RIVO
BIBLIOTHEEK
RIJKSINSTITUUT VOOR
VISSERIJONDERZOEK

BV 88-02

Computersimulatie van een vertraging in de trek van glasaal *Anguillla anguilla* (L.) door de zeesluizen te Den Oever naar het IJsselmeer

Henny Welleman

BV 88-02

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK
IJMUIDEN

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK

Haringkade 1 - Postbus 68 - 1970 AB IJmuiden - Tel.: +31 2550 64646

Afdeling: Binnenvisserij

Rapport: BV 88-02

Computersimulatie van een vertraging in de trek van glasaal *Anguillla anguilla* (L.) door de zeesluizen te Den Oever naar het IJsselmeer

Auteur: Henny Welleman

Project: 50.016 - Glasaalintrek in relatie tot aalstand
Projectleider: Drs. Willem Dekker
Datum van verschijnen: augustus 1988

Inhoud:

Samenvatting 3
1. Inleiding 3
   1.1. Trek van glasaal 4
   1.2. Hypothese 4
2. Model 6
   2.1. Aankomst van glasaal uit zee 6
   2.2. Model voor vertraging door acclimatisatie (MODEL 1) 7
   2.3. Model voor extern gereguleerde vertraging (MODEL 2) 9
3. Simulatie 9
   3.1. Het genereren van gegevens 9
   3.2. Schatters van de parameters 10
      3.2.1. Methode 10
      3.2.2. Verkrijgen van optimale schatters 10
   3.3. Startwaarden parameterschatters 10
   3.4. Validatie van de modellen 11
4. Resultaten 12
   4.1. Schatters modelparameters 12
      4.1.1. Optimale combinatie van parameterschatters 12
      4.1.2. Variantie en onderlinge samenhang van de parameterschatters 12
   4.2. Modellen 13
      4.2.1. Verklaarde variantie t.o.v.historische gegevens 13
      4.2.2. Validatie naar runs en tijdsinterval 13
   4.3. Uitkomsten simulatie 14
      4.3.1. Vergelijking aankomsttijden glasalen 14
      4.3.2. Abundantie, arriveren en doortrek glasalen bij simulatie 14
5. Diskussie 15
6. Literatuurlijst 18

DIT RAPPORT MAG NIET GECITEERD WORDEN ZONDER TOESTEMMING VAN DE DIRECTEUR VAN HET R.I.V.O.

229 1858

APPENDIX I - Monte Carlo procedure, aselekte trekking uit de Poissonverdeling 20
APPENDIX II - Acclimatisatie volgens het Verhulst model 21
APPENDIX III - De discrete Newton-Raphson methode, een differentie-quotient methode voor benadering van nulpunten van polynome functies 22
APPENDIX IV - Lijst met gebruikte begrippen 23
TABELLEN 1 t/m 8 & FIGUREN 1 t/m 5. 24

SAMENVATTING

In de literatuur wordt melding gemaakt van observaties die wijzen op een vertraging in de doortrek van glasalen vlak voor de sluizen van Den Oever. De betekenis van dit gedrag is onontbeerlijk voor het inschatten van de aantallen glasalen die de jaarlijkse palingaanwas in het IJsselmeer vormen.

In dit werk is theoretisch vorm gegeven aan deze vertraging. Aan de hand van literatuur gegevens en een aantal aannames zijn twee modellen ontwikkeld die een beschrijving geven van het verbijf van de glasaal voor de sluis en de doortrek naar het IJsselmeer. De modellen zijn getoetst aan 50 jaar vangstgegevens te Den Oever. Uitgangspunt is dat het aantal glasalen dat per tijdseenheid in het monstergebied arriveert een trekking uit een Poisson verdeling volgt waarvan de verwachte waarde bepaald wordt door het tijdstip in de nacht.

Vertraging wordt gezien als:

- geïnduceerd door glasalen en mogelijk optredend bij bijv. fysiologische aanpassingen (normaal verdeelde migratiekans met vertraging).
- veroorzaakt door een extern regulerend mechanisme (constante kans op doortrek met een geforceerde minimale verblijfsduur).

Uitgaande van de waargenomen glasaalabundantie voor de sluis wordt in de modelsituaties de meest waarschijnlijke aankomst en doortrek van glasalen kwantitatief bepaald.

Resultaat van de modelberekeningen zijn in tegenspraak met hetgeen eerder in literatuur werd verondersteld. Op grond van abundanties wordt verondersteld dat aankomst van glasalen vroeg in de avond plaats vindt. Uit de simulaties blijkt echter dat het waarschijnlijker is dat ten eerste het wegtrekken naar het zoete water een piek kent die veel later op de avond valt en ten tweede dat een vertraging in de doortrek als reëel kan worden verondersteld, waarmee aangegeven is dat doortrek een sterke afhankelijkheid vertoont met het migratiegedrag. Men maakt dientengevolge een overschatting van de doortrek wanneer men de abundantie voor de sluis als index neemt. Deze overschatting is onder invloed van wisselend gedrag variërend in de tijd.

Een definitieve keuze voor één van beide modellen is niet gemaakt. Bij beschouwing van de biologische relevantie van de modellen is gebruik gemaakt van het patroon van aankomst. Voor beide modellen is er sprake van een reëel aankomstpatroon binnen de grenzen van het tijdvak van monsternames.

Een merk-terugvangst experiment wordt voorgesteld om de aankomst van glasalen vast te stellen. Hierdoor kan meer worden gezegd over de relevantie van de modellen en bijbehorend migratiepatroon.

1. INLEIDING

In Nederland is paling in economisch opzicht de belangrijkste zoetwatervis. Met name op het IJsselmeer is na de afsluiting een belangrijke aalvisserij ontstaan, jaarlijks wordt er rond de vijfhonderd ton gevangen (Dekker, 1987). De geregistreerde aanvoer, naar schatting 90 % van de totale vangst, blijft in recente jaren ver achter bij die van eind jaren '40. Deze daling heeft als mogelijke oorzaken; een toenemende overbevissing en een teruglopende glasaalintrek. Waarbij opgemerkt wordt dat de aalvisserij en de aalkweek voor een groot deel afhankelijk zijn van de hoeveelheid glasaal die er jaarlijks onze wateren intrekt.

1.1. Trek van glasaal

De aal (*Anguilla anguilla)* is een katadrome vissoort, dat wil zeggen geslachtsrijpe individuen keren terug naar het zoute water om te paaien terwijl de groei zich afspeelt in het zoete water (Myers, 1949b). Aangenomen wordt dat de in Nederlandse wateren aanwezige aal niet hier paait en een deel is van de Europese populatie. Uit de eieren ontwikkelen zich leptocephali (wilgenbladlarven) die mogelijk al na 15 maanden (Boëtius & Harding, 1985) aankomen op de grens van het continentale plat (1.000 meter dieptelijn). Hier begint de metamorfose tot glasaal waarbij de larve ronder en korter wordt (Tesch, 1977). Deze glasalen steken het continentale plat over en trekken de kustwateren in.

In de Noordzee verschijnen de glasalen in oktober, en de migratie op zee vindt plaats door passief transport met rest stromen (Creutzberg, 1958, Tesch, 1977) of wellicht actieve migratie (Deelder, 1952).

Dichter bij de kust zijn in de ebstroom geurstoffen van het zoete water aanwezig. Vanaf dit moment wordt het getij selectief gebruikt om in de richting van het zoete binnenwater te trekken, hetgeen waargenomen is in het Marsdiep en de Texelstroom (Creutzberg, 1961). Olfactorische stimuli versterken of veranderen de basale rheotactische reactie van vissen waarbij moet worden opgemerkt dat olfactorische aanwijzingen niet noodzakelijkerwijs oriënterende factoren zijn (Kleerekoper, 1982). Gascuel (1986) toont aan dat glasalen in dit stadium zich nog niet in een definitieve richting bewegen.

In estuariene gebieden beginnen de glasalen hun migratie te vertragen. Verschillen tusssen observaties in april 1958 bij de Wierbalg, 2,5 km. zeewaarts van de sluizen van Den Oever, en aan de zeekant vlak voor de sluizen geven een vertraging van 14 dagen. Factoren als saliniteit, temperatuur en fysiologische conditie worden verondersteld verantwoordelijk te zijn voor deze vertraging (Creutzberg, 1961). In het transitie gebied, dat niet van jaar tot jaar gefixeerd kan worden op een plek maar afhankelijk is van de watertemperatuur, of zelfs geheel afwezig kan zijn (Deelder, 1984), worden de glasalen heen en weer gedragen door de eventueel aanwezige getij-stroming (Creutzberg, 1961). In deze periode vindt er een gedragsverandering plaats (o.a. scholingsgedrag, een veranderende reactie op licht en het op bepaalde dieptes gaan zwemmen, Deelder, 1984). Migratie, van dieren met een positieve rheotaxis, vanuit dit transitie gebied naar binnenwater is actief en het effect van het getij hierop is nihil (Deelder, 1952, Tesch, 1977). Gascuel (1985) geeft aan dat de sterkte van het getij en het volume van het uitstromende zoete water (gezamelijk de hydrodynamische factoren van het estuarium) een natuurlijke val opzetten voor glasaal. Ook hij veronderstelt dat migratie vanuit deze plaats actief plaats vindt, mits de watertemperatuur hoger dan 10-12 °C. is.

Sinds 1938 bemonstert Rijkswaterstaat ieder voorjaar de aanwezige glasaal bij de spuisluizen van Den Oever. Een aantal studies zijn op deze plaats verricht; Heermans en van Willigen (1982) geven aan dat een watertemperatuur van minimaal 4 à 5 °C. een vereiste is voor de intrek van glasaal bij Den Oever. Deze intrek begint doorgaans in februari en neemt eind mei, begin juni geleidelijk af.

Dekker (1986) berekende jaarlijkse fluctuaties van ongeveer 80 % in de dichtheid van glasalen voor de sluizen van Den Oever. De intrek blijkt rond 1945 sterk te dalen, om zich vanaf 1951 weer te herstellen. Na 1960 neemt de intrek zelfs sterk toe en dit zet zich voort tot 1980, waarna een sterke daling optreedt tot in 1985. Deze vangstgegevens komen overeen met de gegevens uit andere Europese landen (Moriarty, 1986).

1.2. Hypothese

Het opstellen van beheersmaatregelen voor aalvisserij op het IJsselmeer noodzaakt een goede benadering van twee factoren. Ten eerste de jaarlijkse aanwas van de populatie en

ten tweede de groei van de individuen. Laatstgenoemde valt buiten het bestek van deze studie. Jaarlijkse aanwas, recrutering, is geheel afhankelijk van het aantal glasalen dat jaarlijks de binnenwateren intrekt

Het inschatten van de glasaalintrek op basis van een, voor natuurlijke sterfte gecorrigeerde, terugrekening uit aalvangsten is moeilijk. Tussen de groei van de aal en het afzetten van groeiringen op otolieten bestaat geen eenduidig verband en derhalve zijn leeftijdsbepalingen controversieel (Moriarty, 1983).

In het verleden werd dan ook de totale jaarvangst aan glasaal als index genomen voor de jaarlijkse intrek (Deelder, 1984). Hierbij moet worden opgemerkt dat het aantal kruisnettrekken per jaar variabel is. Bemonstering begint wanneer er glasaal voor de sluis wordt gesignaleerd en eindigt half juni, wanneer de dichtheid aan glasaal voor de sluis sterk afgenomen is. Dekker (1987) geeft aan dat voorspellingen van de jaarklassterkte beter gebaseerd kunnen worden op geometrische gemiddelden van waarnemingen binnen één jaar. Totale jaarvangsten voor de sluis worden i.t.t. het gemiddelde van log transformaties, sterk beïnvloed door het aantal vangsten.

In hetzelfde artikel geeft Dekker aan ernstige twijfels te hebben over de bruikbaarheid van dergelijke dichtheid-tijd series om de jaarklassterkte te bepalen. De logaritmische transformatie van de opnames voor de sluis zijn in relatieve zin een betere indicatie voor de verschillende jaren, maar geven eveneens geen uitkomst over de verhouding tussen intrek en momentane dichtheden.
Een en ander kan met het volgende voorbeeld worden toegelicht: in 1970 bedroeg de som van alle kruisnetvangsten (alle uren, alle nachten) grofweg 10.000 glasalen. Aangenomen dat bij bemonstering 100 % van de aanwezige glasaal uit een waterkolom van 1x1m. gevangen wordt, dan betekent het dat er over de totale 250 m. sluisdoorgang (Den Oever en Kornwerderzand) 2.500.000 glasalen te vangen waren met de gebruikte monsterintensiteit. Indien deze glasalen een intreksnelheid van 1m/hr. hebben, dan zouden er dus in een jaar, over alle uren, alle nachten 2.500.000 glasalen intrekken. Is de intreksnelheid echter niet 1m/hr. maar 2m/hr. dan betekent dat een verdubbeling (5.000.000 stuks) van het aantal glasalen dat in een jaar, alle uren, alle nachten, het IJsselmeer intrekt. Bijgevolg: indien de intreksnelheid wijzigt verandert ook het aantal binnenkomende glasaal.

Gascuel (1986) geeft aan dat er alleen bij bekendheid van het migratiepatroon sprake is van een benadering van de migratie door dichtheidsmetingen. Hij wijst erop dat de dichtheids-tijd curves onstaan uit de glasaalvangsten zijn samengesteld door enerzijds de aanwas van glasaal uit zee en anderzijds de verliezen door de visserijmortaliteit of migratie naar zoet water.

Deelder (1960) heeft het gedrag van de glasalen voor de sluizen van Den Oever en hun migratiepatroon naar het IJsselmeer beschreven. Hij geeft aan dat er een zeker gedragsonderscheid gemaakt kan worden tussen glasalen die net gearriveerd zijn uit zee en beesten die zich al enige tijd voor de sluizen ophouden, hoewel niet duidelijk wordt hoe hij deze groepen onderscheiden heeft. Ook experimenteel zijn er verschillen in gedrag vastgesteld. De conclusie van het onderzoek luidt: "*Alles deutet darauf hin, daß Glasaale in der Nähe von Süßwassereinmündungen zunächst einmal ihren Zug zeitweilig einstellen, in dieser Zeit eine physiologische Veränderung durchmachen und erst dann nach erfolgter Anpassung an das Süßwasser in die Binnengewässer einwandern.*"

Deelders observaties rechtvaardigen de werkhypothese dat de trek van glasaal vlak voor de sluizen (met Den Oever als uitgangspunt), binnen één nacht, een vertraging ondervindt. Echter dit is in tegenspraak met de door Deelder (1984) zelf gehanteerde methode waarin totale jaarvangst de jaarlijkse intrek indiceert. De op deze wijze verkregen grootte-orde van doortrek tijdens het vangstseizoen is mogelijk een overschatting. Simulatie van de invloed van deze vertraging op de abundantie en doortrek van glasaal bij de sluis kan een mogelijke grootte-orde van de doortrek vaststellen.

Jaarklassterkte wordt geheel en alleen bepaald door het aantal dieren dat per jaar een watervolume binnenkomt. Dichtheden voor de sluis kunnen alleen maatgevend zijn voor deze intrek indien er bekendheid is over het migratiepatroon. Het is gezien de veronderstelling van een vertraging interessant te weten wat de intensiteit en de duur is van de trek van glasalen over de grenzen naar het zoete water. Alleen op die manier kan de recrutering worden ingeschat. Dit werkstuk richt zich op modelmatige uitwerkingen van inzichten over een verblijfstijd voor en doortrek door de sluizen van Den Oever. De hypothese wordt uitgebouwd tot een tweetal modellen welke vervolgens kwalitatief beoordeeld worden. De modellen dienen mogelijk als een tussenstap bij het ontwerpen en interpreteren van veldexperimenten die de werkelijke migratie van glasaal naar het IJsselmeer zal moeten vaststellen.

2. MODEL

Het scenario van de simulatie omvat een begrensd gedachte waterkolom direct voor het sluizencomplex bij Den Oever. De nagebootste migratie beperkt zich tot de periode tussen zonsondergang en zonsopgang. Tevens is er voldaan aan de randvoorwaarden voor migratie (o.a. watertemperatuur en openstaan van de sluizen). M.a.w. de simulatie is van toepassing voor de periode waarin normaliter bemonsteringen van glasaal worden uitgevoerd.

Het uitgangspunt van de simulatie is een vertraging in de migratie van de glasalen vlak voor de sluis. Bij een oponthoud in de trek naar zoet water moeten er mechanismen spelen die vertragend werken. In de simulatie zijn twee oorzaken van vertraging nader uitgewerkt.

1) Een afname in de bewegingssnelheid richting zoet water, als gevolg van een interne regulering, met als mogelijke factor de fysiologische aanpassing van de glasaal aan het zoete milieu. Bij Den Oever is een duidelijke overgang van het ene waterlichaam in het andere. Voor de arriverende glasaal zullen fysiologische veranderingen noodzakelijk zijn (Tesch, 1977).

2) Ook externe factoren kunnen de bewegingscomponent richting het binnenwater afzwakken. De migratie zal ongetwijfeld gepaard gaan met het vermijden van al te hoge stroomsnelheden (McCleave, 1979). Indien de stroomsnelheid van het gespuide water hoog is zal dit belemmerend werken op de voortgang van de glasaal. Sörensen (1952) en McCleave (1979) veronderstelden dat de tegenstroomse migratie van glasaal bij stroomsnelheden <40 cm/sec. succesvol is. De migratie komt tot stand door afwisselend snel en langzaam te zwemmen. Bij stroomsnelheden van 50 cm/sec. of meer wordt er door de glasalen geen zichtbare vooruitgang meer geboekt (McCleave, 1979).

2.1. Aankomst van glasaal uit zee

Het proces van arriverende glasalen voor de sluizen van Den Oever wordt als volgt voorgesteld:

- Het arriveren van een glasaal voor de sluis is onafhankelijk van de andere glasalen. Dit kan redelijkerwijs verondersteld worden gezien het feit dat glasalen in dit stadium nog geen scholingsgedrag vertonen (Deelder, 1960).
- Het tijdsinterval tussen de arriverende glasalen is heel klein en de populatie op zee wordt als relatief zeer groot beschouwd. Deze aanname wordt deels gerechtvaardigd door de de min of meer abrupte verschijning van glasalen omstreeks zonsondergang vlak voor de sluizen van IJmuiden en Den Oever (pers.com. Dekker en van Willigen).

Proces per tijdsinterval:
Het aantal arriverende glasalen in een bepaald tijdsinterval is, onder bovengenoemde voorwaarden een stochastische variabele met een Poisson-verdeling. Ook Dekker (1986) geeft aan dat de aantallen glasaal voor de sluis een natuurlijke telling zijn en dat deze trekkingen zijn uit een Poisson-verdeling. De Poisson-verdeling kent één parameter, labda, gelijk aan de verwachte waarde (zie ook APPENDIX I).

Proces over alle tijdstippen:
Beschouwt men de verdeling van het aantal nieuwkomers over alle tijdsintervallen, dan is de parameter labda uiteraard onbekend, maar wordt deze geschat door de verwachte aantallen per tijdseenheid.

Aangenomen wordt dat alle glasalen een optimaal aankomsttijdstip nastreven (observatie plotselinge verschijning glasalen rond zonsondergang, pers. com. Dekker en van Willigen). Stellen we dat zij door willekeurige, onderling onafhankelijke factoren van dit tijdstip afwijken, dan zal de verdeling in de tijd van het verwachte aantal nieuwkomers een normale verdeling volgen.

Schatten we de labda voor een willekeurig tijdsinterval t door het verwachte aantal in tijdsinterval t, dan wordt dit aantal bepaald door de twee parameters: het gemiddelde tijdstip waarop glasalen arriveren (MAIN) en de spreiding, in de aantallen bij de aankomst (SPREAD).

$$x_{(t)} = C\, e^{\frac{1}{2}\left(\frac{t\text{-MAIN}}{\text{SPREAD}}\right)^2}$$

MAIN	de gemiddelde aankomst tijd van glasalen over een nacht.
SPREAD	de spreidingscoefficient in de binnenkomst van de glasalen, met spread >0.
C	een dimensieloze constante, het gemiddelde aantal op tijdstip MAIN.**
$x_{(t)}$	het aantal glasalen dat volgens deze uniforme verdeling op tijdstip t arriveert.

De aankomende aantallen worden uit een Poisson-verdeling getrokken die weer geschat wordt door de verwachte aantallen per uur, volgens een normale verdelingscurve.

2.2. Model voor vertraging door acclimatisatie (MODEL 1)

Bij een door acclimatisatie-processen bepaalt migratiepatroon is het belangrijk dat men ziet dat de groep glasalen die zich voor de sluis bevinden niet homogeen is. Dit is ook waargenomen (Deelder, 1960) in die zin dat glasalen die net voor de sluis gearriveerd zijn zich anders gedragen t.o.v. sterk lamplicht dan beesten die al enige tijd voor de sluis rondzwemmen. Afhankelijk van het tijdstip van arriveren en het tijdstip in de nacht zal de glasaal meer of minder geadapteerd zijn. De hoeveelheid glasaal voor de sluis op tijdstip (t+1) is dan ook enerzijds een gevolg van de arriverende aantallen in tijdsinterval (t,t+1) maar anderzijds een functie van de nog aanwezige glasaal van tijdstip (t) en hun voorgeschiedenis. In schema;

**Hier is gekozen voor een waarde onafhankelijk van de waarde van SPREAD. Een correcte schatter heeft voor C de waarde $\frac{1}{\sqrt{2\pi\,\text{SPREAD}}}$ echter de modeluitkomsten zijn slechts relatief t.o.v. het totaal geïnterpreteerd zodat deze vereenvoudiging geen invloed heeft.

$$N_{(t+1)} = K\,A_{(t+1)} + f(N_t)$$

met N het aantal aanwezige individuen
met A het aantal arriverende individuen
met K een dimensieloze constante.

Het probleem dat een populatie-grootte op een bepaald tijdstip afhankelijk is van de populaties op voorafgaande tijdstippen is vergelijkbaar aan dat van reproductiecurven. Een mathematisch model voor de populatie-aanwas gegeven de aanwezige populatie-grootte werd door Verhulst (1845) het eerst voorgesteld in de vorm

$$f(N_t) = \frac{KNt}{N_t+B}$$

Dit model is later uitgebreid tot een 'depensatory model' zodat er ook een situatie kan ontstaan waarbij een populatie uitsterft. Het 'depensatory' model is later door Ricker (1956) geherformuleerd als

$$f(N_t) = K\,N_t\,e^{-qN_t}$$

of daarmee gelijkwaardig:

$$f(N_t) = N_t\,e^{a(1-\frac{N_t}{N_r})}$$

met N_t=N_r het punt van 'replacement abundance' zodat $N_{(t+1)}$= N_t.
N_r is in reproductiecurven de 'carrying capacity of the population'.

Het logistische model van Ricker gedraagt zich kwalitatief gelijk aan het 'depensatory model'. Het voordeel van deze vorm is dat N_r een expliciete parameter is en indien deze bekend is a geheel de vorm van de curve beschrijft.

Deelder (1952, 1958, 1960) beschouwde de dichtheid als een maat voor de intrek en beschreef een verband tussen de intrek te Den Oever en het tijdstip in de nacht: de intrek begint rond zonsondergang, vertoont een maximum kort na middernacht, om rond zonsopgang zeer snel terug te lopen (zie ook FIG.5). De populatie-aanwas kent dus een maximum. Het model van Ricker is uitgangspunt voor het dichtheidsverloop. Bij een homogene populatie zal van de op tijdstip (t) aanwezige populatie (N) een fractie (x) op tijdstip (t+1) verdwenen zijn volgens onderstaande vergelijking:

$$x_{(t+1)} = N_t \frac{1}{1+e^{-a((t+1)-MAD)}}$$

Met a de hellingscoëfficient van de curve. Met MAD het punt waarop 50 % van de aanwezige glasaal geacclimatiseerd en verdwenen is.

De glasaalpopulatie voor de sluis is echter niet homogeen als niet alle individuen op eenzelfde tijdstip (tar) zijn gearriveerd. De aanpassingen die noodzakelijk zijn voor de trek door de sluis beginnen voor elke glasaal op het moment dat ze aankomen bij de sluis. Hierdoor wordt het tijdstip waarop de dieren zullen doortrekken afhankelijk van (t_{ar} + MAD). De aantallen die per tijdseenheid van de nacht zullen verdwijnen zijn:

$$x_{(t+1)} = N_t \frac{1-e^{-a}}{1+e^{-a((t+1)-(t_{ar}+MAD))}}$$ (zie Appendix II).

De hellingscoëfficiënt van deze cumulatieve verdeling wordt gekwantificeerd met een parameter (MAD). Het gevolg van de Verhulst vergelijking is dat we gedwongen zijn een percentage van de aankomende dieren direct door laten zwemmen (K). Hierdoor zijn zowel K als MAD van invloed op de helling van de verdeling.

2.3. Model voor extern gereguleerde vertraging (MODEL 2)

In tegenstelling tot het vorige model is bij een migratiepatroon dat in belangrijke mate wordt bepaald door externe factoren de populatiesamenstelling niet van belang en wordt deze als homogeen beschouwd. De kans op een gunstige omstandigheid zal gedurende de gehele nacht en voor elke glasaal zich even frequent voordoen. Voor de doortrek naar het zoete water moet er dan sprake zijn van één of meer gunstige omstandigheden (STEPS) die onafhankelijk van elkaar optreden met een bepaalde waarschijnlijkheid (PROBABILITY). Deze gunstige omstandigheid zou bijvoorbeeld kunnen zijn een plaatselijke stroomsnelheid van minder dan 50 cm/sec. (McCleave, 1979). Bovenstaande houdt in dat het aantal keren dat de gebeurtenis optreedt binomiaal verdeeld is. Aangenomen moet worden dat elke glasaal zal proberen de gunstigste omstandigheid zo vaak mogelijk te treffen, hierdoor kan i.p.v. de binomiale-verdeling ook een extreme vorm (met p klein en N groot) gebruikt worden: de Poisson-verdeling. Verwacht aantal hangt samen met twee factoren. Ten eerste de kans op het treffen van een gunstige gebeurtenis (parameter PROBABILITY) en ten tweede de aanwezige aantallen waarop de kansverdeling betrekking heeft, bepaald door het aantal te overbruggen hindernissen voor doortrek (parameter STEPS).

3. SIMULATIE

Om de modellen te simuleren werd gebruik gemaakt van de micro-vax-II onder VAX-VMS-4.3. De programmatuur is geschreven in Pascal.

3.1. Het genereren van gegevens

Om de benodigde gegevens te verkrijgen over de optimale waarden van de parameters in de modellen is het essentieel om onbeperkt gegevens te kunnen genereren uit bekende waarschijnlijkheidsverdelingen. Methoden die het mogelijk maken aselecte trekkingen te doen uit verdelingsfuncties worden Monte Carlo procedures genoemd. Het arriveren van glasalen voor de sluis is nagebootst met een deterministische procedure, de pseudo-randomgenerator (URAND) die vervolgens is omgewerkt van een uniforme-verdeling naar een Poisson-verdeling. De trekking uit de kansverdeling wordt gerealiseerd door na trekking van een aselect getal u, de bijbehorende n te berekenen (Appendix I).

Voor de perioden gelegen tussen 19.00 uur 's avonds en 07.00 uur 's ochtends werd per tijdstip het aantal arriverende glasalen bepaald door het gemiddelde van 50 trekkingen uit de Poisson-verdeling.
De simulatie van doortrek en wachttijd is voor zowel MODEL 1 als MODEL 2 op populatie niveau en niet per individu. De processen zijn kansverdelingen die betrekking hebben op de populatiegrootte per tijdstip. Simulatie van afzonderlijke individuen zal de computer onnodig zwaar belasten door het dan benodigde grote aantal aselekte trekkingen uit de verdelingen.

3.2. Schatters van de parameters

Het schatten is als volgt gedefinieerd:
Veronderstel dat elementen van een populatie kunnen worden gekarakteriseerd door een random variabele x waarvan de dichtheidsfunctie is $f_x(.;A) = f(.;A)$ en waarbij de vorm van de functie bekend is maar echter een onbekende parameter A bevat. De functie van de parameter A kan worden geschat d.m.v. een puntschatting.

3.2.1. Methode

Ten eerste moet er een methode worden gevonden om schatters te verkrijgen. Een van de belangrijkste methoden is die van 'the maximum likelihood', d.w.z. het zoeken naar die parameterwaarde die deze steekproefuitkomst het waarschijnlijkste maakt. In het bovenstaande geval is de likelihood functie $L(A) = f(x_1;A)f(x_2;A)....f(x_n;A)$.
Dit is de gezamelijke dichtheidsfunctie welke wordt verondersteld een functie van parameter A te zijn. De maximum likelihood schatter van de vergelijking is die waarbij

$$\frac{\delta L(A)}{\delta A} = 0.$$

In dit verslag is een van de maximum likelihood afgeleide methode gebruikt: 'least squares'. Om de kleinste kwadraten schatters te vinden moeten we de waarden van de parameters vinden die de likelihood maximaliseren.

3.2.2. Verkrijgen van optimale schatters

De 'least square' schatter wordt gevonden door de kwadraten van de residuen te minimaliseren.
De beide modellen zijn vergeleken met de analyse-uitkomsten van de historische kruisnetvangsten, zoals die gegeven is door Dekker (1986). Doel is een zodanige schatting te geven van de parameters dat de modeluitkomsten overeenstemmen met uitkomsten uit bovengenoemd artikel. De 'sum of squares', de som van de kwadratische verschillen tussen model en historische gegevens wordt geminimaliseerd, d.w.z. het 0 stellen van de afgeleide van de som van de kwadratische verschillen. De nulpuntsbepaling krijgt men door de afgeleide functie te gebruiken in de Newton-Raphson methode :

om de extremen van de functie SS ('sum of squares') te bepalen zoekt men het punt waarin de eerste afgeleide 0 is

$$\frac{\delta SS}{\delta x} = SS' = 0 \quad \text{(zie Appendix III).}$$

De iteratieve methode maakt een goede beginschatting ('starting value') van de parameterwaarden noodzakelijk. Aangezien een beschouwing van de vangstgegevens slechts een netto weergave is van het aantal glasalen dat arriveert en verdwijnt (FIG.1), zijn de enig juiste beginschattingen moeilijk te geven en zijn deze gebaseerd op wat redelijkerwijs aanvaardbaar is.

3.3. Startwaarden parameterschatters

Dekker (1986) heeft een analyse gegeven van de vangsten over alle jaren bij de sluizen van Den Oever. Een resultaat hiervan is een tabel met de gemiddelde abundanties per uur,

gecorrigeerd voor maand tot maand verschillen en jaar tot jaar verschillen. Er vanuitgaande dat bij bemonstering een constante fractie van de 1x1 m. waterkolom wordt bevist zijn deze gegevens gelijk aan de gemiddelde relatieve abundantie van glasalen voor de sluis per uur, over een nacht. Deze relatieve abundantie (TABEL 1) vanaf 19.00 uur tot en met 07.00 uur wordt als referentie voor de modellen gebruikt.

In FIG.1 is in de staafdiagram voor elk uur de netto verandering in de glasalendichtheid voor de sluis uitgezet. De aantallen zijn verkregen door een constante (=12.1) te vermenigvuldigen met het gemiddelde uureffect uit TABEL 1. Deze aantallen zijn dus alleen ter illustratie. Uit de figuur blijkt dat vanaf 0.00 uur het verlies (emigratie door de sluis) de toename (arriverende glasaal uit zee) compenseert en vanaf 01.00 uur overtreft.

In de grafiek zien we dat de abundantie voor de sluis vanaf 19.00 uur duidelijk toeneemt tot 23.00 uur. Verondersteld wordt dan ook dat de gemiddelde aankomsttijd van de glasalen rond 21.00 uur ligt. Dit houdt in dat parameter MAIN een beginwaarde krijgt van 21.00 uur.

Bij het bepalen van een beginwaarde van de parameter SPREAD, die de spreiding in de arriverende aantallen glasaal bepaald, wordt er in eerste instantie vanuit gegaan dat rond middernacht 2/3 van de arriverende populatie aanwezig is. In FIG.1 ziet men dat de netto populatieaanwas is gestopt op 00.00 uur. De parameter SPREAD krijgt een beginwaarde van 3.00 uur.

Beginwaarde hellingshoek Acclimatisatie-model.
De parameter MAD (gemiddelde acclimatisatie duur) geeft het aantal uren waarin de helft van de vissen zich heeft aangepast en vertrekt. Aangezien de dichtheidscurve (FIG.1) vanaf 23.00 uur niet meer toeneemt wordt er vanuitgegaan dat rond middernacht de helft van de op tijdstip MAIN gearriveerde beesten weer doortrekken, m.a.w. de acclimatisatie zal zich in zeker 6 uur voltrekken. De beginwaarde van MAD is 3.00 uur.

Het Verhulst model bezit een artefact,nl. door de exponentiële aard van het model zal een fractie van de arriverende glasaal direct bij aankomst doortrekken en een evengrote fractie aan het eind van de nacht nooit acclimatiseren. Toelaatbaar achten we een fractie van 5 procent van de arriverende glasaal. Dit levert de beginwaarde voor K (0.05). De hellingshoek wordt bepaald door deze twee parameters (zie ook 2.2).

Beginwaarden parameters extern gereguleerde model.
In dit model zijn drie situaties uitgebouwd.

- De doortrek naar zoetwater vindt direkt plaats bij het treffen van een gunstige omstandigheid.
- De doortrek vindt pas plaats na het doorlopen van drie gunstige gebeurtenissen.
- Voordat de glasalen in de sluis arriveren moeten zij een veelheid (10 stappen) aan gunstige situaties treffen

De parameter STEP is hierdoor een vastgestelde grootheid en alleen de PROBABILITY krijgt voor de best-fit procedure een beginwaarde, in alle drie de gevallen een arbitraire waarde van 0.3, mee (m.a.w. op elk tijdstip treft 1/3 van de populatie een gunstige gebeurtenis).

3.4. Validatie van de modellen

De volgende punten worden in ogenschouw genomen:

- Het verklarend vermogen van de modellen.
- De variantie van de schatters van de parameters.
- De correlatie van de parameters.
- De betrouwbaarheid van de modeluitkomsten bij een veranderd aantal Monte Carlo runs.

- De betrouwbaarheid van de modeluitkomsten bij een verandering van het beschouwde tijdsinterval tussen de trekkingen.

De totale variantie wordt gegeven door de som van de kwadratische verschillen tussen modeluitkomst en 'estimated houreffects'(Dekker, 1986).
De schatting van de parameters is uitgevoerd m.b.v. de kleinste kwadraten methode. De betrouwbaarheid van het gevonden punt kan bekeken worden met de sum of squares afgeleid naar de parameters. De onderlinge beïnvloeding van de parameterwaarden is uitgedrukt in correlatiecoëfficiënten (met $r = \frac{Cov\ (x,y)}{\sqrt{Var(x)Var(y)}}$).
Validatie van de modellen voor het aantal runs, m.a.w. het aantal herhalingen van de simulatie waarop de gemiddelden (cq. modeluitkomsten) zijn gebaseerd, en tijdsintervallen is getest op gelijkheid van varianties d.m.v.de 'variantie-ratio'(F-test).
Aangezien de modellen gebaseerd zijn op trekkingen uit bekende waarschijnlijkheidsverdelingen, gekenmerkt door variabiliteit, is het noodzakelijk herhalingen van de simulatie uit te voeren om betrouwbare uitkomsten te verkrijgen. Het gemiddelde van 50 computerruns is hier equivalent aan een bemonsteringscyclus van een nacht.

4. RESULTATEN

4.1. Schatters modelparameters

4.1.1. Optimale combinatie van parameterschatters

De beste schatterscombinatie is verkregen door de iteratieve methode van Newton-Raphson (Appendix III) waarbij elke parameter telkens afzonderlijk bepaald werd met een cyclische verwisseling van de te schatten parameter. Deze stapsgewijze toetsing aan de historische gegevens (TABEL 1) geeft na een aantal iteraties een optimale combinatie van schatters waarbij een minimum wordt gevonden van de 'sum of squares' van modeluitkomsten en gemiddelde vangstgegevens. De optimale combinatie van parameterwaarden met standaard deviaties voor de twee modellen staan vermeld in TABEL 2.

De geschatte parameterwaarden zijn m.u.v. de schatting van K zeer stabiel. De parameter K , het percentage dieren dat bij aankomst direct doortrekt, heeft echter een standaard deviatie die 38 % van de geschatte waarde bedraagt. Het percentage dieren dat, als gevolg van het artefact in het Verhulst model, in MODEL 1 direct migreert is in in ieder geval laag (3.7 %).

Belangrijk zijn de parameterwaarden MAIN en SPREAD die het arriveren van de glasalen voor de sluis aangeven. Het proces van de aankomst is voor beide modellen gelijk gespecificeerd. Het is daarom mogelijk deze parameters te vergelijken.

Aangezien de gevonden parameterwaarden geen absolute uitkomsten zijn maar schattingen uitgaande van redelijke beginwaarden is het belangrijk te weten hoe de gevonden parameterwaarden elkaar beïnvloeden.

4.1.2. Variantie en onderlinge samenhang van de parameterschatters

In de TABELLEN 3 t/m 6 staan de correlatie-coëfficiënt matrices. Voor MODEL 1 is de parameter K van grote invloed op de gemiddelde acclimatisatieduur (MAD) en de spreiding bij aankomst (SPREAD).

Bij de drie versies van MODEL 2 zijn voor alle parameters betrouwbare schatters gevonden, de varianties zijn zeer klein en vertonen voor alle drie de uitwerkingen van het model eenzelfde patroon. De varianties van MAIN en SPREAD zijn voor MODEL 1 en MODEL 2 van eenzelfde grootte orde. De onderlinge beïnvloeding van de parameterwaarden bij MODEL 2 zijn verwaarloosbaar.

4.2. Modellen

4.2.1. Verklaarde variantie t.o.v.historische gegevens

De 'sum of squares' van modeluitkomsten min de vangstgegevens bedraagt 1.19 voor MODEL 1. Het model met een externe regulering (MODEL 2) wijkt voor de drie uitwerkingen hier niet erg van af ; voor 1, 3 en 10 steps resp. 0.98, 1.31 en 1.01. Deze waarden zijn, vermenigvuldigd met $\frac{1}{n}$, de 'unexplained variances' tussen modellen en vangstgegevens.

De 'total variances' wordt verkregen door de uitwerking van een tweetal hypothesen:

H_0: de glasaalabundantie voor de sluis is op elk tijdstip gelijk. Dit betekent dat op elk tijdstip 1/13 van de totale nachtvangst wordt gevangen.

H_1: de glasaalabundantie voor de sluis is een functie van de tijd. Op elk tijdstip wordt dan een percentage glasalen gevangen gelijk aan de 'houreffects' uit de analyse van de historische gegevens (TABEL 1).

'Total variance' wordt nu gegeven door de 'sum of squares' van de nulhypothese. Uit een deling van 'unexplained variance' door 'total variances' is het verklarende vermogen van de modellen gegeven.

MODEL 1 bezit een unexplained variance die 1.4 % van de total variance bedraagt. Het verklarend vermogen bedraagt dus 98.6 % .
De drie uitwerkingen van MODEL 2 verklaren eveneens een groot deel van de totale variantie (1,3 en 10 STEPS resp. 98.8 %, 98.4 % en 98.8%).

4.2.2. Validatie naar runs en tijdsinterval

Een statistische test kan uitkomst geven of verschillen in 'sum of squares' waarden voor de modellen bij wisselende aantallen Monte Carlo runs significant is (zie ook 3.4). De hypothese is dat alle monsters komen uit eenzelfde verdeling en daardoor dezelfde variantie bezitten. De variantieschatters zijn de 'sum of squares'. De gelijkheid van de schatters wordt getest met de 'variantie-ratio' of F-test.

$$F(v_1,v_2)=\frac{SS_1}{SS_2}$$

met SS_1 altijd de grootste van de twee varianties, bij het aantal vrijheidsgraden $v_1 = n_1-1$ en $v_2 = n_2-1$.

MODEL 1 en de drie uitwerkingen van MODEL 2 geven allen voor de verschillende aantallen Monte Carlo runs (10, 100 en 1000) geen significante verschillen. De berekende variantie-ratio's blijven onder de getabelleerde waarden van F 0.25(12,12)(Pearson and Hartley, 1958). Er is geen aanleiding de hypothese te verwerpen.
Een validatie voor wat betreft het tijdsinterval tussen de vangsten noodzaakt vangstgegevens voor een bemonstering met andere tijdsintervallen. De analyse van de historische gegevens geeft een 'houreffect' bij monsternames om het uur. Indien men deze analyse wil omzetten voor vangsten bij andere tijdsintervallen dan moet er gebruik

gemaakt worden van geïnterpoleerde waarden. Hieruit verkregen 'houreffects' hebben een grotere onnauwkeurigheid en validatie van de modellen met deze gegevens voor het betreffende tijdsinterval, groter of kleiner dan een uur, gaf significante verschillen.

4.3. Uitkomsten simulatie

4.3.1. Vergelijking aankomsttijden glasalen

In eerste instantie worden de modellen vergeleken door te kijken naar de waarden van de schatters voor de intrekparameters MAIN en SPREAD. Deelder (1952) maakt melding van het aanwezig zijn van glasalen voor de sluis, in het monstergebied, rond zonsondergang. De parameterwaarden MAIN en SPREAD (zie TABEL 2) zijn door toetsing aan de vangstgegevens geschat. Het piekuur van arriverende glasaal moet in overeenstemming zijn met de observaties en niet ver van de gemiddelde zonsondergang van het vangstseizoen liggen.

De aankomst van glasalen voor de sluis speelt zich voor MODEL 1 hoofdzakelijk af aan het begin van de avond. Bij MODEL 2 geldt dit ook wanneer het aantal steps dat doorlopen moet worden laag is. MODEL 2 met STEP=10 geeft een piekuur van arriverende glasalen rond drie uur 's middags. Voor 17.30 uur is reeds 68 % van de populatie gearriveerd. Dat dit arriveringspatroon zich in de praktijk ook voordoet is hoogst onwaarschijnlijk (pers.com. Dekker en van Willigen) en niet in overeenstemming met de beschreven observaties (Deelder, 1960). Let wel, de simulatie beperkt zich tot het tijdsinterval van 19.00 uur tot 7.00 uur waardoor er geen toetsing is voor de waarden van de parameterschatters buiten dit interval.

4.3.2. Abundantie, arriveren en doortrek glasalen bij simulatie

Kwalitatief:
FIG.2 geeft het verloop van aankomst, abundantie en doortrek als procentueel aandeel per tijdstip van een bemonsteringscyclus (19.00 t/m 7.00 uur).
In MODEL 1 (FIG.2a) is de aankomst van glasalen direkt in het begin van de avond maximaal. Bij de bepaalde gemiddelde acclimatisatieduur van ong. 7 uur (MAD in TABEL 2) is daarentegen de doortrek van glasalen aan het begin van de avond minimaal en neemt geleidelijk toe tot ongeveer 4 à 5 uur in de ochtend en nadien weer af. Deze processen resulteren in een abundantiecurve die gelijk is aan de historische vangstgegevens (zie 4.2.1.).

De simulatie met MODEL 2 en STEP=1 het extern gereguleerde model met een constante kansverdeling en een wachttijd (FIG.2b) geeft een aankomst van glasalen die ook in het begin van de avond het grootst is. De doortrek van glasalen, na een minimale verblijfsduur van een uur, kent een maximum nog voor middernacht.

FIG.2c geeft een simulatie volgens MODEL 2, maar dan met een minimale wachttijd in het monstergebied voor de sluis van drie uur (STEP=3). De glasalen arriveren in vergelijking met de bovenstaande versie van MODEL 2 meer gespreid en het piekuur van de aankomst is ook eerder in de avond. De doortrek naar het IJsselmeer is bij dit model rond middernacht maximaal.

Bij een vergelijking van de aankomstcurven (FIG.3) van de twee uitwerkingen van MODEL 2 valt op dat er geen overduidelijke vormverschillen zijn. Een vergelijking van deze twee krommen en de aankomstcurve van MODEL 1 geeft wel een duidelijk verschil in vorm. In het bemonsteringstijdvak, globaal van zonsondergang tot zonsopkomst, is het arriveren van glasalen het minst gespreid bij MODEL1.

Kwantitatief:
De gevolgen van een doortrek die geheel anders verloopt dan wat voorheen de vangstcurven deden vermoeden heeft consequenties voor de schatting van de doortrekkende aantallen. TABEL 7 geeft de door de modellen gesimuleerde aantallen glasalen die aanwezig zijn voor de sluis en doortrekken naar het zoete water, per tijdstip. De gevangen aantallen per tijdstip zijn vele malen hoger dan de doortrekkende aantallen per tijdstip. Indien men de nachttotalen van abundantie en doortrek beschouwd, blijkt dat in MODEL 1 de werkelijke doortrek slechts 10 % van de gevangen aantallen bedraagt. Bij een simulatie met model 2 is de abundantie voor de sluis ook een overschatting van de werkelijke doortrek. De emigratie naar het zoete water bedraagt voor het één en drie staps model resp. 29% en 22% van de totale nachtvangst.

5. DISKUSSIE

In de voorafgaande paragrafen is een uiteenzetting gegeven van twee model varianten voor de simulatie van de doortrek van glasalen door de sluizen van Den Oever naar het IJsselmeer. Motivering van deze studie is de veronderstelde vertraging in de bewegingscomponent van glasalen richting binnenwater in het monstergebied direct voor de sluizen. Dit is ook door Deelder (1960) op kwalitatieve wijze waargenomen.

Twee vertragende mechanismen zijn nader uitgewerkt in modellen. De twee modellen verschillen alleen qua type en mate van vertraging. Bij het afstemmen van de modellen op de vangstgegevens van de afgelopen 50 jaar wordt voor MODEL1 een gemiddelde wachttijd gevonden van meer dan 7 uur (TABEL 2). Deze waarde is ver verwijderd van de intuïtieve beginschatting welke gemaakt is naar aanleiding van de vangstdichtheid-tijd curve (FIG.1). In dezelfde curve staat echter ook de netto verandering per uur door middel van staafdiagrammen. Hieruit kan afgelezen worden dat de grootste netto verliezen (doortrek naar IJsselmeer overschrijdt aankomst uit zee) tussen 2 en 3 uur 's nachts plaats vindt. Dit stemt overeen met de verkregen resultaten van MODEL1.

Bij MODEL2 kan alleen gesproken worden van een minimale verblijfstijd voor de sluizen gelijk aan de parameter STEPS (1,3 en 10).

De gehanteerde modellen bevatten beiden echter artefacten. MODEL1 bezit een parameter voor directe emigratie naar het zoete water, een verschijnsel waarvan wordt verondersteld dat het in de praktijk niet optreedt. Het percentage dieren dat volgens het model direkt doortrekt blijft echter laag na toetsing aan de vangstgegevens maar de betrouwbaarheid van deze waarde is niet groot. Eveneens is de gemiddelde acclimatisatie duur negatief gecorreleerd aan K. Men moet zich daarom realiseren dat de verblijfstijd van glasalen in dit model beïnvloed wordt door de afwijking van het Verhulst model.

MODEL2 heeft bij alle versies een verplichte wachttijd. Het externe regulerende mechanisme wordt voorgesteld als een constante kansverdeling op het treffen van een gunstige gebeurtenis per tijdstip. Een wellicht betere benadering van de werkelijkheid verkrijgt men door in het model de mogelijkheid open te laten op het treffen van meer dan één gunstige gebeurtenis per tijdsinterval. Deze modelvariant is hier niet verder uit gewerkt. Des al niet te min is een verplichte wachttijd van enkele uren qua simulatie-uitkomsten niet strijdig met de vangstgegevens.

Aangezien literatuur over migratiepatronen van glasaal in de nabijheid van zoetwater in hoofdzaak kwalitatief is moeten we het al dan niet relevant zijn van de modellen toetsen aan waarnemingen omtrent het tijdstip waarop aan het begin van de avond voor de sluis glasalen worden waargenomen. Van belang zijn dan ook de geschatte parameterwaarden die de glasalenaankomst uit zee bepalen.

Het al dan niet reëel zijn van de modellen wordt vnl.bepaald door het tijdvak waarin de meeste glasalen arriveren (zie FIG.3). In artikelen over migratie van glasalen naar zoet

water bij de sluizen van Den Oever (o.a. Deelder, 1958, 1960, 1984) wordt melding gemaakt van een synchronisatie in aankomst van glasalen rond zonsondergang en een afname in de activiteit bij zonsopkomst (FIG.4).

Om te kunnen beoordelen of de modellen realistisch zijn t.a.v. het arriveren van glasalen voor de sluizen beoordelen we de parameters van de aankomst (MAIN en SPREAD) aan de hand van de tijdstippen van zonsondergang en de tijdsduur tot zonsopkomst (TABEL 8). De toetsing van de modellen geschiedde aan het gemiddelde van alle vangstgegevens, dus over het hele vangstseizoen, alle jaren (Dekker, 1986). In hetzelfde artikel zijn de geschatte maandeffecten op de totale jaarvangst gegeven. Hieruit volgt dat de maand april de belangrijkste bijdrage levert aan de gevonden jaartotalen. In deze maand gaat de zon gemiddeld onder om 19.33 uur (TABEL 8). Het MODEL 2 met STEP=10 heeft een gemiddelde aankomsttijd van 15.07 uur en moet op grond van deze parameterwaarde als niet reëel beschouwd worden. MODEL 1 heeft een gemiddelde intrek voor zonsondergang in april en de versie met STEP=3 van MODEL 2 heeft een gemiddelde arriveringstijd overeenstemmend met het tijdstip van zonsondergang in april. Hierbij moet worden opgemerkt dat een extern gereguleerde vertraging van een aantal uren de grootste spreiding in aankomst heeft.

Gezien de piektijden in aankomst van glasalen in de modellen en de zonsondergangen in het seizoen, is er geen voorkeur voor het type vertraging. Binnen de grenzen van het bemonsteringstijdvak voldoen beide modellen.

In beide simulaties wordt de verlate doortrek gezien als een gevolg van een enkel vertragend proces. Men moet zich realiseren dat in de praktijk beide en eventueel andere processen gelijktijdig een rol kunnen spelen. Indien het arriveren van glasalen in de praktijk overeenstemt met een van de modellen moeten we dit vertalen naar een doorslaggevende betekenis van het externe of interne vertragingsmechanisme.

De aankomstcurve van MODEL 1 (een piek vroeg in de avond en weinig spreiding) zou van doorslaggevende betekenis kunnen zijn in het begin van het glasalen seizoen. De zon gaat in maart gemiddeld om 18.41 uur onder en de gemiddelde aankomsttijd bij MODEL 1 is 18.21 uur. Het is niet ondenkbaar dat fysiologische aanpassingen tot euryhalien organisme beïnvloed worden door de temperatuur van het water. Deelder (1952) spreekt van transitiegebieden waar de glasalen een fysiologische verandering ondergaan en stelt dat: "... *in het bijzonder later in het seizoen deze gebieden geheel afwezig kunnen zijn.*"

FIG.4 geeft de gemiddelde watertemperaturen van de afgelopen 50 jaar gemeten te Urk (IJsselmeer) en te Den Oever (Waddenzee). Heermans en van Willigen (1982) geven aan dat een minimale watertemperatuur van 4 à 5 °C. noodzakelijk is voor het aantreffen van glasalen voor de sluis. In februari is deze temperatuur voor het buitenwater bereikt maar het binnenwater blijft hier onder. Het temperatuursverschil tussen binnen- en buitenwater is evident en deze temperatuursprong kan een barrière vormen voor net gearriveerde glasalen en acclimatisatie vertragen. Later in het seizoen, vanaf april, zien we dat de temperatuur van het binnenwater die van de Waddenzee overtreft hetgeen de fysiologische processen direct voor de uitmonding van het zoete water kan verkorten en externe factoren een overhand gaan spelen in de doortrek.

De essentie van dit werk zijn de geleverde reële simulaties van het migratieproces van glasalen bij een plotselinge overgang van twee watertypen. Een definitieve keuze tussen de twee modellen kan niet gemaakt worden. Beide modellen geven echter aan dat een vertraging voor de sluizen zeer wel mogelijk is. Veldexperimenten zullen moeten uitwijzen welke regulerende mechanismen van doorslaggevend belang zijn en of er een verschuiving gedurende het seizoen plaatsvindt.

Experimenten moeten zich richten op het arriveringspatroon van glasalen uit zee. Bekendheid hierover en optredende dichtheden voor de sluis geven een beeld over het migratiepatroon van de glasalen en daarmee de werkelijke doortrek naar het IJsselmeer per

tijdseenheid (zie ook Gascuel, 1986). Een eenvoudig merk- terugvangst experiment kan volstaan:
Aan het begin van het bemonsteringstijdvak (een nacht) zet men een in omvang bekende gemerkte populatie glasalen uit direkt voor een zoetwateruitmonding waar doortrek naar binnenwater onmogelijk is. Vervolgens bevist men herhaaldelijk deze plaats (bijv. met een kruisnet) om de verdunning van de gemerkte populatie, daarmee het arriveren van niet gemerkte exemplaren, vast te stellen.

Aangezien de doortrek belemmerd is hoeven deze glasalen niet noodzakelijkerwijs nog voor 100 % aan zout water gewend te zijn. Mits de glasalen nog geen gedragsverandering hebben ondergaan (o.a. scholingsgedrag) kunnen glasalen van elke willekeurige bemonsteringsplaats na merking dienst doen.

De omvang van de populatie moet zodanig zijn dat gedurende de terugvangsten aan de eind van de nacht een gering percentage gemerkte exemplaren zich in de vangsten bevindt. Dat dit er niet erg veel hoeven te zijn wordt geillustreerd door TABEL 7. Ondanks de hoge totale nachtvangst blijkt de gesimuleerde doortrek bijzonder laag te zijn. In MODEL 1 is de totale doortrek slechts 10 % van de totale vangst. Bij wijze van spreken worden de glasalen voor de sluis 10 keer gevangen. De procentuele verhouding tussen totale vangst en totale doortrek is bij MODEL 2 iets gunstiger (22 en 29 %) maar er blijft sprake van een overschatting als men totale vangst als doortrek beschouwd. Opmerkelijk zijn in dit verband ook de lage vangsten aan de zoetwaterkant van de sluis (Dekker, pers. com.). In het verleden werd wel verondersteld dat deze relatief zeer lage vangstdichtheid moest worden toegeschreven aan het in de grond kruipen van de binnenkomende glasalen. De simulatie geeft echter een zeer goede verklaring voor deze lage vangsten, waardoor het niet noodzakelijk is aan te nemen dat dieren in de grond schieten.

Wel zou het wenselijk zijn een monsterplaats te kiezen zodanig dat bemonstering steeds een evenredig deel van de aanwezige populatie treft, aangezien de modellen uitgaan van een populatie die homogeen verdeeld is in het gebied voor de zoetwaterpassage.

Een vergelijking van de merk-terugvangst experimentuitkomst met kruisnetvangsten op een plaats met een niet versperde doorgang naar zoet water geeft inzicht over de gemiddelde vertraging in migratie. Deze vergelijking moet meerdere keren in een vangstseizoen gemaakt worden aangezien belangrijke omgevingsfactoren als zonnestand en watertemperatuur en watertemperatuursverschillen over het vangstseizoen veranderen en van invloed kunnen zijn op het type en de mate van vertraging.

De uitkomst van het merk-terugvangst experiment zal naast het kwantificeren van glasalenaankomst uit zee tevens inzicht geven in de bruikbaarheid van de twee modellen en daarmee de uiteindelijke doortek per tijdseenheid naar het zoete water.

6. LITERATUURLIJST

Boëtius, J. and Harding, E.F., 1985 - A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. Dana, vol. 4:129-162.

Burden, R.L., Faires, J.D. and Reynolds, A.C., 1981 - Numerical Analysis. Boston,Massachusetts, 598 pp.

McCleave, J.D., 1979 - Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. J. Fish. Biol., 16:445-452.

Creutzberg, F., 1958 - Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature, vol. 181:857-858.

Creutzberg, F., 1961 - On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Netherlands Journal of Sea Research, 1:257-338.

Deelder, C.L., 1952 - On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 18(2): 187-218.

Deelder, C.L., 1958 - On the behavior of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. J. Cons. Perm. Explor. Mer, 24(1):136-146.

Deelder, C.L., 1960 - Ergebnisse der Höllandischen Untersuchungen über glasaalzug. Arch. Fischereiwiss., 11(1):1-10.

Deelder, C.L., 1984 - Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries synopsis No. 80 second ed.

Dekker, W., 1986 - Regional variation in glass eel catches; an evaluation of multiple sample sites. Vie et Milieu, 36:251-254.

Dekker, W., 1987 - De rode aalstand van het IJsselmeer. Visserij no. 2:97-102.

Desaunay, Y., Guerault, D., and Gascuel, D.,1987 - On the use of available data for an estimate of Glass-eel recruitment. CEPI/F.A.O.

Gascuel, D., 1985 - Etude de la migration estuarienne des civelles (*Anguilla anguilla* L.). Groupe de travail Anguille - CECPI/F.A.O.

Gascuel, D., 1986 - Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 40:321-326.

Heermans, W., and v. Willigen, J.A., 1982 - Onderzoek naar de lengtesamenstelling, het gewicht en het voorkomen van naar Nederlandse binnenwateren trekkende glasaal *Anguilla anguilla* L. Neth. Inst. Fish. Inv. internal report, ZA 82.01.

Kleerekoper, H., 1982 - The role of olfaction in the orientation of fishes. In: Chemoreception in fishes,pp.199-225. Ed. T.J. Hara, Elsevier Scientific Publication Company, Amsterdam, The Netherlands.

Moriarty, C., 1983 - Age determination and growth rate of eels, *Anguilla anguilla* (L.). J. Fish. Biol., 23:257-264.

Moriarty, C., 1986 - Variations in elver abundance at European catching stations from 1938 to 1985. Vie et Milieu, 36(4):233-235.

Myers, G.S., 1949b - Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. Copeia, 1949:89-97.

Pearson, E.S. and Hartley, H.O., 1958 - Biometrika Tables for Statisticians, Vol. 1. Cambridge University Press. 123 pp.

Ricker, W.E., 1975 - Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 191. Ottawa, 382 pp.

Sörensen, I., 1950 - An investigation of some factors Effecting the upstream Migration of the eel. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 32:126-132.

Tesch, F.W., 1977 - The eel. Chapman & Hall, London, 434 pp.

Wichman, B.A. and Hill, I.D., 1982 -" A Pseudo-Random Number Generator". NPL report, DITC, 6/82.

APPENDIX I - MONTE CARLO PROCEDURE, ASELEKTE TREKKING UIT DE POISSONVERDELING

De pseudo-random generator is een functie URAND die homogeen verdeelde pseudo-random getallen genereerd op het interval [0,1) met een zeer lange cyclus-lengte (ong. 6.96E+12, auteurs: Wichman & Hill (1982) aangepast voor VAX-VMS-4.3 door F.Storbeck).

Het omzetten van de random getallen uit een uniforme-verdeling naar random aantallen uit de Poisson-verdeling (een pseudo-computerprogramma).

step 1 $p = e^{-\lambda}$
step 2 sum = p
step 3 select random number : set u = URAND
step 4 while (sum <= u) do step 5-7
step 5 $p = p \frac{\lambda}{(n + 1)}$
step 6 n = n + 1
step 7 sum = sum + p
step 8 stop

Op deze manier is n het aantal uit de Poisson-verdeling Step 4 voorkomt dat de cumulatieve frequentieverdeling van Poisson ≥1 wordt.

APPENDIX II - ACCLIMATISATIE VOLGENS HET VERHULST MODEL

op tijdstip t verdwijnt de fractie;

$$\frac{1}{1+e^{-a(t-(t_{ar}+MAD))}} \qquad (1)$$

op tijdstip t+1 verdwijnt;

$$\frac{1}{1+e^{-a((t+1)-(t_{ar}+MAD))}} \qquad (2)$$

resterende fractie op t+1 is;

$$1 - \frac{1}{1+e^{-a(t-(t_{ar}+MAD))}} \qquad (3)$$

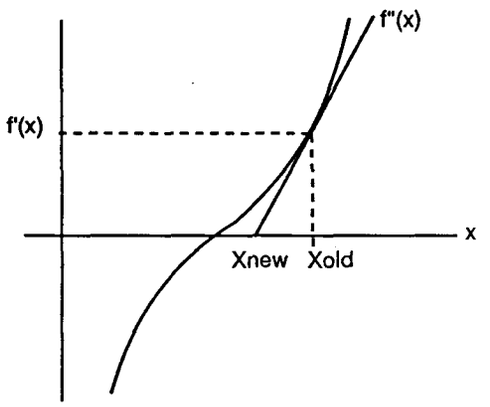
het percentage beesten dat verdwijnt op tijdstip (t+1), na de verliezen die plaatsgevonden hebben op tijdstip (t), wordt gegeven door de fractie die op (t+1) verdwijnt (2) minus de fractie al verdwenen op tijdstip (t) (1) gedeeld door de de nog overgebleven fractie (3). Na vereenvoudiging van de breuk wordt de emigratie -fractie op t_n;

$$\frac{1-e^{-a}}{1+e^{-a(t_n-(t_{ar}+MAD))}} \qquad (4)$$

Het resterende aantal glasaal op tijdstip t, van een groep die gearriveerd is op t_{ar}, wordt gegeven door;

(1 - emigratiefractie(4)) . aantal nog aanwezig op t-1.

APPENDIX III - DE DISCRETE NEWTON-RAPHSON METHODE, EEN DIFFERENTIE-QUOTIENT METHODE VOOR BENADERING VAN NULPUNTEN VAN POLYNOME FUNCTIES



$$f''(x) = \tan \alpha = \frac{f'(x)}{\delta x}$$

$$\delta x = \frac{f'(x)}{f''(x)}$$

$$X_{new} = X_{old} - \delta x$$

$$X_{new} = X_{old} \frac{f'(x)}{f''(x)}$$

DOEL : het bepalen van een oplossing waarvoor geldt dat f'(x)=0 gegeven de intuitieve beginschatting voor de parameter (p_0).
INPUT : beginschatting, tolerantiewaarde (TOL), maximum aantal iteraties (N_0).
OUTPUT : geschatte oplossing X_{new} of foutmelding.
METHODE: De procedure wordt gestart met het gelijkstellen van X_{old} aan p_0 (de intuitieve beginwaarde). De X_{new} wordt berekend door :

$$X_{new} = X_{old} - \frac{f'(x)}{f''(x)}$$

Bij $| X_{new} - X_{old} | > TOL$:

Indien het verschil tussen X_{old} en X_{new} groter is dan de tolerantiewaarde (TOL) en het maximum aantal iteraties (N_0) nog niet bereikt wordt de procedure herhaald. De procedure wordt dan gestard met een nieuwe waarde voor X_{old} (opgewaardeerd tot de uitkomstwaarde X_{new} van de voorafgaande iteratie). De teller van het aantal iteraties wordt met een verhoogd.
Indien het verschil tussen X_{old} en X_{new} groter is dan de tolerantiewaarde en het maximum aantal iteraties bereikt is wordt de procedure gestopt met de mededeling dat er geen optimale parameterwaarde gevonden is.

Bij $| X_{new} - X_{old} | \leq TOL$:

De procedure wordt succesvol beindigt en de geschatte optimale parameterwaarde (X_{new}) gegeven.
Voor een intuitieve benadering gebaseerd op Taylors reeksontwikkeling om de vergelijking f'(x) = 0 op te lossen wordt verwezen naar Burden et.al.,1981, pg 34.

APPENDIX IV - LIJST MET GEBRUIKTE BEGRIPPEN

MODEL 1.	Acclimatisatie model, fysiologische aanpassing van de populatie volgens een normale verdeling met een wachttijd.
MODEL 2	Extern gereguleerd model, een constante kans op doortrek met een wachttijd.

model parameters:

MAIN	MAIN arrival hour, het gemiddelde arriverings-tijdstip van de glasalenpopulatie die tussen 19.00 uur en 7.00 uur aanwezig is voor de sluis.
SPREAD	Spread, de spreiding in de aankomst van glasalen uit zee.
MAD	Mean Acclimatization Duration, de gemiddelde acclimatisatie-duur van glasalen in het monstergebied voor de sluis (bij MODEL 1).
STEP	Minimale verblijfsduur van glasalen in het monstergebied voor de sluizen en tevens het aantal stappen die de vissen moeten treffen alvorens door te trekken naar het zoete water (bij MODEL 2).
K	Percentage glasalen dat bij aankomst direkt verdwijnt door emigratie naar het zoete water, eveneens het percentage dieren dat aan het eind van het bemonsteringstijdvak niet doortrekt naar het binnenwater (bij MODEL 1).
PROBABILITY	Probability, de kans op het treffen van een STEP, m.a.w. het treffen van een gunstige gebeurtenis noodzakelijk voor de doortrek naar het zoete water.

Overige symbolen:

C	Vastgesteld aantal glasalen arriverend op het MAIN arrival hour (bij MODEL 1).
t_{ar}	Tijdstip waarop glasalen arriveren in het monstergebied (bij MODEL 1).
a	Hellingscoëfficiënt van de acclimatisatiekromme, bepaald door K en MAD (bij MODEL 1).
N_t	Aantal individuen aanwezig op tijdstip t.
SS	'Sum of Squares' van, tenzij anders vermeld, het gekwadrateerde verschil van abundantie op basis van model en abundantie op basis van historische vangstgegevens.
n	Aantal steekproeven, m.a.w. het aantal bemonsteringen in een nacht.
v	Vrijheidsgraden F-test.
f	Functie.

TABEL 1. 'Estimated Houreffect' en relatieve abundantie van glasalen voor de sluizen van Den Oever (gemiddeld over het totale vangstseizoen, naar Dekker, 1986).

HOUR	HOUREFFECT	ABUNDANCE (%)
19.00	-0.5	3.995
20.00	-0.1	5.959
21.00	0.2	8.044
22.00	0.4	9.825
23.00	0.5	10.859
0.00	0.5	10.859
1.00	0.5	10.859
2.00	0.4	9.825
3.00	0.2	8.044
4.00	0.1	7.279
5.00	-0.1	5.959
6.00	-0.3	4.879
7.00	-0.6	3.615

TABEL 2. Uiteindelijke parameterschattingen voor beide modellen (in uren en minuten voor MAIN, SPREAD en MAD).

	MODEL 1	MODEL 2		
parameter.		step=1	step=3	step=10
MAIN	18.21 ± 0.02	20.42 ± 0.01	19.37 ± 0.01	15.07 ± 0.02
SPREAD	3.16 ± 0.02	3.55 ± 0.02	4.19 ± 0.02	5.06 ± 0.02
MAD	7.16 ± 0.14			
K	3.73 ± 1.36			
PROBABILITY		0.23 ± 0.0	0.37 ± 0.0	0.58 ± 0.0

TABEL 3. Correlatie-coëfficiënten parameters Model 1:

	MAD	K	MAIN	SPREAD
MAD	-	-0.9	-0.3	-0.7
K	-0.9	-	0.3	0.6
MAIN	-0.3	0.3	-	0.2
SPREAD	-0.7	0.6	0.2	-

TABEL 4. Correlatie-coëfficiënten parameters Model 2-1:

	PROBABILITY	MAIN	SPREAD
PROBABILITY	-	0	0
MAIN	0	-	-0.1
SPREAD	0	-0.1	-

TABEL 5. Correlatie-coëfficiënten parameters Model 2-3:

	PROBABILITY	MAIN	SPREAD
PROBABILITY	-	0	-0.1
MAIN	0	-	0
SPREAD	-0.1	0	-

TABEL 6. Correlatie-coëfficiënten parameters Model 2-10:

	PROBABILITY	MAIN	SPREAD
PROBABILITY	-	0	0
MAIN	0	-	0
SPREAD	0	0	-

TABEL 7. Gesimuleerde abundantie en emigratie van glasalen voor de sluizen van Den Oever. Ter illustratie in aantallen per tijdstip.

TIME	ABUNDANCE			EMIGRATION		
	Model 1	Model 2		Model 1	Model 2	
		step=1	step=3		step=1	step=3
19.00	18	14	18	1	4	1
20.00	36	26	35	1	8	3
21.00	48	36	49	1	9	5
22.00	58	43	58	2	13	7
23.00	63	46	63	3	14	10
00.00	63	47	60	4	13	12
01.00	60	45	56	5	13	12
02.00	56	42	49	6	12	11
03.00	50	36	42	7	10	12
04.00	42	31	35	8	9	10
05.00	34	25	28	8	8	9
06.00	27	20	27	7	6	9
07.00	21	16	21	6	5	7
TOTAL	576	427	541	59	124	118

TABEL 8. Tijden zonsondergang en tijdsduur tot zonsopkomst in MET (in uren en minuten, bron: getijdetafels voor Nederland, Staatsuitgeverij, 1982).

MAAND	ONDER	TIJDSDUUR TOT OPKOMST
FEBRUARI	17.52 ± 0.15	14.03 ± 0.30
MAART	18.41 ± 0.15	12.13 ± 0.35
APRIL	19.33 ± 0.15	10.13 ± 0.34
MEI	20.26 ± 0.15	8.19 ± 0.30
JUNI	21.00 ± 0.04	7.18 ± 0.05

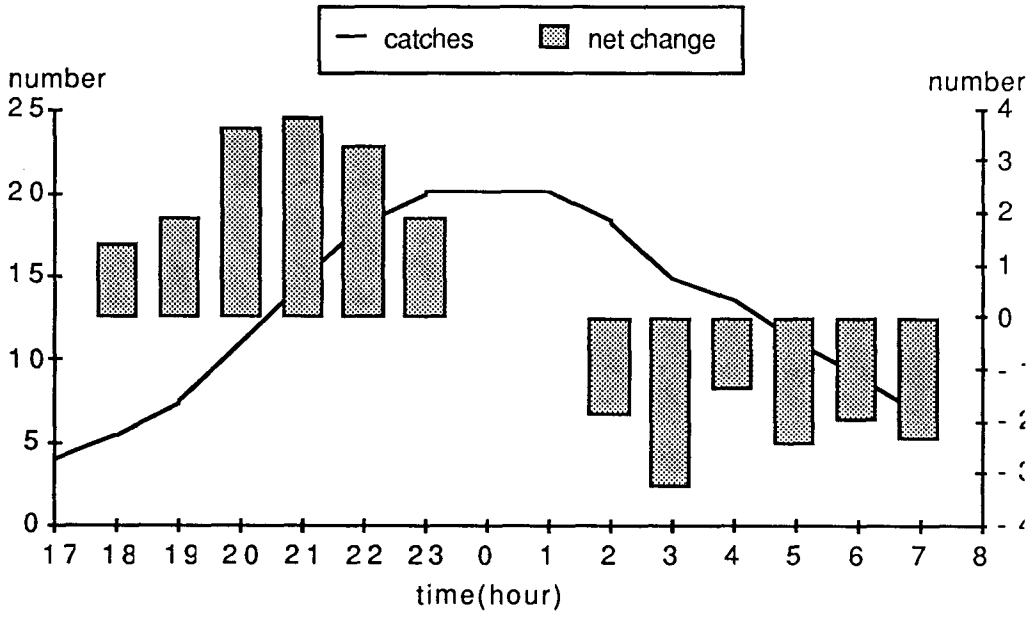


FIG.1. Gemiddeld aantal glasalen aanwezig in de vangsten (naar Dekker, 1986). In de staafdiagram (ref. rechteras) de netto verandering in aantallen per uur.

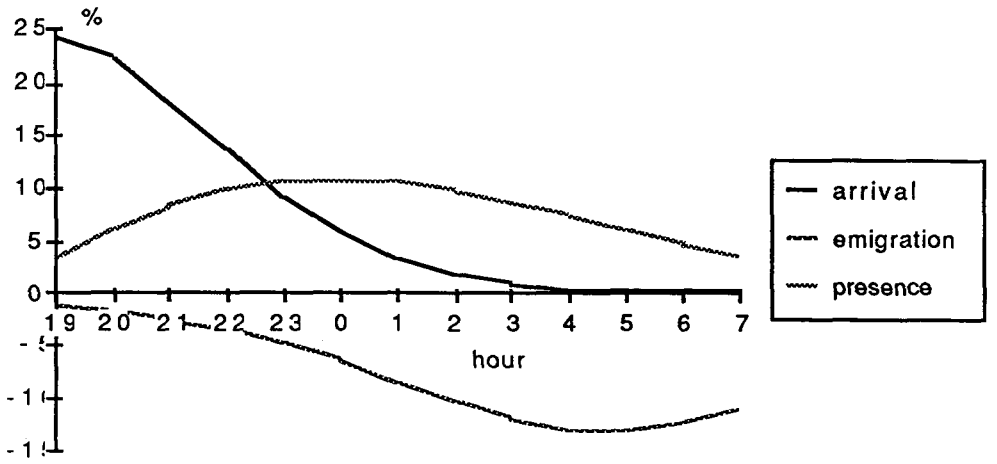


FIG. 2a. Relatieve abundantie, aankomst en doortrek bij intern gereguleerde vertraging (MODEL 1).

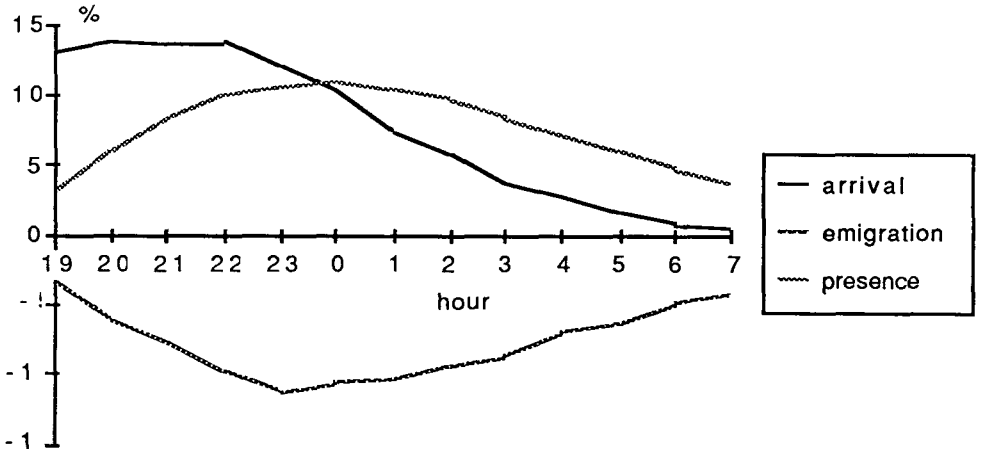


FIG. 2b. Relatieve abundantie, aankomst en doortrek bij een extern gereguleerde vertraging van minimaal 1 uur (MODEL 2 STEP=1).

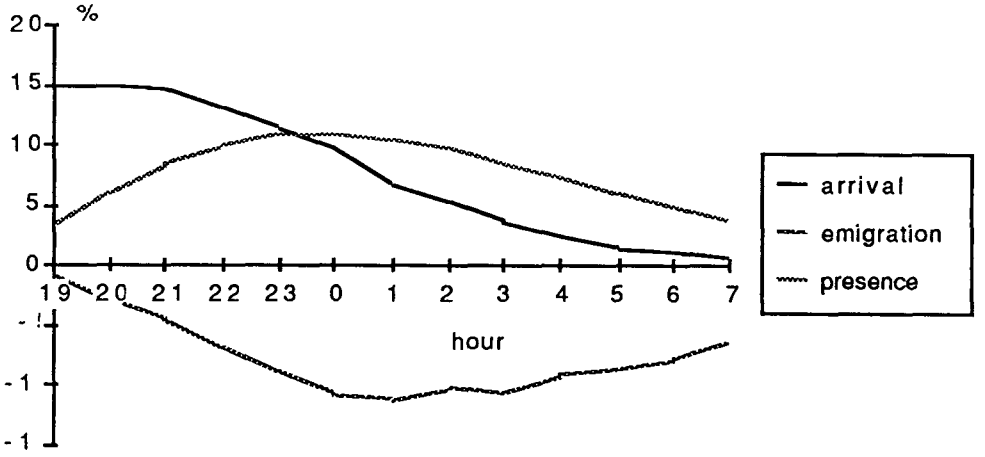


FIG. 2c. Relatieve abundantie, aankomst en doortrek bij een extern gereguleerde vertraging van minimaal 3 uur (MODEL 2 STEP=3).

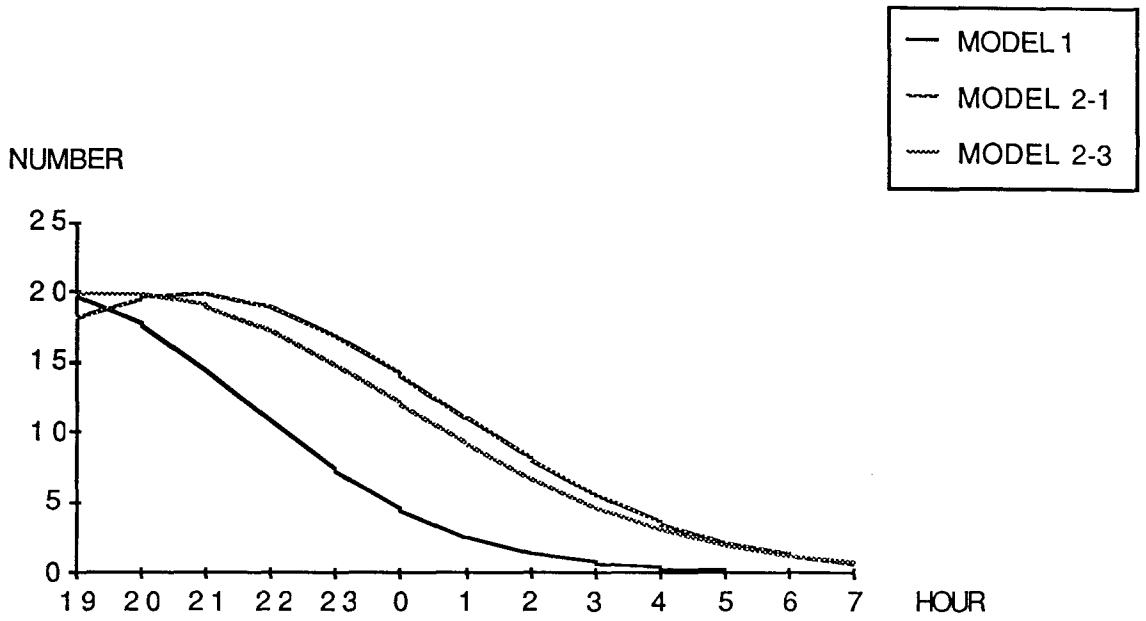


FIG. 3. Arriverende aantallen glasaal per tijdseenheid in het monstergebied voor de sluizen, gesimuleerd met drie modelsituaties (aantallen gebaseerd op een gemiddelde aankomst van 20 stuks op het piekuur).

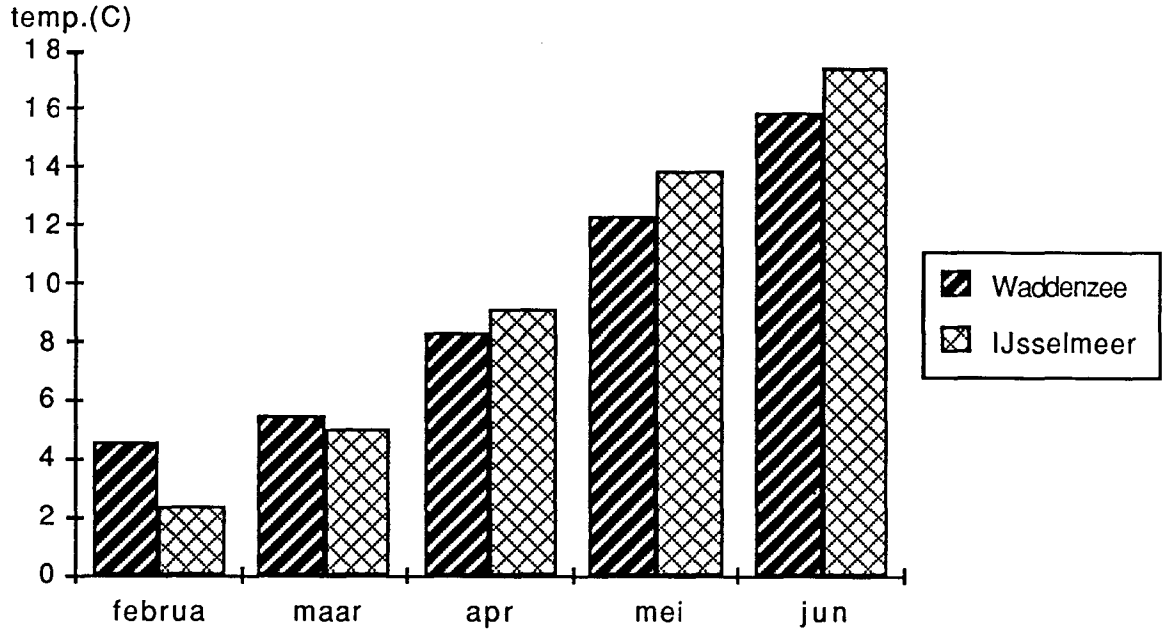


FIG. 4. Gemiddelde watertemperaturen 1937-1986, indien t >0, voor de Waddenzee (Den Oever) en het IJsselmeer (Urk) (bron: Dekker).

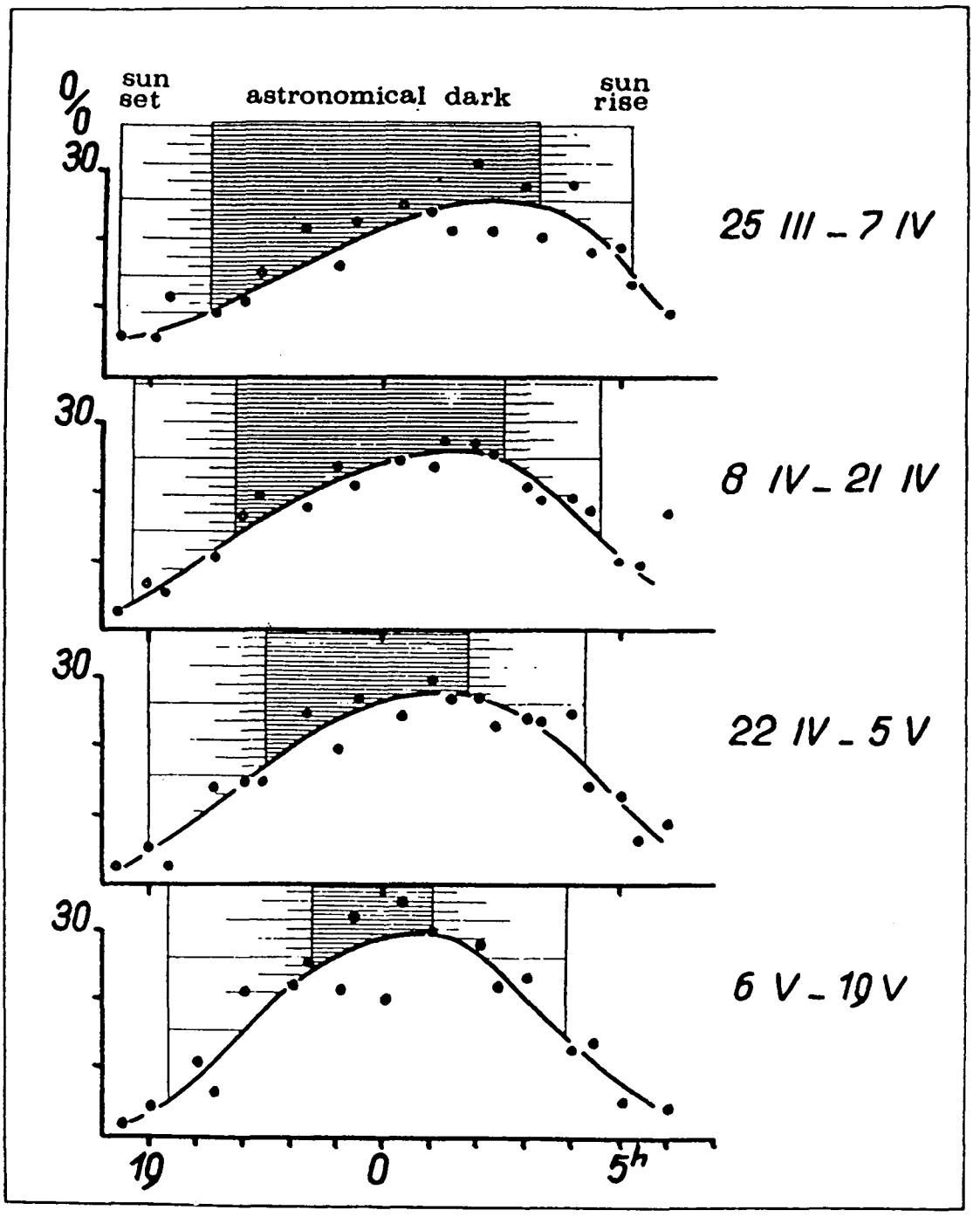


FIG. 5. The average course of the nightly activity of the elvers at Den Oever in four successive fortnights, 1938-1949 (uit: Deelder, 1952 figure 2).