dat de strategie 'matcht' met de kenmerken van de leefomgeving (VERBERK & ESSELINK, 2003). Wanneer er iets in de omgeving verandert waarvoor de soort niet met zijn strategie kan compenseren ontstaat een bottleneck en zal de soort (lokaal) verdwijnen. De uitdaging ligt in het achterhalen van de gevolgde strategie, omdat daarmee bottlenecks duidelijk kunnen worden.

In dit artikel hebben we als voorbeeld voor drie residente soorten de ecologie op een rij gezet en daaruit drie verschillende strategieën afgeleid. Door dit voor meerdere soorten tegelijk te doen is het eenvoudiger om te zien waar de sterke en zwakke punten van iedere soort liggen. Hieruit volgt dat de drie soorten sterk verschillen in de door hun gevolgde strategie, waardoor ze ook anders zullen reageren op de veranderingen in hun leefomgeving. Op basis hiervan wordt ingeschat dat het verschil tussen boven- en benedenlopen sterk zal zijn afgenomen. De Tiendoornige stekelbaars heeft niet meer het alleenrecht in de bovenlopen en de Driedoornige stekelbaars en het BERPPIE zijn minder alomvertegenwoordigd in de benedenloop. Populaties van alle soorten zullen sterker fluctueren, maar nog het meest die van de Driedoornige stekelbaars. Door een vergelijking te maken tussen historische data en recente data zijn deze twee voorspellingen te toetsen.

GEVOLGEN VOOR VISFAUNA EN WATERMACROFAUNA

Duidelijk wordt ook dat er een enorme nivellering heeft plaatsgevonden in de Peelregio. Behalve voor de drie residente vissoorten die hier zijn beschouwd heeft dit ongetwijfeld ook grote invloed gehad op andere vissoorten en waterorganismen in het algemeen. Voor vissen is een volstrekt andere situatie ontstaan voor wat betreft verbindingen van functionele habitatonderdelen (paai-gebieden voor soorten als Winde en Kopvoorn zijn nu te bereiken door stroomafwaarts te zwemmen). Voor waterorganismen in het algemeen (inclusief vissen) zijn bepaalde biotopen sterk in oppervlakte (bijvoorbeeld stilstaand (zwak) zuur water, met een goed ontwikkelde vegetatie) of in kwaliteit (bijvoorbeeld beektrajecten met een hoge habitatdiversiteit) achteruitgegaan. In de bovenloop leidt het afzwakken van de extreme condities (zuur, ijzerrijk) waarschijn-

lijk tot een toename van het aantal soorten vissen en het aantal soorten aquatische ongewervelden. Dit zullen voor een groot deel echter dezelfde soorten zijn als in de benedenloop, terwijl soorten die speciaal zijn aangepast aan de extreme condities hun concurrentievoordeel verliezen en verdwijnen. Over het gehele stroomgebied van de beek leidt dit tot een afname van soorten. Een diversiteittoename op kleiner schaalniveau kan dus leiden tot



FIGUUR 7
Schematische weergave van de veranderingen in populatieveranderlijkheid. Groen: continue aanwezigheid van populaties. Geel: Wisselende aanwezigheid van populaties. Rood: continue afwezigheid van populaties. De bruine en blauwe pijlen geven het verschil in populatieveranderlijkheid aan tussen de historische (startpunt) en de huidige situatie (eindpunt) voor de bovenloop (bruine pijl) en benedenloop (blauwe pijl). Grize pijlen: toenemend belang van factor. Dikte van de grize pijlen correspondeert met het belang van de desbetreffende factor voor de desbetreffende soort. De positie van de soort is in eerste instantie gebaseerd op de twee belangrijkste factoren, en in laatste instantie op de derde factor.

een diversiteitafname op groter schaalniveau (SAX & GAINES, 2003). De zuurgraad is een belangrijke factor die direct of indirect grote effecten heeft op de aquatische ongewervelden (VERBERK *et al.*, 2001).

In de benedenloop leidt de afname van habitatdiversiteit tot een achteruitgang in het soortenaantal. Deze afname kan versterkt worden wanneer soorten afhankelijk zijn van combinaties van biotopen (en dus al verdwijnen als een willekeurig biotoop verdwijnt) of wanneer hierdoor de handhaving van soorten afneemt (VERBERK *et al.*, 2002). Afname van de handhaving van soorten zal leiden tot een grotere variabiliteit van vispopulaties. Dit komt overeen met de bevindingen van DORENBOSCH *et al.* (2000). Zij vonden in de Oostrumse beek dat voor meanderende beekdelen (met een grotere habitatdiversiteit) met minder bemonsteringen een volledig visbeeld wordt verkregen dan in de genormaliseerde beekdelen (met een lagere habitatdiversiteit), waarschijnlijk omdat soorten hier geen stabiele populaties kunnen handhaven.

TOEKOMST ECOLOGISCH BEEKHERSTEL

In de toekomst zullen grote veranderingen plaatsvinden in de Limburgse beken. HOOGVELD EN GUBBELS (2003) geven een overzicht van het beleid in Noord- en Midden-Limburg ten aanzien van ecologisch beekherstel. Het beleid is erop gericht om het opheffen van migratiekelpunten te combineren met herinrichting van beektrajecten. Bij herinrichting zal, afhankelijk van het omliggende grondgebruik, gekozen worden voor een halfnatuurlijk profiel (een ondiepe winterbedding met een diepere hoofdstroom) of vrije meandering. Hoe zullen deze veranderingen uitwerken voor de visfauna en watermacrofauna? De indeling van vissen in residenten, migranten en transiënten (POLLUX & VERBERK, 2002) biedt een grove afbakening van het schaalniveau waarop gekeken dient te worden. Voor vissoorten die tot de migranten behoren is het bijvoorbeeld noodzakelijk om de rivier en beek voor die soorten tezamen te beschouwen.

Voor vissoorten die tot de residenten behoren is door CROMBAGHS & GUBBELS (2003) aangegeven dat verstuwde beekdelen een vervangende leefomgeving bieden voor de vroegere leefgebieden (beekmoerassen en afgesneden meanders in de voormalige vloedvlakten). Ze suggereren dat er minder voedselconcurrentie en predatie-

druk is door de afwezigheid van grotere vissoorten die een vrij optrekbaar beek nodig hebben. Opheffen van migratiekelpunten kan deze soorten negatief beïnvloeden door veranderingen in de leefomgeving en hogere concurrentie en predatie. Om dit op soortsniveau uit te werken is een differentiatie nodig binnen de residente soorten. De in dit artikel uitgevoerde analyse naar de levensstrategieën geeft een gedifferentieerd beeld voor de drie beschouwde residente soorten.

De Driedoornige stekelbaars kan sterk profiteren van het opheffen van migratiekelpunten. Het BERPJE krijgt mogelijk meer concurrentie, maar door herinrichting zal het aandeel open zand en daarmee het reproductiesucces toenemen, wat waarschijnlijk zwaarder weegt dan de concurrentietoename. Met name de Tiendoornige stekelbaars krijgt het lastiger, aangezien deze soort slecht bestand is tegen concurrentie. Daarnaast ontbreken refugia met extreme leefcondities die voor andere vissoorten ongeschikt zijn. Om deze soort toch te behouden is het nodig dat dergelijke refugia worden gecreëerd en verbonden met de beek. Deze refugia hebben vanuit viskundig oogpunt weinig waarde, maar kunnen met name voor watermacrofauna een waardevolle bijdrage leveren aan het soortenpalet. Hieruit volgt dat voor beekherstel een stroomgebiedbenadering is vereist die niet alleen vanuit vissen de meest voor de hand liggende zaken (migratiekelpunten en habitatdiversiteit) aanpakt, maar daarnaast het geheel complementeert met biotopen die voor vissen weliswaar weinig te bieden hebben, maar voor andere organismen van beekdalen des te meer. De beek zelf kan hierbij als migratieroute fungeren voor niet vliegende watermacrofauna soorten of planten (-zaden) (zoals waarschijnlijk ook het geval is bij de Tiendoornige stekelbaars). De meest ideale oplossing van het herstellen van de voeding van de beeksystemen met Peelwater is veelal een onmogelijkheid door de vergaande verdroging. Surrogaatoplossingen betreffen de ontwikkeling van alternatieve begeleidende wateren (moerassen, broekbossen) en de verbinding daarvan met het beekstelsel. De grootste mogelijke voorzichtigheid moet worden betracht bij zowel het verbinden van beken met dergelijke alternatieve begeleidende wateren als het tolereren van hoge waterstanden en overstromingen bij herinrichting van beken in natuurgebieden. Inundatie met

beekwater (in feite rivierwater) kan namelijk leiden tot anaërobie, sterke interne eutrofiëring door fosfaatmobilisatie en sulfidevergiftiging door sulfaatreductie (LUCASSEN *et al.*, 2002; SMOLDERS & ROELOFS, 1995; LAMERS *et al.*, 1998). Bij het verbinden van de beek en dergelijke natte natuur mag de invloed van het beekwater daarom niet tot in de natte natuur reiken. Deze natte natuur mag wel enigszins afwateren op de beek (gedeeltelijke droogval bevordert de regeneratie van ijzer en daarmee de binding van fosfaat (LUCASSEN *et al.*, 2002). Dit bereikt men door bijvoorbeeld alleen verbindingen te maken met (iets) lager gelegen (benedenstroomse) beekdelen. Daarnaast moet het een open verbinding betreffen zodat het de beekfauna (Tiendoornige stekelbaars en andere watermacrofauna) in staat stelt om de beekloop als verbindingzone gebruiken.

CONCLUSIE

Concluderend kan worden gesteld dat er grote veranderingen zijn opgetreden in de Peelregio die op tal van organisatieniveaus effecten hebben gehad. Om op deze kluwen van factoren grip te krijgen biedt een analyse naar de strategieën van soorten een hulpmiddel. Uit de voorbeeldanalyse voor de Driedoornige stekelbaars, de Tiendoornige stekelbaars en het BERPJE blijkt een grote differentiatie te bestaan tussen deze drie residente soorten. De veranderingen in de Peelregio zullen grote invloed hebben gehad op het verspreidingsgebied van de vissoorten (meer overlap) en op de populatiefluctuatie (meer fluctuatie). Ook voor andere soortgroepen zullen grote veranderingen zijn opgetreden. Dit hangt samen met een nivellering in omgevingscondities, zowel op het schaalniveau van het stroomgebied van de beek (aftakeling van de oorspronkelijke gradiënt: zuur/stilstaand tot gebufferd/stromend) als op het schaalniveau van het beektraject (variatie in morfologie). Daarnaast spelen veranderingen in de verbinding tussen deze verschillende leefgebieden een doorslaggevende rol. Deze veranderingen grijpen aan op de factoren handhaving, aanvoer en afvoer. Deze factoren tezamen bepalen het al dan niet aanwezig zijn van vispopulaties. Het achterhalen van de levensstrategieën van soorten geeft inzicht in het relatieve belang van deze factoren en kan daarom een bijdrage leveren aan het succes van toekomstig herstel van beeksystemen.

SUMMARY

CHANGES IN THE LANDSCAPE OF THE PEEL REGION AND THEIR CONSEQUENCES FOR FISH AN ECOLOGICAL ANALYSIS OF THREE-SPINED STICKLEBACK, NINE-SPINED STICKLEBACK AND STONE LOACH

The effects of changes in the Peel region on the fish fauna were studied by analysing the ecology of Three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) and Stone loach (*Barbatula barbatulus*). Three different life history strategies were identified. The Three-spined stickleback was found to be a typical coloniser, while the Nine-spined stickleback is an abiotic stress tolerator and the Stone loach a biotic stress tolerator. Changes like letting in water from the river Meuse, constructing weirs and regulating streams have caused a decrease in habitat diversity, both at catchment level and within watercourses. It is very likely that population sizes of all three species have decreased while population fluctuations have increased. In addition, differences in population size and fluctuation between upstream and downstream reaches of streams have become less pronounced. The three species will probably react differently to future stream restoration measures. Nine-spined stickleback in particular are expected to suffer from increased competition, unless refuge areas are connected to the streams. Identifying life history tactics provides insight into the relative importance of different factors (persistence, supply, discharge) determining the occurrence of a population and can thus improve the success of future stream restoration programmes.

LITERATUUR

- AARTS, B.G.W. & P. NIENHUIS, 2003. Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia* 500: 157-178.
- BAKER, J.A. & S.A. FOSTER, 2002. Phenotypic plasticity for life history traits in a stream population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 20-29.
- BĂNĂRESCU, P.M. & H.-J. PAEPKE, 2002. The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/III. Cyprinidae 2/III and Gasterosteidae. AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- BOSMAN, D.A.F. & T.W.P.M. AARTS, 2000. Drentse beekvisen beter bekeken. Soortenbeschermingsplan vissoorten bovenlopen Drentse beken. OVB, Nieuwegein.
- BRUNKEN, H., 1989. Lebensraumansprüche und Verbreitungsmuster der Bachschmerle *Noemacheilus barbatulus* (Linnaeus, 1758). *Fischökologie* 1 (1): 29-45.
- BUSKENS, R.F.M. & J. NIJHOF, 1990. Vismigratie Limburgse beken. Mogelijkheden voor herstel en optimalisatie. Grontmij NV., Eindhoven.
- CLARKE, A., 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (11): 573-581.
- COPP, G.H. & V. KOVÁČ, 2003. Sympatry between threespine *Gasterosteus aculeatus* and ninespine *Pungitius pungitius* sticklebacks in English lowland streams. *Annales Zoologici Fennici* 40: 341-355.
- CROMBAGHS, B.H.J.M., R.W. AKKERMANS, R.E.M.B. GUBBELS & G. HOOGWERF, 2000. Vissen in Limburgse beken. De verspreiding en ecologie van vissen in stromende wateren in Limburg. *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maastricht*: 184-191.
- CROMBAGHS, B. & R. GUBBELS, 2003. Vissen in Limburgse beken. *Natuurhistorisch Maandblad* 92 (10): 249-254.
- DANIEL, W., 1985. Fragen zum Wanderverhalten des Dreistacheligen Stichelings (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Faunistisch Ökologische Mitteilungen* 5: 419-429.
- DORENBOSCH, M., G. VAN DER VELDE & B.H.J.M. CROMBAGHS, 2000. Schepnet versus elektrisch net: een vergelijking tussen twee vismethoden. *Natuurhistorisch Maandblad* 89 (4): 62-66.
- DORRESTIJN, M.G. & R. HUIZING, 1995. Teeltgegevens van een 5-tal vissoorten. Literatuuronderzoek OVB, Nieuwegein.
- DRIESSEN, O., 2000. Driedoornige stekelbaars. In: B.H.J.M. Crombaghs, R.W. Akkermans, R.E.M.B. Gubbels & G. Hoogerwerf. *Vissen in Limburgse beken. De verspreiding en ecologie van vissen in stromende wateren in Limburg, Maastricht*: 244-251.
- ELLIOT, J.M. & J.A. ELLIOT & J.D. ALLONBY, 1994. The critical thermal limits for the stone loach. *Noemacheilus barbatulus*, from three populations in north-west England. *Freshwater biology*, 32 (3): 593-602.
- FISHBASE - A GLOBAL INFORMATION SYSTEM ON FISHES: <http://filaman.uni-kiel.de/home.htm>
- FRANKIEWICZ, P., 1994. The daily feeding pattern of stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.) in the upland Lubrzanka river, Poland. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 41: 269-278.
- GERSTMEIER R. & TH. ROMIG, 2000. Zoetwatervissen van Europa. Tirion.
- HERMANS, J.T., 2000. Bempje. In: B.H.J.M. Crombaghs, R.W. Akkermans, R.E.M.B. Gubbels & G. Hoogerwerf. *Vissen in Limburgse beken. De verspreiding en ecologie van vissen in stromende wateren in Limburg, Maastricht*: 184-191.
- HOOGLAND, R., D. MORRIS, N. & TINBERGEN, 1956. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* 10: 205-236.
- HOOGVELD, J. & R. GUBBELS, 2003. Ecologisch herstel limburgse beken - van vispassages naar een integrale aanpak. *Natuurhistorisch Maandblad* 92 (10): 280-286.
- JONES, J.W. & H.B.N. HYNES, 1950. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris*, as shown by their otoliths. *Journal of Animal Ecology* 19 (1): 59-73.
- LACHANCE, S., P. MAGMAN & G.J. FITZGERALD., 1987. Temperature preference of three sympatric sticklebacks (*Gasterosteidae*). *Canadian Journal of Zoology* 65 (6): 1573-1576.
- LAMERS, L.P.M., H.B.M. TOMASSEN & J.G.M. ROELOFS, 1998. Sulphate induced eutrophication and phytotoxicity in freshwater wetlands. *Environmental Science & Technology* 32: 199-205.
- LENDERS, A.J.W., 1996. Visseninventarisaties in Noord-Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 85 (2): 22-26.
- LUCASSEN, E., J. VAN DE CROMMENACKER, R. PETERS & J. ROELOFS, 2002. Anti-verdrogingsmaatregelen en vegetatieherstel in elzenbroekbossen. Het belang van een natuurlijk waterregime. *Natuurhistorisch Maandblad* 91 (3): 37-41.
- MACKERETH F.J.H. & W.J.P. SMYLY, 1951. Toxicity of copper in solution to the stone-loach. *Nature*, London 168: 1130.
- MAITLAND, P.S. & R.N. CAMPBELL, 1992. *Freshwater Fishes of the British Isles*. Harper Collins Publishers, London.
- MILLS, C.A., J.S. WELTON & E.L. RENDLE, 1983. The age, growth and reproduction of the stone loach *Noemacheilus barbatulus* (L.) in a Dorset chalk stream. *Freshwater Biology* 12: 283-292.
- MILLS, C.A. & A. ELORANTA, 1985. Reproductive strategies in the Stone loach *Noemacheilus barbatulus*. *Oikos* 44: 341-349.
- MOLLER-PILLOT, H., 1971. Faunistische beoordeling van de verontreiniging in laaglandbeken. *Dissertatie*, Tilburg.
- MUNCKHOF, P.J.J. VAN DEN, 2000. Glauconiethoudende afzettingen in de Peelregio - een ijzersterke basis voor behoud en ontwikkeling van voedselarme, natte milieus! *Natuurhistorisch Maandblad* 89 (3): 43-52.
- MUUS, B.J. & P. DAHLSTRØM, 1968. Zoetwater vissengids. Elsevier, Amsterdam-Brussel.
- NIE, H.W. DE, 1996. Atlas van de Nederlandse Zoetwatervissen. Media Publishing, Doetinchem.
- OLOFSSON, F., 2003. Effects of predation risk and feedbacks on resource use in the Ninespine Stickleback (*Pungitius pungitius*). *Afstudeerscriptie*. Department of Studies in Biology and Environmental Sciences (BMG), Umeå University Sweden.
- PERSAT, H., J.-M. OLIVIER & D. PONT, 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: fish in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater biology* 31: 439-454.
- POLLUX, B.J.A. & W.C.E.P. VERBERK, 2002. Het gebruik van laaglandbeken door vissen. *Natuurhistorisch Maandblad* 91 (1): 12-16.
- POLLUX, B.J.A., A. KOROSI, W.C.E.P. VERBERK, & P.M.J. POLLUX, 2004. Voortplanting, groei en migratie van vissen in de Everlose beek. *Natuurhistorisch Maandblad* 93 (1): 1-8.
- QUAK, J., 1994. Klassificatie en typering van de visstand in het stromend water. In: *Vismigratie, visgeleiding en vispassages in Nederland. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij*. OVB, Nieuwegein.
- ROBOTHAM, D.W.J., 1978. The dimensions of the gills of two species of loach, *Noemacheilus barbatulus* and *Cobitis taenia*. *Journal of Experimental Biology* 76: 181-184.
- SAX, D.F. & S.D. GAINES, 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (11): 561-566.
- SMOLDERS, A.J.P. & J.G.M. ROELOFS, 1995. Internal eutrophication, iron limitation and sulphide accumulation due to the inlet of river Rhine water in peaty shallow waters in the Netherlands. *Archiv für Hydrobiologie* 133: 349-365.
- SMYLY, W.J.P., 1955. On the biology of the Stone-loach *Nemacheilus barbatula* (L.). *Journal of Animal Ecology* 24 (1): 167-186.
- STAHLBERG, S. & P. PECKMAN, 1987. The critical swimming speed of small Teleost fish species in a flume. *Archiv für Hydrobiologie* 110 (2): 179-193.
- VERBERK, W.C.E.P., G.A. VAN DUINEN, T.M.J. PEETERS & H. ESSELINK, 2001. Importance of variation in water-types for water beetle fauna (Coleoptera) in Korenburgerveen, a bog remnant in the Netherlands. *Proceedings Experimental and Applied Entomology (NEV)* 12: 121-128.
- VERBERK, W.C.E.P., A. M.T. BROCK, G.A. VAN DUINEN, M. VAN ES, J.T. KUPER, T.M.J. PEETERS, M.J.A. SMITS, L. TIMAN & H. ESSELINK, 2002. Seasonal and spatial patterns in macroinvertebrate assemblage in a heterogeneous landscape. *Proceedings Experimental and Applied Entomology (NEV)* 13: 35-43.
- VERBERK, W.C.E.P. & H. ESSELINK, 2003. Restoring fauna diversity requires an integration of animal ecology and landscape ecology. *Landschap* 20 (5): 3-7.
- VERBERK, W.C.E.P., P.J.J. VAN DEN MUNCKHOF & B.J.A. POLLUX, (*in prep.*). Veranderingen in het beekdallandschap van de Peelregio. Deel II: Grenzen aan het verspreidingsgebied van Driedoornige stekelbaars, Tiendoornige stekelbaars en het Bempje. *Natuurhistorisch Maandblad*.
- VERDONSCHOT, P.F.M., 1996. Migratie van beekmacrofauna en beekvis. Migreerbaarheid van een gesloten of open afleiding van de Schuitenbeek. *IBN-rapport* 237. Alterra, Wageningen.
- WOOTTON, R.J., 1976. *The biology of sticklebacks*. Academic Press, London.