

Verspreiding van de Bittervoorn langs de Maas in Noord-Limburg

INDICATIES VOOR EEN REGIONALE METAPOPLATIESTRUCTUUR

B.J.A. Pollux, Leerstoelgroep Experimentele Zoölogie, Afdeling Dierwetenschappen, Wageningen Universiteit, Zodiac (Gebouw 122), De Elst 1, 6708 WD, Wageningen. e-mail: b.pollux@gmail.com

A. Korosi, Swammerdam Institute for Life Sciences, University of Amsterdam

P.M.J. Pollux, Antoniuslaan 83, 5921 KB Blerick

In dit artikel wordt de verspreiding van de Bittervoorn (*Rhodeus sericeus amarus* Bloch 1782) in 15 uiterwaardplassen langs de Maas in Noord-Limburg beschreven. Deze werden gedurende de jaren 2010 en 2011 vijfmaal bemonsterd. De Bittervoorn is in tien van de 15 plassen aangetroffen. In negen ervan zijn tijdens schepnetbemonsteringen ook grote zoetwatermosselen opgescheept, wat doet vermoeden dat deze algemeen in de uiterwaarden voorkomen. De aanwezigheid van zoetwatermosselen is, door de unieke paaisymbiose tussen beide soorten, een voorwaarde voor succesvolle voortplanting van de Bittervoorn. Op basis van vangsten van kleine pas uit het ei gekomen vissen blijkt dat de Bittervoorn zich in 2011 in vijf uiterwaardplassen heeft voortgeplant. Tot slot wordt inzichtelijk gemaakt dat de Bittervoornpopulaties in de uiterwaarden een aantal kenmerken vertonen die karakteristiek zijn voor een metapopulatie.

DE BITTERVOORN IN NOORD-LIMBURG

Tot voor kort werd aangenomen dat de Bittervoorn [figuur 1] in Noord-Limburg een vrij zeldzame vis is (DE NIE, 1997; CROMBAGHS *et al.*, 2000). Visserijkundig onderzoek wijst uit dat de Bittervoorn zeer sporadisch in beken (HERMANS, 2000), beekmondingen (POLLUX *et al.*, 2006; DORENBOSCH *et al.*, 2006; VERBERK *et al.*, 2006) en de hoofdstroom van de Maas (ADMIRAAL *et al.*, 1993; HERMANS, 2000) voorkomt. In alle gevallen betreft het vangsten van volwassen solitaire individuen. Deze waarnemingen zijn op zich genomen niet zo vreemd, want in de beken, beekmondingen en de hoofdstroom van de Maas zijn weinig of geen

geschikte leef-, paai- en/of kraamkamergebieden voor Bittervoorns aanwezig (SEMMEKROT & VRIESE, 1992; VRIESE *et al.*, 1994; HERMANS, 2000). De soort heeft een voorkeur voor heldere, langzaamstromende tot stilstaande wateren met een rijke oever- en/of onderwatervegetatie waar hij beschutting vindt tegen predatoren. Bovendien is hij voor zijn voortplanting afhankelijk van de aanwezigheid van grote zoetwatermosselen (ALDRIDGE, 1999; SMITH *et al.*, 2004). Er is daarom geopperd dat de solitaire Bittervoorns, die incidenteel in beken, beekmondingen en de Maas worden aangetroffen, afkomstig moeten zijn van zijwateren langs de Maas (HERMANS, 2000; VERBERK *et al.*, 2006).

Tijdens visinventarisaties in de "Oude Beemden", een uiterwaardplas gelegen op de oostelijke oever van de Maas bij Venlo, werd op 18 mei 2006 een groot aantal Bittervoorns gevangen waaronder pas uit het ei gekomen juvenielen. Aangezien deze uiterwaardplas in de voorafgaande maanden niet was overstroomd werd geconcludeerd dat de Bittervoorn zich hier moet hebben voortgeplant. Het grote aantal gevangen Bittervoorns suggereert dat de Bittervoorn in Noord-limburg mogelijk helemaal niet zo'n zeldzame vissoort is als tot dan werd aangenomen en dat uiterwaardplassen langs de Maas mogelijk een belangrijke ecologische functie vervullen voor Bittervoorns (POLLUX *et al.*, 2008).

Dit roept de vraag op in hoeverre Bittervoorns gebruik maken van andere uiterwaardplassen langs de Maas. Gezien het hydrologische karakter van deze plassen en de aanwezigheid van oever- en watervegetatie wordt verwacht dat dit geschikt leefgebied biedt aan de Bittervoorn. Een recente visinventarisatie door KRANENBARG *et al.* (2010) van drie uiterwaarden in Midden- en Noord Limburg toont aan dat de Bittervoorn inderdaad gebruik maakt van deze geïsoleer-

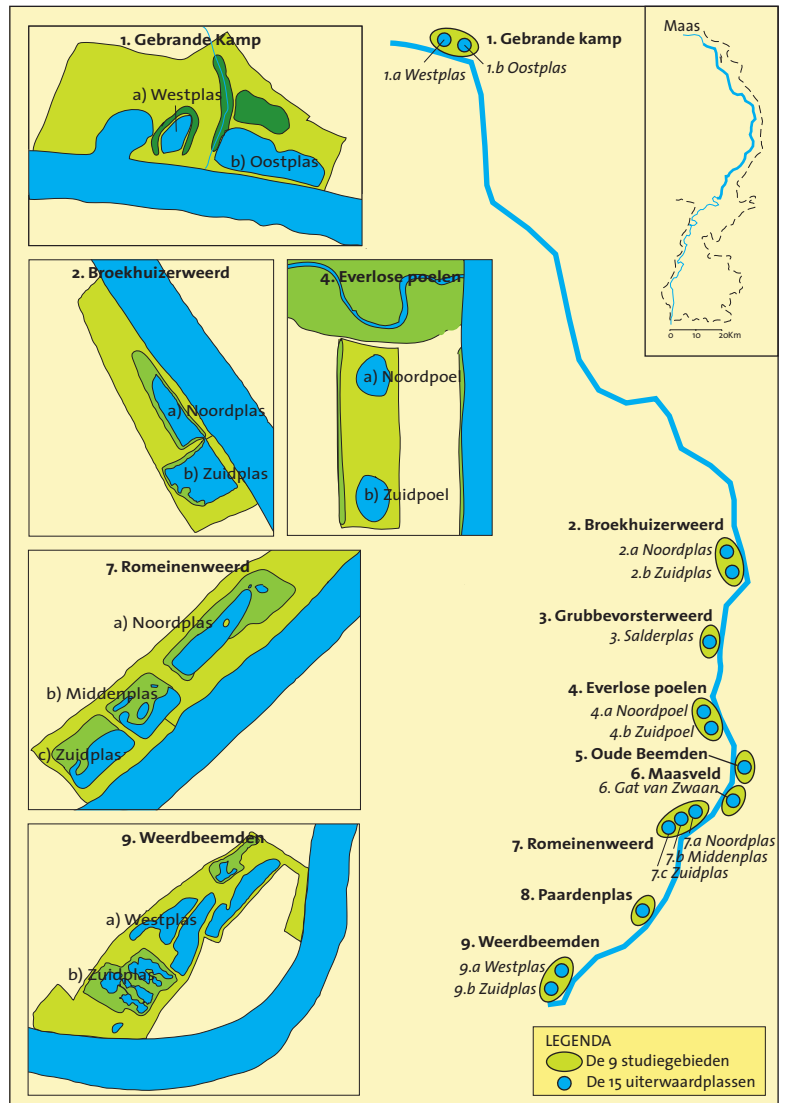


FIGUUR 1

Een paartje Bittervoorns (*Rhodeus sericeus amarus*) bij een Zwanenmossel (*Anodonta cygnea*) (foto: Paul van Hoof).

FIGUUR 2

Schematische weergave van de ligging van de 15 uiterwaardplassen gelegen in negen natuurgebieden langs de Maas in Noord-Limburg. In vijf gebieden lagen meer dan één uiterwaardplassen. Voor deze vijf gebieden zijn de bemonsterde uiterwaardplassen in aparte kaders in meer detail weergegeven.



de plassen. In dit artikel wordt de verspreiding van de Bittervoorn in 15 uiterwaardplassen langs de Maas in Noord-Limburg beschreven. Er zal getracht worden een antwoord te geven op de volgende vier vragen: (1) In hoeverre maakt de Bittervoorn gebruik van uiterwaardplassen langs de Maas? (2) Plant de Bittervoorn zich in deze uiterwaardplassen voort? (3) Is er ruimtelijke variatie in het voorkomen van de Bittervoorn (variatie tussen de verschillende uiterwaardplassen)? (4) Is er binnen een plas sprake van temporele variatie in het voorkomen van de Bittervoorn (seizoensvariatie of variatie tussen verschillende jaren)?

STUDIEGEBIEDEN EN BEMONSTERINGSMETHODE

Om de verspreiding van de Bittervoorn in kaart te brengen werden 15 uiterwaardplassen, gelegen in negen natuurgebieden langs de Maas in Noord-Limburg [figuur 2], bemonsterd. De uiterwaardplassen werden vijf maal bemonsterd, te weten gedurende 9-11 september 2010, 7-9 mei 2011, 11-12 juni 2011, 23-25 september 2011 en 11-13 november 2011 [tabel 1]. Hierbij werden de ondiepe oevers van de uiterwaardplassen met schepnetten (opening 70x50 cm, maaswijdte 3x3 mm) afgevisd. Tijdens de eerste visbemonstering in 2010 werd de lichaamslengte van de Bittervoorns niet gemeten, tijdens de daaropvolgende vier inventarisaties in 2011 wel. Hierbij werd de lichaamslengte van de gevangen Bittervoorns, afgerond naar de dichtstbijzijnde millimeter, ter plekke met een lijnaal gemeten waarna de vissen weer in de overstromingsplas werden teruggezet.

ZOETWATERMOSSELEN

Tijdens de visbemonsteringen in de uiterwaardplassen werden af en toe grote zoetwatermosselen opgescheept [figuur 3]. Op deze wijze werden, min of meer per ongeluk, in negen van de vijftien uiter-

TABEL 1

Vangsten van Bittervoorns (*Rhodeus sericeus amarus*) in 15 uiterwaardplassen gelegen in de negen natuurgebieden langs de Maas in Noord-Limburg (het '+' teken geeft uiterwaardplassen weer waar tijdens de schepnetbemonsteringen ook incidenteel zoetwatermosselen zijn aangetroffen; het '-' teken duidt uiterwaardplassen aan die gedurende de betreffende periode niet zijn bemonsterd).

| Natuurgebied | Uiterwaardplas | Amersfoort coördinaten | | Aanwezigheid zoetwatermosselen | Bittervoornvangsten | | | | | Totaal |
|-----------------------|----------------|------------------------|-----------|--------------------------------|---------------------|----------|-----|-----|-----|--------|
| | | x | y | | 2010 Sep | 2011 Mei | Jun | Sep | Nov | |
| 1. Gebrande Kamp | a) Westplas | 192334,86 | 414512,21 | - | - | - | - | 4 | 0 | 4 |
| | b) Oostplas | 192461,97 | 414418,5 | + | - | - | - | 0 | 7 | 7 |
| 2. Broekhuizerweerd | a) Noordplas | 209574,01 | 387843,05 | - | 0 | 0 | 0 | 3 | - | 3 |
| | b) Zuidplas | 209624,71 | 387737,23 | + | 298 | 16 | 76 | 7 | 0 | 397 |
| 3. Grubbevorsterweerd | Salderplas | 208233,04 | 382677,28 | + | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 4. Everlose poelen | a) Noordpoel | 207964,22 | 379659,7 | - | 0 | 0 | 0 | 23 | 12 | 35 |
| | b) Zuidpoel | 207967,33 | 379594,39 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5. Oude Beemden | Oude Beemden | 208539,58 | 375064,13 | + | 0 | 1 | 2 | 0 | 4 | 7 |
| 6. Maasveld | Gat van Zwaan | 207865,08 | 374209,93 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 7. Romeinenweerd | a) Noordplas | 206728,63 | 373514,99 | + | 0 | 0 | 80 | 3 | 0 | 83 |
| | b) Middenplas | 206629,55 | 373371,21 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | c) Zuidplas | 206517,68 | 373272,03 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 |
| 8. Paardenwei | Paardenplas | 204218,59 | 368486,52 | + | - | - | - | 0 | - | 0 |
| 9. Weerdbeemden | a) Westplas | 199285,58 | 364694,34 | - | 95 | 60 | 1 | 0 | 1 | 157 |
| | b) Zuidplas | 199114,24 | 364506,89 | + | 65 | 0 | 0 | 0 | 0 | 65 |



FIGUUR 3

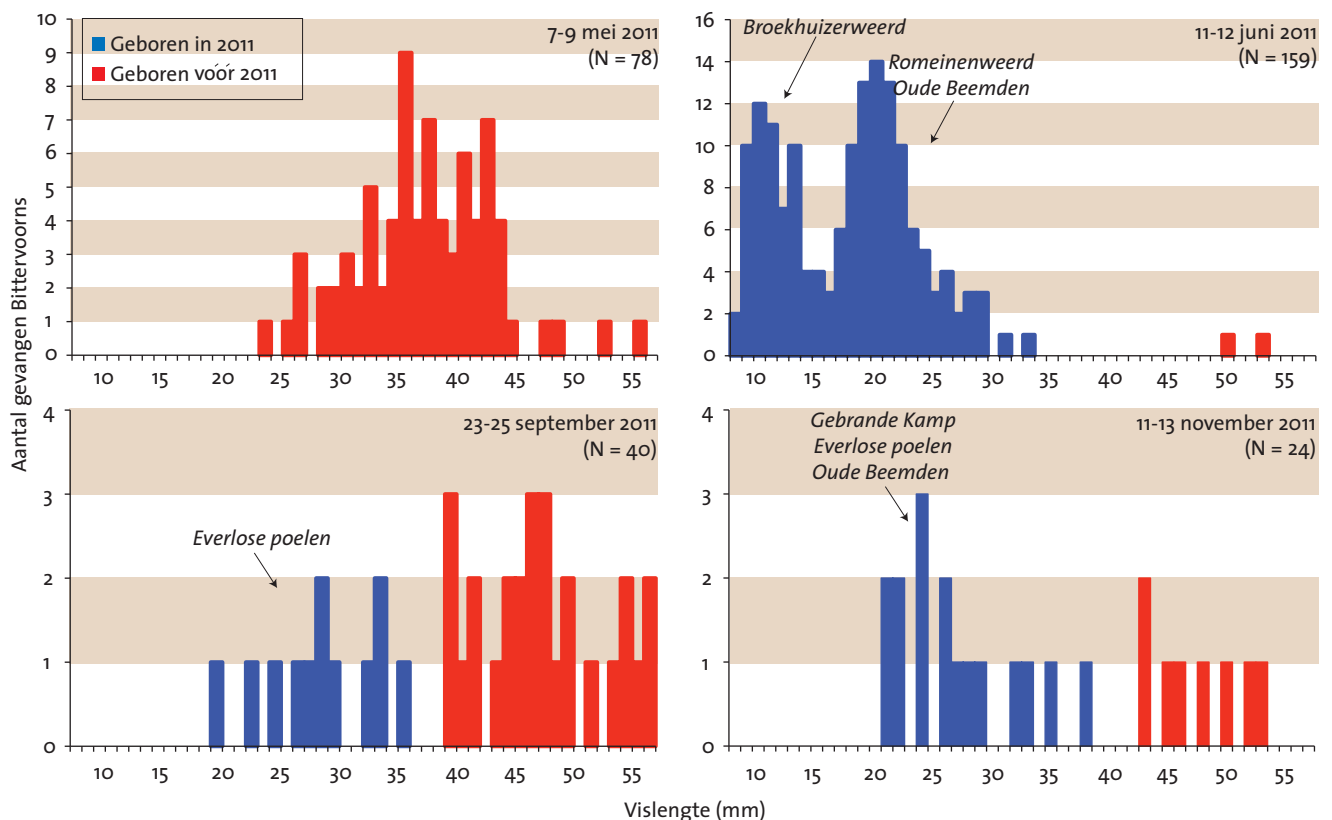
Een grote zoetwatermossel die op 11 november 2011 in de Oude Beemden werd gevangen (foto: Aniko Korosi).

waardplassen en in alle uiterwaardgebieden zoetwatermosselen gevonden [tabel 1]. Deze zoetwatermosselen werden niet tot op soort gedetermineerd maar behoorden waarschijnlijk tot de geslachten *Anodonta* en *Unio* (familie Unionidae). KRANENBARG *et al.* (2010) troffen eerder al Zwanenmossels (*Anodonta cygnea*) en Schildersmossels (*Unio pictorum*) aan in een grindplas langs de Maas bij Meers. Het is zeer waarschijnlijk dat een uitgebreidere inventarisatie, die specifiek gericht is op de aanwezigheid van grote zoetwatermosselen, zal uitwijzen dat deze algemeen in uiterwaardplassen langs de Maas voorkomen. Hierbij hebben *Unio spec.* waarschijnlijk een lichte voorkeur voor zanderig substraat en *Anodonta spec.* voor slibbodems (persoonlijke mededeling W.C.E.P. Verberk). Met de aanwezigheid van zoetwatermosselen, die als obligaat paaisubstraat dienen voor de Bittervoorn, voldoen de uiterwaardplassen aan een van de belangrijkste voorwaarden voor succesvolle voortplanting.

VOORTPLANTING IN 2011

Op basis van vangsten van kleine, pas uit het ei gekomen, Bittervoorns, alsmede het feit dat de betreffende uiterwaardplassen gedurende de bemonsteringsperiode in 2011 niet zijn overstroomd, kan worden geconcludeerd dat de Bittervoorn zich in 2011 in vijf uiterwaardplassen heeft voortgeplant [figuur 4].

In mei 2011 werden nog geen pas uit het ei gekomen Bittervoorns gevangen. Een maand later werden in de Broekhuizerweerd (plas 2b, figuur 5b), de Oude Beemden (plas 5, figuur 6) en de Romeinenweerd (plas 7a) wel pas uit het ei gekomen Bittervoorns waargenomen. Dit is te zien in figuur 4 (rechtsboven) waar gedurende 11-12 juni ruwweg twee pieken van pas uit het ei gekomen Bittervoorns te zien zijn. De eerste piek is afkomstig van jonge Bittervoorns uit de Broekhuizerweerd, die gezien hun lengte (8 tot 16 mm) de mossel net hebben verlaten (ALDRIDGE, 1999; SMITH *et al.*, 2004). De tweede piek is afkomstig van iets oudere Bittervoorns uit de Romeinenweerd (en één uit de Oude Beemden) die, gezien hun lengte (16 tot 29 mm), de mossel al enkele weken eerder moeten hebben verlaten. In september 2011 werden vervolgens ook in de Everlose poelen (plas 4a, figuur 5a) eerstejaars Bittervoorns gevangen (20 tot 33 mm). In november 2011 werden tenslotte kleine juvenielen (21 tot 35 mm) gevangen in de Gebrande Kamp (plas 1b), Everlose poelen (plas 4a) en Oude Beemden (plas 5). Deze vangstgegevens suggereren dat er ver-



FIGUUR 4

De lengteverdeling van Bittervoorns (*Rhodnius sericeus amarum*) die gedurende de visinventarisaties van 2011 in de uiterwaardplassen zijn gevangen. De lichaamslengten van de Bittervoorns die in 2010 werden gevangen zijn niet weergegeven omdat deze destijds niet zijn gemeten.



FIGUUR 5

De Everlose poelen (a) en de Broekhuizerweerd (b) (foto's: Piet Pollux).

schillen zijn in voortplantingstijd van de Bittervoorn in de diverse uiterwaardplassen. Zulke verschillen kunnen veroorzaakt worden door lokale variaties in watertemperatuur gedurende het voorjaar.

WATER- EN OEVERVEGETATIE

De Bittervoorn is in tien van de 15 uiterwaardplassen (in zeven van de negen onderzochte gebieden) aangetroffen [tabel 1]. De meeste uiterwaardplassen hebben in de zomermaanden een dichte water- en/of oevervegetatie, die door de vegetatieminnende juveniele Bittervoorns gebruikt wordt als schuilgelegenheid. De Broekhuizerweerd vormt hierop echter een uitzondering. In de Broekhuizerweerd liggen twee troebele plassen die een (anaerobe) slibbodem hebben en volkomen vrij zijn van water- en oeverplanten. Opmerkelijk genoeg werden hier de meeste Bittervoorns gevangen. Het lijkt er dus op dat een rijke water- en/of oevervegetatie, hoewel gewenst, geen strikt noodzakelijke voorwaarde is voor het voorkomen van de Bittervoorn.

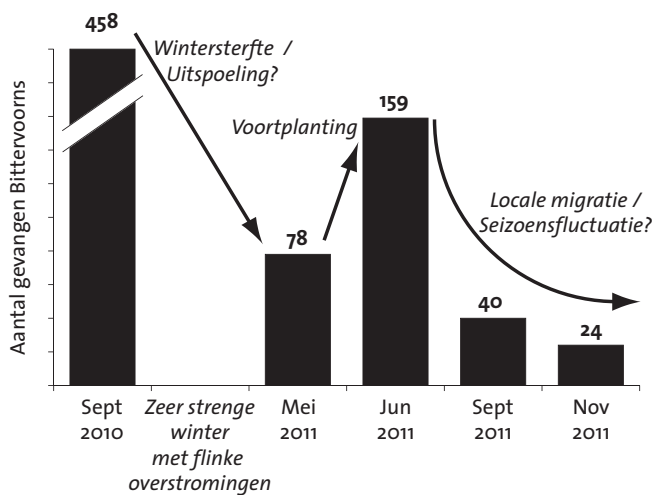
TEMPORELE VARIATIE

Een van de opmerkelijkste resultaten van deze (en eerdere) studie(s) is de grote temporele variatie in het aantal gevangen Bittervoorns binnen een uiterwaardplas, zowel binnen als tussen jaren. Hiervan worden vier voorbeelden belicht. Het eerste voorbeeld betreft de Oude Beemden (plas 5). Deze plas is gedurende deze en eerdere studies (periode 2005-2011) acht maal bemonsterd. Zo werd in augustus 2005 één Bittervoorn gevangen, terwijl het jaar daarop (in mei 2006) 261 Bittervoorns werden gevangen (POLLUX *et al.*, 2008). In de daaropvolgende jaren echter waren de aantallen wederom zeer gering [tabel 1]. Het tweede voorbeeld betreft de Weerdbeemden. In september 2010 werd in de zuidplas (plas 9b) een groot aantal volwassen Bittervoorns gevangen. In de vier daaropvolgende bemonsteringen in 2011 werd geen enkele Bittervoorn meer aangetroffen. De laatste twee voorbeelden betreffen de Romeinenweerd (plas 7a) en de Everlose poelen (plas 4a). Tijdens eerdere inventarisaties (periode 2001-2010) werd de Bittervoorn nooit aangetroffen (POLLUX & KOROSI, 2006); in 2011 werd echter in beide plassen een groot aantal Bittervoorns gevangen, waaronder zowel pas uit het ei gekomen als volwassen individuen.



FIGUUR 6

De Oude Beemden bij een normale waterstand (8 mei 2011) en bij hoogwater (10 januari 2012) (foto's: Piet Pollux).



MOGELIJKE VERKLARINGEN VOOR DE WAARGENOMEN VARIATIE

Er is een aantal ecologische processen die een verklaring kunnen geven voor de opmerkelijke ruimtelijke en temporele variatie in aantal gevangen Bittervoorns in de uiterwaardplassen [figuur 7].

Lokale migratie

Het is mogelijk dat Bittervoorns slechts gedurende een deel van het jaar gebruik maken van ondiepe oevers langs de uiterwaardplassen. Zo meldt HERMANS (2000) dat Bittervoorns na de paaitijd in het voorjaar van ondiepe oevers naar diepere delen van de plas trekken waar ze vervolgens de winter doorbrengen.

Seizoensfluctuatie in visdichtheden

Visdichtheden variëren door het jaar heen volgens een min of meer voorspelbaar patroon: Hoge dichtheden in het voorjaar (vlak na de voortplanting) en geleidelijk afnemende dichtheden gedurende de zomer, herfst en voornamelijk de winter (POLLUX *et al.*, 2006; POLLUX & KOROSI, 2010).

Massale vissterfte

Extreme weersomstandigheden kunnen lokaal aanleiding geven tot massale vissterfte. Zo kan tijdens zeer koude winters ijsvorming optreden, die in combinatie met een dikke sneeuwlaag op het ijs kan leiden tot een ernstig zuurstoftekort in de waterlaag. Daarnaast kunnen gedurende zonnige en zeer warme zomers in de ondiepe, stilstaande uiterwaardplassen giftige blauwalgplagen ontstaan. Zo is eerder melding gemaakt van massale vissterfte door blauwalgen in de Noordplas van de Romeinenweerd (POLLUX & POLLUX, 2004). Zulke massale vissterftes komen niet vaak voor, maar als ze optreden kunnen ze de lokale populatie decimeren en zelfs leiden tot extinctie daarvan.

Uitspoeling tijdens hoogwater

Tijdens perioden van hoogwater overstromen de uiterwaarden langs de Maas [figuur 6] en kunnen Bittervoorns uit de overstromingsplassen worden weggespoeld (POLLUX *et al.*, 2008). Afhankelijk van de grootte van de lokale populatie en de ernst van de overstroming kan op deze wijze zelfs de hele populatie uitspoelen, wat feitelijk ook leidt tot het verdwijnen van de populatie op lokaal niveau.

FIGUUR 7

Temporele variatie in het totale aantal gevangen Bittervoorns (*Rhodeus sericeus amarus*) tijdens de studieperiode (2010-2011). Het grote verschil tussen september 2010 en mei 2011 is mogelijk veroorzaakt door uitspoeling tijdens hoogwater en/of vissterfte tijdens de zeer strenge winter van 2010/2011. De plotselinge toename tussen mei en juni is het gevolg van voortplanting. De afname in september en november is waarschijnlijk het gevolg van lokale migratie en/of seizoensfluctuatie in populatiegrootte in de plassen.

Dispersie en kolonisatie

Daar staat tegenover dat tijdens perioden van hoogwater uitgespoelde dieren nabijgelegen gebieden kunnen koloniseren. Op deze wijze kunnen nieuwe uiterwaardplassen die in het kader van het project Maascorridor zijn aangelegd, of uiterwaardplassen waarin de lokale populatie recentelijk is uitgestorven of verdwenen, worden ge(re)koloniseerd (POLLUX *et al.*, 2008).

Successie

De uiterwaardplassen zijn voortdurend onderhevig aan natuurlijke processen die kunnen leiden tot veranderingen in hun geschiktheid voor de Bittervoorn. Dit geldt met name voor recentelijk ingerichte uiterwaardengebieden. De Romeinenweerd vormt hiervan een goed voorbeeld. De drie uiterwaardplassen in dit gebied werden in 1995/1996 aangelegd na kleiwinning ten behoeve van de aanleg en/of verhoging van kades en dijken. Sindsdien hebben deze plassen een spectaculaire verschuiving laten zien van een zeer troebel en vegetatieloos water naar heldere plassen met een dichte (doch monotone) watervegetatie, gedomineerd door waterpest (*Elodea spec.*). Bovendien zijn de plassen sindsdien ook gekoloniseerd door zoetwatermossels. Hiermee is voldaan aan twee belangrijke criteria die vaak bevorderlijk worden geacht voor een succesvolle kolonisatie door de Bittervoorn, wat mogelijk de zeer recente kolonisatie van de Romeinenweerd verklaart.

EEN METAPOPULATIE VAN DE BITTERVOORN IN NOORD-LIMBURG?

De Bittervoornpopulaties langs de Maas in Noord-limburg vertonen een aantal karakteristieke kenmerken van een 'Levins metapopulatie' (LEVINS, 1969; HANSKI & GILPIN, 1997; HANSKI, 1999). Zo vormen de uiterwaardplassen een netwerk van kleine, ruimtelijk geïsoleerde, potentieel geschikte leefgebiedjes voor de Bittervoorn (de uiterwaardplassen), dat ligt in een grotere matrix van ongeschikt leefgebied (de Maas en haar uiterwaarden). Het lijkt erop dat regionale processen zoals lokale extinctie, dispersie en rekolonisatie een belangrijke rol spelen in de regulering van de populatiestructuur van de Bittervoorn. Volgens het metapopulatiemodel hebben lokale populaties geen oneindige levensduur en lopen ze voortdurend de kans om lokaal uit te sterven (lokale extinctie). De gegevens lijken inderdaad te suggereren dat Bittervoornpopulaties de kans lopen om lokaal te verdwijnen. Een ander belangrijk kenmerk is dat er binnen een metapopulatie op ieder moment leefgebieden dienen te zijn die in principe geschikt zijn, maar waar de soort op dat moment (nog) niet voorkomt. De Bittervoorn is inderdaad afwezig in een aantal uiterwaardplassen, die in principe geschikt lijken (Gat van Zwaan, de midden en zuidplas van de Romeinenweerd, Paardenwei). Deze zouden mogelijk in de (nabije) toekomst door de

Bittervoorn gekoloniseerd kunnen worden. Het laatste kenmerk is dat er een mogelijkheid dient te bestaan tot uitwisseling van individuen tussen de leefgebieden (dispersie). Bij de Bittervoorn is hierin voorzien tijdens perioden van hoogwater, wanneer Bittervoorns kunnen uitspoelen om vervolgens in andere uiterwaardplassen terecht te komen. Dit proces stelt Bittervoorns in staat om geschikte leefgebieden, waar de soort niet voorkomt, te bereiken en daar een nieuwe populatie te starten (kolonisatie). Op deze wijze zijn waarschijnlijk de Romeinenweerd en Everlose poelen recentelijk door de Bittervoorn gekoloniseerd.

sen langs de Maas deel uitmaken van een metapopulatie. Als hier inderdaad sprake van is, heeft dat twee belangrijke implicaties. Ten eerste zullen ook 'onbezette' uiterwaardplassen belangrijk zijn voor het voortbestaan van de metapopulatie. Door de dynamiek van extincties en rekolonisaties, zullen hierbinnen op elk tijdstip geschikte leefgebieden zijn waar de Bittervoorn niet voorkomt. Ten tweede zal diezelfde dynamiek er, ondanks het feit dat lokale populaties nu en dan uitsterven, voor zorgen dat de metapopulatie als geheel stabiel is, doordat geschikte uiterwaardplassen opnieuw gekoloniseerd kunnen worden.

CONCLUSIES

Deze studie toont aan dat uiterwaarden langs de Maas in Noord-Limburg een belangrijk leefgebied zijn voor Bittervoorns. Verder zijn er aanwijzingen dat Bittervoornpopulaties in de uiterwaardplas-

DANKWOORD

Graag bedanken wij Wilco Verberk voor het becommentariëren van eerdere versies van dit artikel en Paul van Hoof (<http://www.paulvan-hoof.nl>) voor het aanleveren van de foto van het Bittervoorn paartje.

Summary

DISTRIBUTION OF THE BITTERLING ALONG THE RIVER MEUSE IN NORTHERN LIMBURG

This article describes the distribution of Bitterling (*Rhodeus sericeus amarus* Bloch 1782) in 15 floodplain lakes along the River Meuse in the northern part of the province of Limburg (the Netherlands). These floodplain lakes were sampled five times between September 2010 and November 2011. Bitterling were found in ten of the 15 floodplain lakes. At least nine of the lakes were inhabited by large freshwater bivalves (of the genera *Anodonta* and *Unio*; family Unionidae). The Bitterling is an obligate ostracophil ('shell-breeder'), which means that it utilises freshwater bivalves as a spawning substrate. The presence of these bivalves is thus a prerequisite for successful reproduction of the Bitterling. Young, recently emerged juveniles were found in five of the 15 floodplain lakes, suggesting reproduction of the species in these lakes. Finally, we argue that the Bitterling population in Northern Limburg displays a number of traits that are characteristic of a metapopulation. If this is true, then processes at larger spatial scales (extinction, dispersal, colonisation and recolonisation) may also be important in explaining the distribution and dynamics of local populations along the River Meuse.

CAZEMIER, 1993. The rivers Rhine and Meuse in the Netherlands: present state and signs of ecological recovery. *Hydrobiologia* 265 (1): 97-128.

● ALDRIDGE, D.C., 1999. Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. *Journal of Fish Biology* 54 (1): 138-151.

● CROMBAGHS, B.H.J.M., R.W. AKKERMANS, R.E.M.B. GUBBELS & G. HOOGERWERF, 2000. Vissen in Limburgse beken. De Verspreiding en ecologie van vissen in stromende wateren in Limburg. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.

● DORENBOSCH, M., W.C.E.P. VERBERK & B.J.A. POLLUX, 2006. De visfauna van beekmondingen in Limburg. Deel I. Vergelijking tussen beekmondingen. *Natuurhistorisch Maandblad* 95 (4): 93-97.

● HANSKI, I.A., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

● HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN, 1997. *Metapopulation biology – Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego.

● HERMANS, J., 2000. Bittervoorn. 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*. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht: 192-197.

● KRANENBARG, J., A. DE BRUIN, F. SPIKMANS, M. DORENBOSCH, N. VAN KESSEL, R. LEUVEN & W. VERBERK, 2010. Kansen voor riviervissen. Een onderzoek naar het functioneren van oeverbiotopen langs de Maas voor juveniele vis. Stichting Bargerveen, Radboud Universiteit Nijmegen, Stichting RAVON & Natuurbalans Limes Divergens, Nijmegen.

● LEVINS, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15 (3): 237-240.

● NIE, H.W. DE, 1997. *Atlas van de Nederlandse Zoetwatervissen*. Media Publishing, Doetin-

chem.

● POLLUX, B.J.A. & A. KOROSI, 2006. On the occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in the Netherlands. *Journal of Fish Biology* 69 (5): 1575-1580.

● POLLUX, B.J.A. & A. KOROSI, 2010. Use of stream mouth habitats by *Cottus perifretum* and *Leuciscus cephalus* along the River Meuse (the Netherlands). *Folia Zoologica* 59 (1): 44-50.

● POLLUX, B.J.A., A. KOROSI & P.M.J. POLLUX, 2008. Voortplanting van de Bittervoorn in een uiterwaardplas langs de Maas. *Natuurhistorisch Maandblad* 97 (6): 133-137.

● POLLUX, B.J.A., A. KOROSI, W.C.E.P. VERBERK, P.M.J. POLLUX & G. VAN DER VELDE, 2006. Reproduction, growth, and migration of fishes in a regulated lowland tributary: Potential recruitment to the River Meuse. *Hydrobiologia* 565 (1): 105-120.

● POLLUX, B.J.A. & P.M.J. POLLUX, 2004. Vis- en vogelsterfte door blauwalgen in de Romeinenweerd. *Natuurhistorisch Maandblad* 93 (6): 207-209.

● SEMMEKROT, S. & F.T. VRIESE, 1992. Onderzoek naar mogelijke paai- en opgroeigebieden in de Maas. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein.

● SMITH, C., M. REICHARD, P. JURAJDA & M. PRZYBYLSKI, 2004. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology* 262 (2): 107-124.

● VERBERK, W.C.E.P., M. DORENBOSCH & B.J.A. POLLUX, 2006. De visfauna van beekmondingen in Limburg. Deel II. Vergelijking tussen beekmondingen en bovenstroomse beekdelen. *Natuurhistorisch Maandblad* 95 (7): 173-177.

● VRIESE, F.T., S. SEMMEKROT & A.J.P. RAAT, 1994. Assessment of spawning and nursery areas in the River Meuse. *Water Science & Technology* 29 (3): 297-299.

Literatuur

● ADMIRAAL, W.G., G. VAN DER VELDE, H. SMIT & G.