

**FOOD, FEEDING AND GROWTH OF THE EEL (*Anguilla anguilla* L.)
IN A DUTCH EUTROPHIC LAKE**

ONTVANGEN

03 MAART 1973

CB-KARDEX

BIBLIOTHEEK
LANDBOUWUNIVERSITEIT
WAGENINGEN

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS



0000 0261 8896

40951

Promotor: dr. J.W.M. Osse, hoogleraar in de algemene dierkunde

NN08201, 1204

HENRIK W. DE NIE

FOOD, FEEDING AND GROWTH OF THE EEL (*Anguilla anguilla* L.)
IN A DUTCH EUTROPHIC LAKE

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.C. Oosterlee,
in het openbaar te verdedigen
op vrijdag 18 maart 1988
des namiddags te vier uur in de aula
van de Landbouwuniversiteit te Wageningen

15N208923

STELLINGEN

1. De opvallende rol van een toppredator in het structureren van de visfauna in hypertrofe wateren (Lammens, 1986) is een gevolg van een vereenvoudiging van het ecosysteem, waarin door de geringe diversiteit in het aanbod van voedselorganismen, het aantal opties voor overlevingsstrategieën is teruggebracht.
2. De gemiddelde lengtegroei van alen in grote ondiepe eutrofe meren in Nederland is nooit hoger dan 50 mm per jaar.
3. Gewone regressieberekening heeft de voorkeur boven de functionele regressie (Ricker, 1975) als de variatie en/of meetfout rondom de eerste variabele (X) aantoonbaar kleiner is dan rondom de tweede variabele (Y) (Sokal & Rohlf, 1981).
4. Het begrip niche bevordert een statische beeldvorming van het ecosysteem. Daarom is het ongeschikt om als leidraad te dienen voor verder ecologisch onderzoek aan veranderingsprocessen in de interactie tussen verschillende organismen op verschillende trofische niveau's. Het onderzoek heeft meer baat bij nauwkeuriger geformuleerde mechanismen die van belang zijn bij foerageren en ontwijken van predatie. Een "general foraging model" (Mangel & Clark, 1986) is daarbij een goede stimulans voor verder en goed geïntegreerd ecologisch onderzoek.
5. De bestudering van het foerageergedrag van de aal en de functioneel-morfologische kenmerken van de daarbij betrokken delen (kaken, kopspieren, sensoren van kop en mond) hebben tot nog toe onvoldoende aandacht gekregen. Dergelijk onderzoek kan een belangrijke bijdrage leveren aan de verklaring van het in de tijd variërende dieet van deze soort.
6. Noch bij de praktijk, noch bij de regelgeving van de bevissing op aal in de Nederlandse wateren, wordt rekening gehouden met een aandeel in de overleving van de paaiende populatie in de Atlantische Oceaan. Vanuit het standpunt van rationele bevissing en bescherming van de soort zijn internationale afspraken noodzakelijk.
7. Het ontbreken van het woord vis in het register en tekst van het leerboek "Aquatische oecologie" van J. Ringelberg wekt de indruk dat de bestudering van de specifieke rol van vissoorten in het aquatisch ecosysteem niet tot de limnologie behoort.
8. Het effect van acties tot natuur- en milieubehoud is vaak het grootst als het nuttigheidsaspect, vaak in termen van geld, wordt benadrukt. Naast de vaardigheid om dit "wapen" te hanteren behoort de reflectie op ethische en esthetische beginselen die ten grondslag liggen aan het streven naar natuurbehoud, tot de intellectuele bagage die een (agrarische) universiteit aan studenten moet meegeven.

9. In de communicatie tussen wetenschappers ontbreekt vaak inzicht in processen van kennisoverdracht en leerpsychologie. Daarom zijn sommige onderdelen van wetenschappelijke bijeenkomsten eerder gaapverwekkend dan intellectueel stimulerend.

10. Als een ethisch beginsel over de relatie mens en dier en geen politiek opportunisme ten grondslag ligt aan het stellen van regels aan slachthuizen, onderzoek met proefdieren, visserij en jacht en het maken van andere wetten ten behoeve van de dierenbescherming, dan is het aanmoedigen door de overheid van de hengelsport strijdig met dit beginsel.

11. Het zoeken naar alternatieven voor het gebruik van tropisch hardhout en een opwaardering van de productiefunctie van het naaldbos kunnen een Nederlandse bijdrage zijn aan het wijs gebruik van het tropisch regenbos.

12. Uit oogpunt van sportiviteit, bestrijding van geluids-overlast, het schadelijk effect van metallisch lood op het milieu en de aard van de verwondingen dieren toegebracht, ligt het meer voor de hand om in de Jachtwet het jachtgeweer te verbieden dan de pijl en boog (zoals nu het geval is).

Literatuurverwijzing

Coles, John 1973. Archaeology by experiment. Hutchinson & Co. Londen. 182 p.

Lammens, E.H.R.R., 1986. Interactions between fishes and structure of fish communities in Dutch shallow eutrophic lakes. Proefschrift LU Wageningen 100 p.

Mangel, M. & Clark, C.W., 1986. Towards a unified foraging theory. Ecology 67:1127-1138.

Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin 191 Dept. of the environment Ottawa 382 p.

Ringelberg, J. 1976. Aquatische oecologie in het bijzonder van het zoete water. Bohn, Scheltema & Holkema Utrecht. 240 p.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1981. Biometry. 859 p.

Werkgroep Behoud Tropisch Regenwoud, 1985. Gebruik van en alternatieven voor tropisch hout. Publicatierreeks Milieubeheer 85 Min. VROM Den Haag 207 p.

Stellingen behorende bij het proefschrift 'Food, feeding and growth of the eel (*A. anguilla* L.) in a Dutch eutrophic lake' van Henrik W. de Nie.

Wageningen, 18 maart 1988

Wie denkt dat hij 't gevonden heeft,
die heeft niet goed gezocht

(vrij naar Rutger Kopland)

INHOUD

I.	INLEIDING EN SAMENVATTING VAN HET PROEFSCHRIFT	1
II.	DE BIOLOGIE VAN DE AAL (<u>Anguilla anguilla</u>).....	14
III.	DE BETEKENIS VAN ZOETWATERMOSSSELS IN HET VOEDSEL VAN DE AAL.....	25
	H.W.de Nie, 1982. A note on the significance of larger bivalve molluscs (<u>Anodonta</u> spp. and <u>Dreissena</u> sp.) in the food of the eel (<u>Anguilla</u> <u>anguilla</u>) in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95:307-310.	
IV.	VOEDSEL, PERIODICITEIT IN HET FOERAGEERGEDRAG EN EEN SCHATTING VAN DE VOEDSELCONSUMPTIE VAN AAL.	29
	H.W. de Nie, 1987. Food, feeding periodicity and consumption of the eel, <u>Anguilla anguilla</u> (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). Archiv für Hydrobiologie 109:421-443.	
V.	FOERAGEERGEDRAG VAN AAL IN AQUARIA	52
	Heerdt, G. ter & H.W. de Nie, 1987. A note on the feeding behaviour of the eel <u>Anguilla anguilla</u> (L.) in aquaria. Archiv für Hydrobiologie 109:471-475.	
VI.	DE GROEI VAN AAL	57
	H.W. de Nie. The growth of the European eel (<u>Anguilla anguilla</u> L.) in the Tjeukemeer. (Aangeboden aan Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Research).	
VII.	VERANDERINGEN IN DE ECOLOGISCHE NIS VAN BRASEM EN AAL DOOR TUSSENKOMST VAN DE PREDATIE VAN SPIERING OP DAPHNIA	81
	E.H.R.R. Iamens, H.W. de Nie, J. Vijverberg & W.L.T. van Densen, 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (<u>Abramis brama</u>) and eel (<u>Anguilla anguilla</u>) mediated by predation of smelt (<u>Osmerus eperlanus</u>) on <u>Daphnia hyalina</u> . Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 42(8):1342-1351.	

VIII. VERSPREIDINGSPATRONEN VAN HET ZOOPLANKTON 91

H.W.de Nie, H.J.Bramley & J.Vijverberg, 1980.
Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer,
The Netherlands. Journal of Plankton Research
2:317-334.

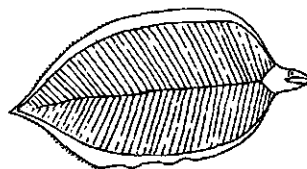
IX. DE BETEKENIS VAN HET AALONDERZOEK IN HET
GEHEEL VAN HET SUBSYSTEEMMODEL 109

Fryske gearfetting 125

Summary 126

Dankwoord 128

Curriculum vitae 129



I. INLEIDING EN SAMENVATTING VAN HET PROEFSCHRIFT

1. HISTORIE VAN HET ONDERZOEK

Deze studie is het verslag van onderzoek naar de interacties tussen aal, *Anquilla anquilla* met zijn voedselorganismen en de interacties tussen aal met andere vissoorten in het Tjeukemeer. Sinds 1966 wordt in dit meer ecologisch onderzoek verricht door het Limnologisch Instituut van de Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen. Het aalonderzoek startte in 1979 en sloot aan bij een bestaande onderzoekstraditie.

Het onderzoek aan het meer begon als onderdeel van het groot opgezette International Biological Program (IBP). Dit programma beoogde inzicht te krijgen in de plantaardige en dierlijke productie van een groot aantal ecosystemen op diverse plaatsen op aarde, zowel op het land als in het water. De (biologische) produktie is gedefinieerd als het gewicht aan plantaardige of dierlijke biomassa van één soort of groep van soorten, dat gedurende een bepaalde tijd (groeiseizoen) wordt gevormd, inclusief het verlies (bijv. door sterfte of door predatie). De produktiviteit is deze hoeveelheid organische stof, gedeeld door de periode waarover men de produktie beschouwt. Dit zijn de algemene definities voor produktie en produktiviteit. Voor de produktiemeting aan verschillende soorten of groepen van organismen, zoals bijvoorbeeld riet, algen, watervlooien, vlokreeften, spieringen of visotters bestaan onderling zeer verschillende waarnemingsmethoden en meettechnieken. De nauwkeurigheid wordt in alle gevallen beperkt door de mogelijkheden van de toegepaste meetmethode. Daarbij wordt gestreefd naar een zo groot mogelijke onderlinge vergelijkbaarheid van de produktiecijfers.

Het onderzoek van 1968-1974 (eerste fase)

In de periode tijdens en kort na de start van het IBP-programma, tussen 1968 - 1974 (eerste fase) ging het er voornamelijk om een indruk te krijgen van de hoeveelheden geproduceerd materiaal door verschillende groepen van planten en dieren (Beattie et al., 1972). Al spoedig bleek dat zowel de plantaardige als de dierlijke produktie van het Tjeukemeer voornamelijk in het open water plaatsvond. Het aandeel van de plantaardige en dierlijke produktie in de begroeide oeverzone is slechts enkele procenten van het totaal. De rietbedden besloegen in 1966 11,4 ha, dit is 0,54% van het Tjeukemeeropervlak (de Bruin, 1967).

De plantaardige en dierlijke produktie werden gelijktijdig onderzocht, zodat onderzoek naar de relatie plant-dier binnen de mogelijkheden lag. Echter, het botanisch en het zoölogisch onderzoek ontwikkelden zich langs (praktisch gezien) gescheiden wegen. In 1976 werd deze scheiding organisatorisch een feit met de oprichting van de werkgroep "algologie" voor het botanisch onderzoek en de werkgroep "voedselketen- en produktieonderzoek" voor het zoölogische werk.

Tweede fase (1974-1978)

Tussen 1974 en 1979 (tweede fase) werd het onderzoek aan zoöplankton en chironomiden geïntensiveerd. Het onderzoek aan vis richtte zich op de vis in zijn eerste levensjaar (0+ vis). Vooral 0+ spiering, Osmerus eperlanus, 0+ snoekbaars, Stizostedion lucioperca, en 0+ baars, Perca fluviatilis werden bestudeerd. Deze 0+ vis leverde de grootste bijdrage aan de produktie van vis in het meer. Meestal vormde dit een veelvoud van de produktie van de meest voorkomende volwassen vis: de brasem Abramis brama.

Verder werd toen duidelijk dat de populatiedynamica van vis sterk wordt beïnvloed door het hydrologisch regiem in de Friese meren. De spiering wordt passief ingelaten in voorjaar en zomer met het IJsselmeerwater. Verder bleek dat 0+ vis, na zoöplankton, de grootste dierlijke producent in het systeem is. Deze resultaten kenmerken de tweede fase van het onderzoek.

Over de gehele periode 1969-1979 verschenen publicaties over de populatiedynamica, verspreiding en produktie van het kreeftachtige zoöplankton (o.a. Vijverberg, 1977; Vijverberg & Richter, 1982a&b; De Nie et al., 1980), van vlokreeften (Chambers, 1971, 1973, 1977b), van waterpissebedden, Asellus sp. (Chambers, 1977a), van aasgarnalen (Bremer & Vijverberg, 1982) en van chironomiden (Beattie, 1982). Goldspink & Banks (1975) gaven een globale beschrijving van de visfauna en de visserij in het Tjeukemeer. Verder verschenen studies over brasem, A brama (Goldspink, 1978a&b), blankvoorn, Rutilus rutilus (Goldspink, 1977 & 1979) en spiering (Van Densen, 1978 en Schoon & Meischke, 1981).

Deze studies stonden meestal op zichzelf en werden met wisselende intensiteit uitgevoerd. Hierbij legden de afzonderlijke onderzoekers eigen accenten.

Derde fase (1978-1983)

Alle voorgaande studies maakten het mogelijk om in het Tjeukemeer, door een team van onderzoekers, de verschillende soorten vis en hun interacties gelijktijdig te laten bestuderen. In het lijstje meest algemene soorten (A. brama, O. eperlanus, S. lucioperca) paste vervolgens de aal (A. anguilla). Het doel van het onderzoek in de derde fase was om de populatiedynamica en produktiviteit van deze meest algemene vissoorten in het meer te kwantificeren in samenhang met hun voedselorganismen en in samenhang met de inlaat van IJsselmeerwater. Over hydrologische aspecten van het Tjeukemeer was voldoende bekend, evenals over de voornaamste voedselorganismen van de meest voorkomende vissoorten.

In overleg met alle betrokkenen, gecoördineerd door Wim van Densen, werd een monsterprogramma ontworpen dat maximale resultaten paarde aan minimale inspanning. Voor de studie aan brasem en andere cypriniden (Lammens, 1986), 0+ vis (Van Densen, 1985a&b) en snoekbaars (van Densen & Vijverberg, 1982) bleek deze aanpak zeer vruchtbaar. Vijverberg & van Densen (1984) presenteerden het werkgroeponderzoek als een geïntegreerd geheel op het congres van de Internationale Limnologische Vereniging.

2. HET ONDERZOEK AAN AAL EN ZOOPLANKTON

De centrale vraagstelling betreft het kwantificeren van de aalpopulatie en de hoeveelheid biomassa die door de aal wordt geconsumeerd als functie van de beschikbare hoeveelheid aan voedselorganismen. Al spoedig blijkt dat kwantificering problematisch, of in elk geval onnauwkeurig zal zijn. De vraagstelling wordt dan verruimd tot: hoe is de structuur van de aalpopulatie en de samenstelling van het aaldiët. Kan de voedselsamenstelling worden verklaard uit de aanwezigheid en de dynamiek van voedselorganismen? En: is er duidelijke samenhang met de dieetsamenstelling van andere vissoorten zoals brasem, spiering en snoekbaars? Vervolgens is de vraag op welke wijze de beschikbaarheid van voedselorganismen de groei van aal beïnvloedt.

Bij het aalonderzoek in het Tjeukemeerlaboratorium ontbreekt inventaristisch vooronderzoek en de ervaring met methoden van leeftijdsbepaling aan otolithen (gehoorsteentjes). Dit vormt een hindernis om snel tot resultaten te komen.

Het hydrologisch regiem is een belangrijke factor die veel van de dynamiek in de fauna van het Tjeukemeer veroorzaakt. Uit ander onderzoek blijkt dat de inlaat van spieringlarven met het IJsselmeerwater de beschikbaarheid van zoöplankton en andere voedselorganismen voor vis bepaalt (van Densen, 1985b). Het onderzoek naar het effect van IJsselmeerwater op zoöplankton, is daarom een afgeleide van de centrale vraagstelling, hoewel het niet voor de aal van direct belang is.

3. SAMENVATTING VAN DE AFZONDERLIJKE HOOFDSTUKKEN (literatuurreferenties staan niet in deze samenvatting)

De biologie van de aal (Hoofdstuk II)

Dit hoofdstuk bevat gegevens over aal in het algemeen, die niet zijn verkregen door eigen praktisch onderzoek. Hier vat ik studies samen over het voortplantings- en foerageergedrag van de aal. Omdat de aal gedeeltelijk een zeevis is, kunnen geen lokale populaties met aangeboren aanpassingen aan plaatselijke omstandigheden ontstaan. Dit verklaart waarschijnlijk het opportunistische foerageergedrag van de aal. Verder wordt enige aandacht besteed aan een recente "aanwinst" voor de Nederlandse aquatische fauna: een uit Azië afkomstige parasitaire worm in de aal, Anguillicola crassa.

Hierna volgen de publicaties van eigen onderzoek. Het eerste is een verslag over het voedsel in de maag van de aal in 1979.

De betekenis van zoetwatermossels in het voedsel van de aal (Hoofdstuk III)

De voornaamste voedselorganismen in 1979 zijn larven van chironomiden (vedermuggen) en zoetwatermossels. De zoetwatermossels worden vooral door iets grotere alen (>250 µm) gegeten, de chironomiden vooral door de kleinere alen. De vraag rijst hoe

het mogelijk is dat een aal de stevig in de schelp verankerde weke delen van de mossel kan verorberen. Later vind ik hiervoor in de literatuur een mogelijke verklaring: de pirouette-techniek (zie Hoofdstuk II).

Voedsel, periodiciteit in het foerageergedrag en een schatting van de voedselconsumptie van aal (Hoofdstuk IV)

Dit is een uitgebreidere rapportage over de samenstelling van de aalpopulatie in het Tjeukemeer en een analyse van het voedsel in de aalraag. Verder is de hoeveelheid door de aal geconsumeerde organismen berekend.

De aalpopulatie in het open water bestaat vooral uit betrekkelijk kleine aal tussen 200 en 300 mm. In 1980 en 1981 eten alen vanaf een lengte van 200 mm veel kleine vis (Fig. 2, blz. 37). Nergens in de literatuur over het foerageergedrag van alen blijkt, dat aal bij een lengte tussen 200-340 mm zich ontwikkelt tot een predator op vis. De aal is een relatief trage vis, niet echt gespecialiseerd als viseter zoals snoek (Esox lucius), snoekbaars (S. lucioperca) en volwassen baars (Perca fluviatilis).

Uit het onderzoek blijkt dat de aal spieringen in zijn maag heeft die gemiddeld iets kleiner zijn dan die in het meer (Fig. 8, blz. 43). Zowel grote als kleine aal blijkt een voorkeur voor kleinere spiering te hebben. Waarschijnlijk hangt deze voorkeur samen met de zwemsnelheid van de prooivis, die ongeveer met de lengte toeneemt.

Dankzij Wim van Densen zijn er gegevens over de lengtegroei van de spiering gedurende het groeiseizoen. Daardoor kan op ieder moment bepaald worden hoe groot de aalbek moet zijn om nog een spiering door te laten. Aan de hand van deze maat kan ook de lichaamslengte voorspeld worden van de aal die nog spiering kan doorslikken. Eind juli 1980 past spiering nog in de bek van alen van 200 mm. Daarna zien we, zoals voorspeld, dat alleen grotere alen spiering eten (Fig. 7, blz. 42). De groei van de aal is trager. De spiering ontkomt dus aan predatie door kleinere aal dankzij de snelle groei. In 1979 is er maar weinig spiering, terwijl de lengte van alen met spiering in de maag ruim boven de voorspelde waarde ligt. In dat jaar is de dichtheid aan chironomiden, dus de hoeveelheid alternatief voedsel, hoger dan in de volgende jaren.

Door het eten van spiering verbetert de conditie (het gemiddelde gewicht bij een gegeven lengte) van alen boven de 340 mm. Voor alen van geringere lengte is dit niet het geval.

Het bodemvoedsel van de aal bestaat uit de larvestadia van chironomiden die groter dan 7 mm zijn en vooral uit poppen van de chironomiden Chironomus plumosus en Einfeldia carbonaria. Van de totale biomassa aan chironomiden in de aalraag is 60 - 90% in het popstadium. Cryptochironomus supplicans, die zich ophoudt aan het oppervlak van de waterbodem, wordt minder vaak als pop gevonden in de aalraag (30-50%). Vrij schaars (20%) zijn larven van C. plumosus, die dieper in het substraat voorkomen. In de monsters die worden genomen om de hoeveelheid muggelarven en -poppen in de bodem te schatten, worden zelden muggepoppen gevonden

(minder dan 2%).

De hoeveelheid door de alen geconsumeerde muggelarven wordt geschat op 10% van de hoeveelheid beschikbare chironomiden (op jaarbasis). Maar het blijft onverklaarbaar waar de aal al die poppen vandaan haalt. Evenmin bestaat er een duidelijke relatie tussen de chironomidensamenstelling in de aalmaat en die in de meerbodem (Fig. 5, blz. 40).

Vlokreeften (Gammarus tigrinus) worden vaak (weliswaar in kleine hoeveelheden) in de aalmaat aangetroffen. Bij 24-uurs waarneming blijkt dat Gammarus vooral overdag en in de vooravond gegeten wordt. De consumptie door aal kan oplopen tot 14 mg m^{-2} per dag, de maximum hoeveelheid gevonden in de rietbedden is 90 ind. m^{-2} , dit is 130 mg m^{-2} . De predatiedruk van aal op zo'n kleine hoeveelheid Gammarus moet enorm zijn.

Bij alen met vis in de maat tref ik zelden andere prooien aan in de maat. Hieruit concludeer ik dat bij het eten van vis de aal nadrukkelijk overschakelt op een speciale strategie van fourageren. De alen die in 1979 grote mossels eten (wat ook een gespecialiseerd foerageergedrag vergt), hebben wel een gevarieerde samenstelling van het dieet.

De meeste vis wordt na middernacht en in de vroege ochtend in de aalmaat aangetroffen (Fig. 4, blz. 39).

Foerageergedrag van de aal in aquaria (Hoofdstuk V)

In aalmaat worden nauwelijks chironomidelarven gevonden die zich in het meer in de modderbodem bevinden. Omdat de aal zichzelf gemakkelijk in de modder kan verbergen en omdat de aal over een zeer goed reukvermogen beschikt, lijkt het waarschijnlijk dat de aal wel effectief muggelarven in de bodem kan vinden. Of dit ook werkelijk gebeurd, kon alleen vastgesteld worden met directe waarnemingen en experimenten in aquaria. Tot onze grote verbazing blijkt dan dat de aal moeite heeft met het zoeken en bemachtigen van muggelarven in de bodem. Binnen 4 sec kan de aal een muggelarve van het bodemoppervlak bemachtigen en inslikken; zodra de larve 1-2 cm diep in de bodem zit, kost het de aal vaak meer dan 20 sec om de larve op te graven. Larven die meer dan 2 cm diep in de bodem zitten, worden helemaal niet meer gevonden (zeker niet binnen 24 uur).

Hoewel vooral kleine chironomiden zeer hoge dichtheden kunnen bereiken ($10\text{-duizenden per m}^2$), is de larvedichtheid van de stadia en soorten die de aal consumeert zelden hoger dan 500 ind. m^{-2} in het meer. Als we in de aquariumproef meer dan 500 ind. m^{-2} aanbieden, zijn er meestal een aantal larven bij die niet in de veenlaag verdwijnen. Bij lagere, meer realistische dichtheden, is dit (absolute) aantal laag en blijven alleen de ingegraven larven over. Dan besteedt de aal per vangst veel tijd aan het wroeten in de bodem, waardoor de efficiëntie van zijn voedselopname veel sterker dan evenredig met de dichtheid afneemt (Fig. 1, blz. 53).

Verder blijkt dat de aal geen absolute voorkeur heeft voor muggepoppen boven muggelarven. Eerder is het omgekeerde waar. Als de aal met dezelfde moeite zowel poppen als larven kan eten, dan worden gelijke hoeveelheden of soms meer larven gekozen. Hieruit

concluderen we dat de moeilijke bereikbaarheid van larven de voornaamste oorzaak is van de grote voorkeur voor muggepoppen.

De groei van aal (Hoofdstuk VI)

Uit het onderzoek naar de dieetsamenstelling en uit de waarnemingen aan het foerageergedrag kan de conclusie getrokken worden dat de voedselomstandigheden voor de aal in het meer ongunstig zijn. De volgende onderzoeksvraag is: wat is het gevolg hiervan op de groei?

De schatting van de consumptie (Hoofdstuk IV) is gebaseerd op een veronderstelde dagelijkse voedselopname van 0.8% van het lichaamsgewicht (gedurende het groeiseizoen), uitgaande van de gemiddelde inhoud van een volle aalmaag. Omdat de maagledigings-tijd in het meer niet geschat kan worden, is dit getal discutabel. Dit percentage is het meest waarschijnlijk indien geen of slechte groei voor de aalpopulatie kan worden aangetoond.

Daarom is relatief veel tijd besteed aan technieken om de groei te bepalen. Hiervoor is het noodzakelijk te weten uit hoeveel leeftijdsklassen de populatie bestaat. Een geaccepteerde meettechniek van de leeftijd berust op de jaarlijkse vorming van groeiringen in otolithen van de aal. Men heeft echter aangetoond dat de aal per jaar meerdere "valse" ringen kan vormen. Deze valse ringen zijn moeilijk van echte te onderscheiden. Daarom is deze methode onbetrouwbaar. Als deze valse ringen voor echte worden aangezien, besluit men ten onrechte tot trage groei.

Als glasaaltjes het zoete water binnentrekken zijn ze onderling weinig verschillend in lengte. Zo'n groep zal, als ze onder ongeveer dezelfde omstandigheden opgroeien, een herkenbare groep blijven. Met wiskundige methoden kan men een bemonsterde aalpopulatie (vangst) opsplitsen in groepen van een bepaalde gemiddelde lengte met een zekere variatie daaromheen. Dit kunnen leeftijdsgroepen zijn. Sommige opsplitsingen zijn statistisch zeer onwaarschijnlijk, aan andere kan een grote waarschijnlijkheid worden toegekend.

Er bestaat daarvoor een wiskundig model dat, op basis van de lengte-frequentieverdelingen (dit zijn percentages van het totaal aantal individuen in een reeks lengteklassen met een breedte van 10 of 20 mm) de aalvangst kan opsplitsen in "jaarklassen". Deze wiskundige methode heb ik gebruikt om te controleren of de opsplitsing in leeftijdsgroepen die ik eerder maakte aan de hand van de otolithen, juist is. Na enig rekenwerk (gebruikmakend van een bestaand computerprogramma) zijn er twee series resultaten. De ene serie berekent de waarschijnlijkheid van de opsplitsing in leeftijdsklassen die ik eerder maakte; een andere serie gaat uit van een veel snellere groei en dus minder leeftijdsklassen (Fig. 4 en 5, blz. 70 & 71).

Een snelle groei, die wiskundig mogelijk lijkt, is voor sommige "jaar"-klassen en in verschillende seizoenen onderhevig aan sterke veranderingen. Hiervoor bestaat geen enkele biologische verklaring. Zeer waarschijnlijk is deze groei een kunstmatig produkt van de wiskundige methode. De conclusie is dat de otolithenmethode, ondanks eerder genoemde bezwaren, een redelijk beeld van de groei geeft. Verder is de wiskundige methode bruik-

baar om aan te tonen dat snelle groei onwaarschijnlijk is. Snelle groei kan mogelijk optreden bij enkele individuen, het is geen verschijnsel dat geldt voor een hele (wilde) populatie of grote delen van de populatie.

De lengtegroei per jaar, zoals blijkt uit de otolithenmethode, is 16 - 33 mm voor <250 mm aal en 30 - 43 mm voor 250-400 mm aal.

In 1980 of 1981 treedt een groeivertraging op bij kleinere aal, want uit de leeftijdsbepaling van oudere alen blijkt dat deze sneller groeiden voor 1979, toen ze kleiner waren. Zeer waarschijnlijk verkeert aal, kleiner dan 250 mm, in 1980 en 1981 onder povere voedselomstandigheden. Tussen de 200 en 250 mm kan de aal zich voeden met vis, maar pas boven de 250 mm stijgt het visaandeel in het dieet aanzienlijk, waardoor een iets beter groei kan worden gerealiseerd.

Veranderingen in de ecologische nis van brasem en aal door tussenkomst van de predatie van spiering op daphnia (Hoofdstuk VII)

Op twee manieren is nu aannemelijk gemaakt dat voedselomstandigheden voor de aal in het Tjeukemeer ongunstig zijn. In dit hoofdstuk wordt dit gegeven nogmaals naar voren gebracht en gerefereerd aan het voedsel en het foerageergedrag van de brasem (*A. brama*).

De samenstelling van de populaties voedselorganismen in het meer kan men in principe bepalen. Ieder organisme of groep van organismen kan men op grootte rangschikken langs een as. Een rijk geschakeerde habitat kunnen we dan voorstellen als een meerdimensionale ruimte, opgespannen langs deze assen die ieder een voedselorganisme voorstellen. Verder kunnen we de grootte samenstelling van de organismen in het dieet van twee (of meer) vissoorten bepalen. Iedere vissoort (of lengtegroep van een vissoort) voedt zich met een beperkt aantal voedselorganismen en een beperkte grootteklasse. Deze dieetsamenstelling kan worden afgebeeld als een afgeperkt stukje op een beperkt aantal assen; meetkundig gezien is dit een afgeperkte ruimte. We gaan er (theoretisch) van uit dat deze afgeperkte ruimte de "ecologische nis" van de vis vormt. Ook al leven dieren in dezelfde habitat, toch hebben ze een onderling verschillende ecologische nis. Maar er treedt ook overlap op. Als een voedselorganisme uit het overlapgebied schaars wordt, dan zien we vaak dat de overlap kleiner wordt of verdwijnt. Slechts één van de betrokken soorten blijft het voedselorganisme uit het vroegere overlapgebied benutten.

In 1979 is er een overlap in de ecologische nis van de brasem en de aal. Beide eten grote en middelgrote chironomiden. Maar deze overlap is beperkt. Bij de aal zien we voornamelijk poppen in de maag, de brasem filtert de larven uit de modder. Verder bestaat het voedsel van de grotere brasem voor een groot deel uit watervlooiën (*Daphnia*, zoöplankton). Het foerageergedrag van brasem en aal verschilt dus aanzienlijk, immers de aal vreet geen zoöplankton.

In het voorjaar van 1980 komt een enorme hoeveelheid spieringlarven het Tjeukemeer binnen. Deze spiering verlaagt door predatie de dichtheid van het zoöplankton, maar vooral de gemiddelde lengte van Daphnia. De brasem schakelt over op bodemvoedsel waaronder chironomidelarven. De overlap met de ecologische nis van de kleine aal wordt groter. De dichtheid aan muggelarven wordt zeer waarschijnlijk door de brasem verlaagd, zodat er maar weinig in de pop-fase terecht komen. De alen die iets anders kunnen gaan eten, doen dit ook. Het gemiddelde percentage (biomassa) aan chironomiden in de aalmaag wordt in 1980 en 1981 meer dan twee maal zo klein (Fig. 3,4 en 6, blz. 84 e.v.). Het foeraagegedrag van de grotere aal verandert. De spiering, die de aanleiding is voor de verslechterde voedselomstandigheden voor de kleine aal, wordt de prooi voor aal. De ecologische nis wordt gewijzigd (niche shift), zowel bij aal als bij brasem, als gevolg van veranderde omstandigheden.

Verspreidingspatronen van het zoöplankton (Hoofdstuk VIII)

Het blijkt dus dat zoöplankton indirect een enorme invloed uitoefent op de visfauna in het Tjeukemeer. Maar er is geen directe relatie met aal, alleen de grote glaskreeft (Leptodora kindtii) komt incidenteel in de aalmaag voor. Uit recent onderzoek blijkt dat de infectie met de parasiet Anguillicola crassa loopt via een tussengastheer die tot het zoöplankton kan worden gerekend. Evenals de spieringlarven die passief vanuit het IJsselmeer de Friese meren binnenkomen, wordt zoöplankton het Tjeukemeer ingevoerd. In dit hoofdstuk wordt de verspreiding van het zoöplankton in het meer besproken.

Het zoöplankton is bemonsterd in vakken van verschillende grootte om de omvang van de wolkvorming te meten. Verder is zoöplankton verzameld op momenten in het jaar waarop water met een andere chloride-concentratie het meer binnenkomt. Een aantal statistische rekenmethodes zijn gebruikt om wolkvorming bij zoöplankton te karakteriseren. Zowel uit eigen onderzoek als uit de literatuur blijkt dat wolkvorming plaats vindt op drie verschillende schaalgroottes:

1. Op een schaal van enkele centimeters, tot hoogstens een meter. Het bestaan ervan is aangetoond met statistische technieken toegepast op gegevens van 1968. Verder is dit type wolkvorming uit de literatuur bekend (en bij iedere aquariumliefhebber). De plaatselijke dichtheid kan dan een factor 70-600 keer hoger zijn dan de gemiddelde dichtheid in monsters op willekeurige plaatsen. Zulke verschillen zijn nooit in het Tjeukemeer waargenomen.

2. In de grootte-orde van een middellijn van tientallen tot honderden meters. Betrekkelijk grote verschillen in dichtheid in het Tjeukemeer vinden we op deze schaal. Ook uit de literatuur zijn inhomogeniteiten in die grootte-orde bekend. Ik vond een correlatie met chlorophyll-a gehalte en zoöplankton. Dit (en ook de statistische analyse op de gegevens uit 1968) duidt erop dat deze inhomogeniteiten worden veroorzaakt door omgevingsfactoren. Het grootste verschil tussen de maximumdichtheid in één monster

en het gemiddelde is een factor 7,7.

3. In de grootte-orde van honderden meters tot kilometers. De verschillen tussen het gemiddelde en het maximum in een monster variëren meestal tussen de 2,5 en de 3. De verschillen in dichtheid op deze schaal hangen samen met het hydrologisch regiëm in het Tjeukemeer. In het voorjaar verschilt de soortsaamenstelling van het zoöplankton van het (via Grote Brekken en Follega-sloot meegevoerde) IJsselmeerwater niet zo sterk van het ontvangende water. Het Tjeukemeerwater (met een hogere nutriënt-concentratie) is wel rijker aan zoöplankton. Slechts één soort calanoïde copepode (Eurytemora affinis) wordt in grotere aantallen aangevoerd, zodat het verschil tussen het maximum en het gemiddelde kan oplopen tot een factor 6. Maar ook van deze soort bestaat een Tjeukemeerpopulatie.

In het najaar wordt uit het afwateringsgebied van de Tjonger en de Linde het neerslagoverschot op het Tjeukemeer geloosd. Dan zien we verschillen optreden; het zoöplankton wordt vanuit het oosten a.h.w. verdund. De ecologische betekenis hiervan op het groeiproces van zoöplankton etende organismen is waarschijnlijk gering, omdat de invoer plaatsvindt op het moment dat het groei-seizoen afloopt. Als het groeiseizoen langer duurt omdat de temperatuur hoog blijft, is er in het algemeen ook nog geen neerslagoverschot.

In vergelijking met gegevens uit de literatuur, zijn de variaties in zoöplanktondichtheden in het open water van het Tjeukemeer klein. Dat komt door de geringe diepte en het open karakter van het landschap er omheen. De wind heeft vrij spel op het water en daardoor treedt menging en verstoring van de kleinschalige wolkvorming op.

De betekenis van het aalonderzoek in het geheel van het subsysteemmodel (Hoofdstuk IX).

In dit hoofdstuk wordt duidelijk gemaakt dat het Tjeukemeer, als onderdeel van het Friese merengebied, in de afgelopen eeuw sterke veranderingen heeft ondergaan, die grote invloed hadden op de visfauna. Daarna wordt aandacht besteed aan de ontwikkeling van het subsysteemmodel waarbinnen het aalonderzoek plaats vond en welke conclusies kunnen worden getrokken over de rol van de aal in dit subsysteem. Verder worden suggesties voor verder onderzoek gedaan. Tenslotte wordt de ecologische betekenis geschat van de sterke exploitatie waaraan de aal bloot staat.

4. CONCLUSIES

De aal is een vis die slechts een deel van zijn levenscyclus in het zoete water doorbrengt. Het is zeer onwaarschijnlijk dat de aal lokale populaties vormt met aangeboren eigenschappen die zijn aangepast aan de plaatselijke omstandigheden.

Aal kleiner dan 120 mm is schaars in het Tjeukemeer. Dit is geen vertekend beeld door de maaswijdte van de trawl. De populatie in het open water wordt gedomineerd door dieren tussen de 200 en 300 mm lengte. Alen van meer dan 300 mm vormen 7 - 30 % (mediaan 15.5%) van de populatie in het open water. Het bestand in 1979-'81 wordt geschat op 20-60 kg ha⁻¹.

Ongeacht hun lengte eten alen bij voorkeur ongewervelde voedselorganismen van minstens 7 mm die zich aan de oppervlakte van de waterbodem bevinden. Aal tussen de 200 en 340 mm kan overschakelen op een dieet van kleine vis, maar wordt door zijn bekgrootte in de loop van de zomer en najaar beperkt in zijn mogelijkheden om 0+ vis te eten. Aal van meer dan 340 mm lengte kan zich onbeperkt ontwikkelen tot een predator op vis.

De aal is een weinig effectieve predator op levende kleine vis van het open water, zoals spiering (O. eperlanus). De verandering in de dieetsamenstelling in 1980 en 1981 wordt mede veroorzaakt door aanzienlijke verlaging van de beschikbare biomassa aan chironomiden door brasem (A. brama).

Popstadia vormen een belangrijk (60 - 90% gewichtsaandeel) deel van de totale hoeveelheid chironomiden in de aalmaag. Dit voorkomen in de aalmaag kan verklaard worden door de geringe effectiviteit waarmee de aal de larvestadia die verborgen zijn in het substraat, predeert.

De techniek van jaarringen tellen in geslepen en gepolijste otolithen, gecombineerd met een wiskundige analyse van de lengte-frequentieverdelingen van de vangsten, maakt het mogelijk de groei te kwantificeren. Veronderstellingen over snellere groei, die voortvloeien uit de onbetrouwbaarheid van het bepalen van echte jaarringen in otolithen, kunnen worden gefalsifieerd.

De groei (16 - 33 mm per jaar) van kleine aal (150-250 mm) in het Tjeukemeer is opvallend traag in vergelijking met gegevens uit de literatuur. De oorzaak van slechte groei is schaarste aan chironomiden en andere op (in) de bodem levende ongewervelden die groter zijn dan 7 mm.

Aal groter dan 250 mm vertoont een betrekkelijk normale groei (30- 43 mm per jaar). Deze wordt gerealiseerd omdat deze lengtegroep een gebrek aan bodemvoedsel gedurende een aantal maanden in het groeiseizoen kan compenseren met predatie op 0+ spiering.

Het foerageergedrag van de brasem verschilt sterk met dat van de aal. De brasem heeft de mogelijkheid om zowel het zoöplankton als voedselbron te benutten als bodembewonende ongewervelde organismen. De conditie en de dichtheid van de brasem worden daarom niet bepaald door de beschikbaarheid van bodemorganismen. Verder ontbreekt een effectieve predator op de brasem. Daardoor blijft het bestand groot en verlaagt dit bestand de beschikbaarheid van potentiële voedselorganismen (zoals chironomiden) voor aal. Dus is er sprake van concurrentie door uitsluiting.

De inlaat van IJsselmeerwater beïnvloedt, door de invoer van spiering- en (soms) baarslarven, de dieetsamenstelling van brasem en grotere aal. Dit kan worden opgevat als een "niche shift."

Ditzelfde IJsselmeerwater heeft gedurende het groeiseizoen een gering effect op de zoöplanktonpopulatie in het Tjeukemeer. De inlaat van dit water veroorzaakt geen grote inhomogeniteiten en verandert ook niet de soortsaanstelling in het open water.

De veranderingen in de voorkomen van de diergroepen die in het subsysteemmodel als componenten zijn opgenomen, kan niet alleen verklaard worden vanuit de interacties op elkaar. Een aantal diergroepen zoals mossels, waterslakken, gammariden, mysiden ontbreken in het model, evenals prooi-predator of gastheer-parasiet relaties tussen ongewervelden. Er zijn voldoende aanwijzingen dat deze organismen en hun onderlinge relaties een rol spelen in de dynamiek van vispopulaties.

Voor het Tjeukemeerecosysteem ontbreekt inzicht in relaties tussen plantaardige en dierlijke organismen, zoals bijvoorbeeld tussen grazende crustaceeën, bivalven en gastropoden met planktonische en epifytische algen, en water- en oeverplanten. Onderzoek aan deze relaties kan een beter inzicht geven in de wijze waarop eutrofiëring vispopulaties beïnvloedt.

De populatiedichtheid van aal in het Tjeukemeer neemt tussen 1983 en 1987 sterk af. Dit is geen lokaal verschijnsel. De Europese aal (A. anquilla) is op weg om een bedreigde diersoort te worden.

**Literatuur behorende bij sectie 1 (Historie van het onderzoek)
(Voor referenties in de artikelen wordt verwezen naar de literatuur van de betrokken hoofdstukken)**

BEATTIE, D.M., 1982. Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95:287-306.

BEATTIE, D.M. et al. 1972. Limnological studies on Tjeukemeer: a typical Dutch "polder reservoir". In: Kajak, Z. & Hillbricht-Ilkowska, A. (eds.) Productivity problems of freshwaters. Proceedings IBP-UNESCO Symposium Kazimierz Dolny, 1970:421-446.

BREMER, P. & VIJVERBERG, J., 1982. Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). *Hydrobiologia* 93:41-51.

BRUIN, NEL DE, 1967. Onderzoek naar de vegetatie van hogere planten langs de oever en in het Tjeukemeer, verricht in de zomer van 1966. Intern rapport Limnologisch Instituut.

CHAMBERS, M.R., 1971. Studies on the littoral fauna of Tjeukemeer. Ph.D. Thesis Liverpool 281 p.

CHAMBERS, M.R., 1973. Notes on the gammarid fauna of the Frisian lake district following the invasion of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* (Sexton). *Bull. zoöl. Mus. Univ. Amsterdam* 3:1-6.

CHAMBERS, M.R., 1977a. A comparison of the population ecology of *Asellus aquaticus* (L.) and *Asellus meridianus* Rac. in the reed beds of the Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 53:147-154.

CHAMBERS, M.R., 1977b. The population ecology of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the reed beds of the Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 53:155-164.

DENSEN, W.L.T. VAN, 1978. Food of young-of-the-year fish in Tjeukemeer, The Netherlands. In: Proceedings of the Zodiac Symposium on Adaptation, May 1978:131-132. PUDOC, Wageningen.

DENSEN, W.L.T. VAN, 1985a. Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Z. angew. Ichthyol.* 1:119-131.

DENSEN, W.L.T. VAN, 1985b. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Z. angew. Ichthyol.* 2:49-70.

DENSEN, W.L.T. VAN & VIJVERBERG, J. 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia* 95:321-336.

- GOLDSPINK, C.R., 1977. The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, the Netherlands. *J. Fish Biol.* 11:599-603.
- GOLDSPINK, C.R., 1978a. A note on the dispersion pattern of marked bream *Abramis brama* released into Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 13:493-497.
- GOLDSPINK, C.R., 1978b. The population density, growth rate and production of bream *Abramis brama* released into Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 13:499-517.
- GOLDSPINK, C.R., 1979. The population density, growth rate and production of roach *Rutilus rutilus* (L.) in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* 15:473-498.
- GOLDSPINK, C.R. & BANKS, J.W., 1975. A description of the Tjeukemeer fishery with a note upon yield statistics between 1964 and 1970. *J. Fish Biol.* 7:687-708.
- LAMMENS, E.H.R.R., 1986. Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes. Thesis Agricultural University. 100 p.
- NIE, H.W. DE, BROMLEY, H.J. & VIJVERBERG, J., 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Plankton Res.* 2:317-334.
- SCHOON, G.A.A. & MEISCHKE, J.J.V., 1981. The distribution of smelt in relation to the hydrology of the Friesian Lake area (Abstract). *Neth. J. Zool.* 31:620.
- VIJVERBERG, J. & DENSEN, W.L.T. VAN, 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer, The Netherlands. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:891-896.
- VIJVERBERG, J., 1977. Population structure, life histories and abundance of copepods in Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshwat. Biol.* 7:579-597.
- VIJVERBERG, J. & RICHTER, A.F., 1982a. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* Leydig and *Daphnia cucullata* Sars in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95:235-259.
- VIJVERBERG, J. & RICHTER, A.F., 1982b. Population dynamics and production of *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95:261-274.

II. DE BIOLOGIE VAN DE AAL (*Anguilla anguilla*)

1. INLEIDING

De rol van de aal in het ecosysteem kan beter begrepen worden door nader in te gaan op het voortplantingsgedrag, het vermogen om zich over grote afstanden te oriënteren, de home range en het foerageergedrag. Hierover bestaan studies die in verband kunnen worden gebracht met het werk aan aal in het Tjeukemeer.

Sinds 1984 is een grootschalige infectie van de Nederlandse aalpopulatie door een parasitaire worm actueel. Hieraan zal ik ook aandacht schenken in dit hoofdstuk. Gegevens in dit hoofdstuk zijn dus grotendeels ontleend aan het werk van andere onderzoekers.

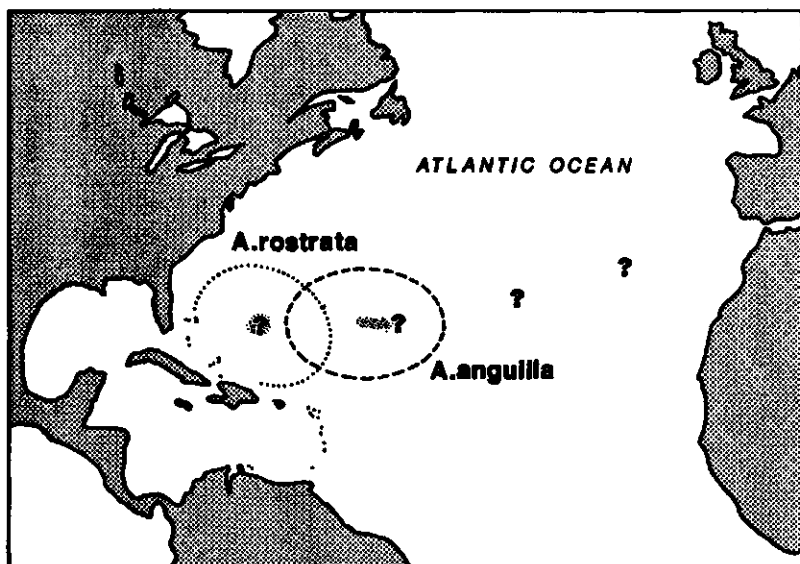


Fig. 1. Vermoedelijke paaiplaatsen van de Europese (*Anguilla anguilla*) en Amerikaanse aal (*A. rostrata*). De arcering geeft het gebied weer waar larven van 15 mm zijn gevangen werden (overgenomen uit Boetius & Harding, 1985).

2. DE LEVENSCYCLUS

a. Paaigebied

De levenscyclus van de Amerikaanse (*A. rostrata*) en de Europese (*A. anguilla*) is geheel afwijkend van die van gewone zoetwatervissen. Dankzij kunstmatige opwekking, met behulp van hormonen, weten we dat de vrouwelijke aal een miljoen of meer eieren kan produceren. In het "wild" krijgen we dit niet te zien, omdat de aal zich voortplant op grote diepte in de Atlantische Oceaan. Schmidt (1922 geciteerd in o.a. Boetius & Harding, 1985) heeft deze paaiplaatsen in kaart gebracht. In alle publicaties over aal vinden we zijn kaartje van de Sargassozee, waarop de grenzen zijn aangegeven van de paaigebieden van de Europese en de Amerikaanse aal (Fig. 1). De noordgrens van het paaigebied is nauwkeurig bekend, maar uit een nadere statistische analyse van Schmidt's gegevens blijkt dat de oost- en westgrenzen van het paaigebied van de Europese aal minder nauwkeurig zijn aan te geven. Het is niet uitgesloten dat er buiten de Sargassozee ook paaigebieden van de deze aal zijn (Boetius & Harding, 1985).

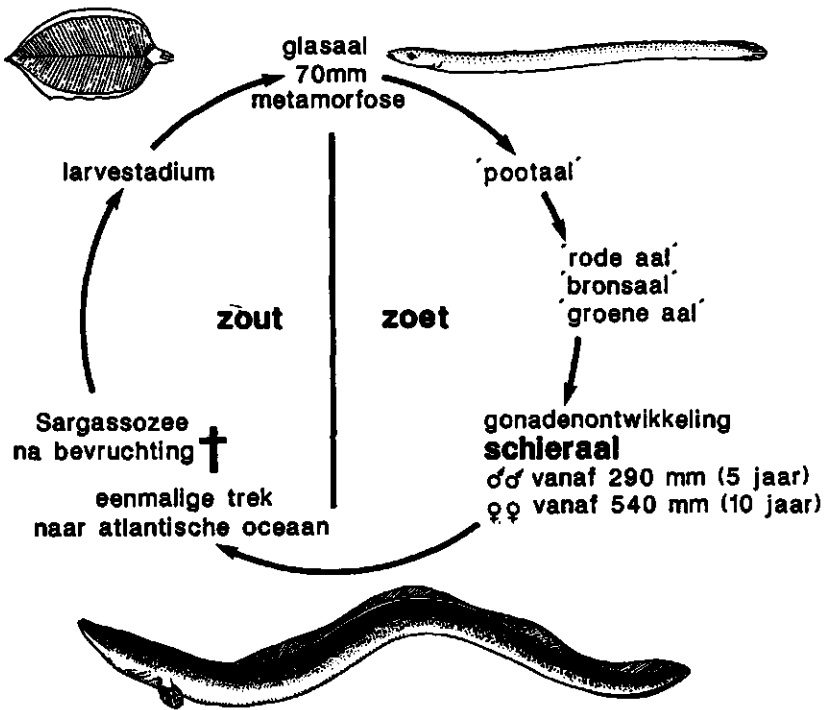


Fig. 2. Schema van de levenscyclus van de Europese aal. De zoetwaterfase is aangepast aan de Nederlandse situatie.

b. Ontwikkelingsstadia

Larvestadium

De verschillende larvestadia van de aal zijn wilgebladvormig en 10 tot 88 mm lang (Fig. 2). Door 19-de eeuwse onderzoekers zijn ze als een apart soort dier (Leptocephalus) beschreven (Tesch, 1983). Deze larven kunnen zich waarschijnlijk oriënteren, maar hun eigen beweging ($<0,5 \text{ m sec}^{-1}$) is gering ten opzichte van de stroomsnelheid (tot 3 m sec^{-1}) van de Warme Golfstroom en de diverse nevenstromingen in de Atlantische Oceaan. Het is daarom onwaarschijnlijk dat deze larven, net als volwassen zalmen, één bepaalde rivier kunnen opzoeken. Hun verbreiding is dus deels passief. Door het complexe karakter van stromingspatronen in de Atlantische Oceaan, wordt de populatie aallarven sterk gemengd. Larven die in verschillende jaren uit het ei komen, kunnen gelijktijdig de kust bereiken (Williams & Koehn, 1984). De larve van de Amerikaanse aal (A. rostrata) bereikt na 1 jaar het Amerikaanse kustwater. De Europese aal kan twee of meer jaren onderweg zijn voor hij bij de Europese en Noordafrikaanse kust aankomt.

Glasaal

Voordat de aal het zoete water binnentrekt, vindt een gedaanteverwisseling plaats. De aal krijgt hierbij de slangachtige vorm en heet nu glasaal. De vis is doorzichtig met de vorm van een gewone aal en meet, bij intrek in Nederland, ongeveer 70 mm. Glasaal trekt over een enorm groot gebied het zoete water in. Dit gebied strekt zich uit van de subtropen (Azoren en Noord-Afrika) tot rondom de poolcirkel (IJsland, Scandinavië en de Sovjet-Unie).

In Nederland begint de intrek van glasaal ongeveer eind februari. Sinds 1938 wordt de hoeveelheid die zich op een bepaald moment in sluizen in de Afsluitdijk bij Den Oever bevindt, geregistreerd. In de periode 1961-1981 was de intrek boven het (geometrisch) gemiddelde. De resultaten van mijn eigen onderzoek zijn niet beïnvloed door jaren met slechte intrek. De intrek in het Friese merengebied vindt waarschijnlijk plaats daar waar in het voorjaar zoet water uit de boezem contact maakt met zout water. Dat is bij Lauwersoog en Harlingen.

Sinds 1982 is de intrek beneden gemiddeld peil. Mogelijk is dit van tijdelijke duur, zoals in de jaren 1941 tot 1952, toen de aantallen 11 jaar lang onder het gemiddelde bleven (Dekker, 1985). Daarom is het misschien voorbarig, maar niet pertinent onjuist, om overbevissing van glas-, poot- en schieraal en vervuiling van rivier- en oceaanwater een structurele bedreiging te noemen voor het voortbestaan van de Europese aal als soort.

Pootaal, bronsaal, groene aal en rode aal

Na het binnentrekken in zoet water wordt de aal binnen een jaar donker van kleur. Er bestaan veel termen voor deze gepigmenteerde aal. De Britten houden het op gele aal, in Nederland bestaan termen als bronsaal, groene aal en rode aal. De omgeving waar de aal zich ophoudt bepaalt sterk de kleur. De term pootaal geldt voor alen die de minimummaat (280 mm) nog niet bereikt hebben. Men vangt, al dan niet legaal, dit formaat alen om elders

de aalstand te verhogen of om in kwekerijen de vis vet te mesten.

Schieraal, mannelijk en vrouwelijk

Na een groeiperiode van minstens 5 jaar in het zoete water, wordt de aal niet geslachtsrijp. Wel verandert de aal geleidelijk van uiterlijk voordat hij wegtrekt naar zee. Het oog wordt groter, het contrast tussen de lichte onderzijde en de donkere bovenzijde wordt duidelijker. Dit noemt men het schieraal-stadium ("blinkers"). Deze aal heeft een hoog vetgehalte (tot 30%). Verder is bekend dat de aal in dit stadium stopt met eten. Schieralen zijn schuwer en bewegen zich alleen om weg te trekken, daarom worden zij met de trawl niet gevangen.

Het geslacht van de aal is op het oog lastig te bepalen. Alleen bij alen van meer dan 280 mm kan men na sectie van de meeste alen met zekerheid vaststellen tot welk geslacht ze behoren. Kuhlmann (1975) vindt in 185 (uit glasaal opgekweekte) dieren, 23 alen (12,4%) met geslachtsorganen (gonaden) waarvan het weefsel na microscopisch onderzoek zowel mannelijke als vrouwelijke kenmerken vertoont. Volgens de auteur doorlopen alle alen dit "intersexuele" stadium. Deze sexueel ongedifferentieerde alen zijn tussen de 160 en 275 mm lang. Colombo et al. (1984) vinden bij 84 alen die nog niet in het schieraalstadium zijn, 17% individuen (met histologisch gezien) ongedifferentieerde gonaden. Deze sexueel ongedifferentieerde alen zijn alle kleiner dan 296 mm. Macroscopisch lijken de gonaden van deze alen sterk op onvolgroeide mannelijke gonaden. Daarnaast is er nog meer verwarring mogelijk omdat sommige vrouwelijke alen zeer langzaam tot rijping komen. Daardoor kan een aal van meer dan 280 mm met (macroscopisch gezien) mannelijke gonaden, feitelijk, histologisch, tot het vrouwelijk geslacht behoren (Colombo et al., 1984).

De gonaden van de schieraal zijn wel met zekerheid op het oog te onderscheiden (Colombo et al., 1984). Mannelijke aal wordt vanaf een lengte ca. 300 mm schier, vrouwelijke aal bij een lengte van ca. 540 mm. Per gebied kan de lengte waarop dit gebeurt enorm verschillen. Het lijkt alsof de IJsselmeeraal relatief snel schier wordt. Deelder & de Veen (1958) vermelden mannelijke schieraal tussen 250 en 430 mm lang. Waarschijnlijk bepaalt de lengte, dus ook de groeisnelheid, het moment waarop de overgang naar het schieraalstadium plaatsvindt. De leeftijd is van minder belang (Kuhlmann, 1975; Colombo et al., 1984). Vøllestad & Jonsson (1986) vonden een uiterst smal traject van lengtes (399-412 mm voor mannetjes, 617-621 mm voor wijfjes) waarover zuid-Noorse alen schier werden. Dit is een aanwijzing dat omgevingsfactoren een sterke invloed hebben op de seksuele ontwikkeling.

Het percentage vrouwelijke aal kan enorm verschillen in diverse type wateren als estuaria, benedenrivieren, bovenrivieren, beken of meren. Dit zijn ook gegevens die erop wijzen dat omgevingsfactoren de sexe van de aal bepalen, maar het overtuigende bewijs hiervoor is nog niet geleverd. In hoeverre het geslacht genetisch vastligt, is eveneens een onopgeloste vraag (Kuhlmann, 1975; Parssons et al., 1977; Colombo et al., 1984). In het IJsselmeer en de Friese meren worden voornamelijk mannetjes gevangen. In het Veerse Meer, kort na afsluiting van de zee, domineerden wijfjes.

c. Populatiegenetische aspecten

Volgens Williams & Koehn (1984) is het, op grond van onderzoek naar allel-enzymfrequenties, onwaarschijnlijk dat er naast het genetisch onderscheid tussen Amerikaanse en Europese aal, ook nog onderscheid gemaakt kan worden in deelpopulaties. De biologische "ouders" van een willekeurige aal zijn bijvoorbeeld een moeder afkomstig uit het koele water van een Noorse fjord boven de poolcirkel en een vader uit de delta van de Spaanse Qualdalquivir. De genetische variatie van de Europese aal is heel gering, men noemt zo'n soort panmixisch (Williams & Koehn, 1984). Daarentegen meent Harding (1985) dat er biometrische verschillen zijn, die wijzen op de intrek (in Denemarken) van drie onderling verschillende groepen glasaal. De auteur laat overigens in het midden of deze verschillen genetisch zijn.

Het verschil tussen Amerikaanse alen en Europese alen is niet groot. Tucker (1959) heeft beweerd dat beide tot één soort behoren. Recent onderzoek toonde aan dat er wel degelijk duidelijke verschillen zijn in allel-enzymfrequenties tussen beide soorten. Het blijft echter de vraag of dit genoeg is om te concluderen tot het naast elkaar bestaan van twee biologische soorten. Het bestaan van hybriden staat in elk geval vast (Boetius, 1980; Williams & Koehn, 1984).

Het is niet mogelijk dat in een bepaalde regio een aangepaste populatie ontstaat via selectie op kleine genetische veranderingen die aan nakomelingen worden doorgegeven. De meeste dieren met een groot verspreidingsgebied vertonen kleine, maar duidelijk geografische verschillen in iso-enzymfrequenties. Deze bestaan dus uit genetische verschillende deelpopulaties. De genetische menging die bij de paal, maar zeker bij de verbreding van de larven ontstaat, maakt dit voor de aal onmogelijk (Williams & Koehn, 1984). Een aal kan zich aanpassen aan plaatselijke omstandigheden via individuele selectie (de aal sterft of trekt weg) of door gedragsveranderingen tijdens het leven, dus door middel van leerprocessen. De "ervaring" van een individuele aal is dus een belangrijk overlevingsmechanisme.

3. GEDRAG

a. Foerageren

Het is niet verwonderlijk dat een dier dat zich moet aanpassen aan een verscheidenheid aan milieus (van de Azoren tot IJsland!), beschikt over een flexibel foeragegedrag. Bij de aal ontbreekt een specifiek op één of slechts enkele prooitypen gericht foeragegedrag zoals bij bijvoorbeeld brasem en snoekbaars.

In navolging van Helfman & Clark (1986) onderscheid ik drie verschillende foerageermethoden:

1. Zuigen. Kleine, aan het wateroppervlak gelegen of vrij zwevende ongewervelden kunnen door de aal worden opgezogen. De aal heeft een lange mondspleet; daardoor ontwikkelt de vis met de mond een geringe zuigkracht die in beperkte mate op één punt gericht kan worden. Dit geldt zeker bij vergelijking met de zuigkracht van brasem (en andere karperachtigen) en baarsachtigen van vergelijkbaar gewicht.

2. Beetpakken en schudden. De aal zal in veel gevallen zijn prooi tussen de getande kaken klemmen. Eenmaal tussen de kaken, kan de prooi weer uitgespuwd en opnieuw opgezogen worden. Als de aal met prooiën te maken heeft die groter zijn dan de bekopening, kan hij door te schudden met de kop de prooi aan stukken scheuren. Waarschijnlijk maakt zijn slangvormig lichaam het mogelijk om dit te doen met behoud van zijn positie op een vaste plaats. Hierdoor kan meer kracht op één punt geconcentreerd worden dan bij een "gewone" vis van een vergelijkbaar gewicht.

3. De pirouette-techniek. Deze is door Helfman & Clark (1986) voor het eerst beschreven. Soms eten alen vers "aas" dat groter is dan de aal zelf, bijvoorbeeld in netten gevangen vissen (Herrmann, 1967) of delen van vis die als lokaas worden gebruikt. Hiervan moet de aal dus een stuk afbijten. Door snel om de lengte-as te draaien kan de aal kracht zetten bij het afscheuren van kleine delen van een groter stuk. De snelheid waarmee de aal dit doet (6-14 maal per sec) is zeer hoog. [De mens, als kunstschaatser (m/v) haalt hoogstens 5 maal per sec]. Deze techniek is volgens Helfman & Clark ook waargenomen bij de nijlkrokodil (Crocodylus niloticus).

Beide (2 en 3) technieken zijn van belang om de prooi in hapklare brokken naar binnen te slikken. De aal en veel vissoorten en alle reptielen hebben reeksen eenpuntige tanden op de kaakrand die alleen geschikt zijn om de prooi vast te klemmen. (Bij sommige vissen, zoals brasem ontbreken tanden op de kaakrand). Zo'n gebit is ongeschikt om ergens een stuk mee af te bijten. Zoogdieren hebben gespecialiseerde snijtanden en/of knipkiezen waarmee dit wel kan. In situaties waarin zoogdieren hun kaakspieren en gebit gebruiken zullen aal, nijlkrokodil en andere vissen en reptielen de technieken (2) en (3) toepassen om kracht te zetten om de prooi klein te krijgen.

In het Tjeukemeer heb ik gezien dat alen grote mosselen, zonder hun schelp, in de maag hadden. Dit wijst op het gebruik van de "schud"-techniek en waarschijnlijk ook van de pirouette-techniek om de vast in de schelp verankerde weke delen eruit te trekken (De Nie, 1982, 1987).

Macroscopische kreeftachtige dieren zoals Gammarus vormen het voorkeursvoedsel van de aal in het Tjeukemeer. Ondanks de lage dichtheden in het Tjeukemeer, werd Gammarus vaak in kleine hoeveelheden in de aalmagen gevonden. Verder had de aal een voorkeur voor muggepoppen. Deze komen waarschijnlijk voor aan de oppervlakte van de meerbodem. Muggelarven die in kokers in de bodem leven waren duidelijk minder favoriet. Jonge vis (voornamelijk spiering, maar ook baars) wordt vooral gegeten zolang de dichtheden hoog zijn (boven 10 ind. m⁻²) en de lengte gering (< 60 mm) is (ter Heerdt & de Nie, 1987; de Nie, 1987).

Door de lange mondspleet kan de aal slechts een geringe zuigkracht ontwikkelen. Deze eigenschap, gekoppeld aan de relatief lage zwemsnelheid, maken de aal tot een weinig effectieve predator (in vergelijking met snoek, snoekbaars en baars) op levende kleine vis van het open water, zoals spiering (O. eperlanus). Verder ontbreekt bij de aal een mondholte en een filterapparaat dat geschikt is om zoöplankton te selecteren door filtratie. Als de aal zoöplankton eet, kan hij maar kleine hoeveelheden naar binnen zuigen, terwijl de brasem veel grotere hoeveelheden met betrekkelijk weinig moeite via filtratie opneemt (Lammens, 1986). Dit verklaart waarom in aalmagen weinig of geen kreeftachtig zoöplankton werd gevonden.

b. Home range en territorium

Het is bekend dat alen een sterk "homing" vermogen hebben. Na gevangen te zijn en verplaatst over 10 tot 200 km, werden alen weer gevangen op dezelfde plek waar ze eerder gevangen werden (Deelder & Tesch, 1970 en Hurley, 1972). Dit wijst op een gehechtheid aan een bepaalde habitat, die kennelijk goed gekend wordt. Onderzoek aan Amerikaanse alen (Anguilla rostrata), waarbij gebruik gemaakt werd van gemerkte alen, toonde aan dat de dagelijkse bewegingen van alen beperkt zijn tot 30-133 m. Het gebied waarin een individuele aal dagelijks rondtrok ("home range") werd geschat op 0,2-2,2 ha. (Ford & Mercer, 1986; Labar (1982). Helfman (1986) heeft tijdens observaties, door middel van een videocamera bij in het wild levende Amerikaanse alen, gezien dat grotere aal kleinere aal weert uit een eigen territorium.

Als alen in grote hoeveelheden in gevangenschap worden gehouden, is er weinig onderlinge agressie. Mogelijkheden om dekking te vinden worden dan gemeenschappelijk gebruikt. Als grotere (>400 mm) alen in lage dichtheden worden gehouden, treedt agressie op en ziet men vormen van territoriaal gedrag (F. de Graaf, pers. meded.; Tesch, 1983). Bij kleinere alen waaraan wij in aquaria onze waarnemingen deden, zijn geen opvallende vormen van territoriaal gedrag waargenomen (ter Heerdt & de Nie, 1987).

4. PARASIETEN

Tesch (1983) beschrijft een fauna van 53 soorten parasieten die gevonden zijn in de Europese aal (daarnaast nog 16 voor A. rostrata en 19 voor Anguilla soorten uit Azië en Australo-nesië). Hieronder zijn 12 soorten nematoden. Van al deze parasieten vermeldt hij dat de schade slechts gering is. Sinds 1984 is de Nederlandse fauna uitgebreid met de uit Japan afkomstige parasitaire nematode Anguillicola crassa (Banning et al., 1985). In Italië zijn alen gevonden die geïnfecteerd zijn met een verwante, uit Azië en Australië afkomstige nematode: A. australiensis (Peters & Hartmann, 1986; De Charleroy et al., 1987). Geen van deze nematoden werd door Tesch (1983) vermeld.

De wormen komen voor in de zwemblaas van de aal; zij planten zich daar voort. De larven ontwikkelen zich eerst in de uterus van de worm, komen vervolgens in de zwemblaasholte van de

gastheer en werken zich dan via het weefsel van de zwemblaaswand en het maagdarmkanaal naar buiten. Bij de Europese aal veroorzaakt dit ernstige beschadiging van de zwemblaaswand. Verder veroorzaakt de worm waarschijnlijk een vertraging in de groei. De schade aan Europese alen is veel groter dan bij de Japanse aal (Anguilla japonica), de oorspronkelijke gastheer van deze exoot (Egusa, 1979; Pugin & Yuru, 1980).

In het buitenwater doorlopen de larven een tweede stadium. Zij worden gegeten door cyclopoïde copepoden (een oogkreeftjes, meestal 1-2 mm groot). De Charleroy et al., (1987) beschrijven tien soorten cyclopoïde copepoden die geïnfecteerd kunnen worden met de larven van deze worm. Harpacticoiden copepoden (een groep voornamelijk in het bodemsubstraat levende copepoden) zijn niet gevoelig voor infectie. Peters & Hartmann (1986) twijfelen aan het belang van deze copepoden als tussengastheer, omdat copepoden uit het zoöplankton nauwelijks door aal gegeten worden. Dit laatste geldt ook voor het Tjeukemeer: copepoden worden zelden in de aalraag aangetroffen. In 1979 vond ik één maal Cyclops sp. (de Nie, 1987).

Onder de tien soorten die als tussengastheer kunnen optreden zijn drie algemeen in het open water van de Friese meren voorkomende soorten (Acanthocyclops robustus, Cyclops vicinus en Diaçyclops bicuspidatus). Verder worden twee soorten genoemd die meer in de oeverzone of op de bodem voorkomen (Eucyclops serrulatus en Paracyclops fimbriatus) (Vijverberg, 1977; Beattie et al., 1978). De aal wordt via deze tussengastheer (de cyclopoïde copepode) geïnfecteerd met de parasiet. Kennelijk is de infectiegraad in besmette gebieden van de cyclopoïde copepoden zo hoog, dat per ongeluk meegezogen copepoden uit de oeverzone en de bodem al voldoende zijn voor een infectie. Mogelijk komt de tussengastheer ook via prooien als kleine vis (spiering) of grotere kreeftachtigen die copepoden eten, in de aalraag.

Er bestaat geen relatie tussen de lengte van de aal en het infectiepercentage. Alleen grote alen eten veel vis, dus kan spiering (of andere vis) bij deze infectie geen overheersende rol spelen. In gebieden met een hoog percentage geïnfecteerde alen is ook het aantal volwassen wormen per zwemblaas groot (5-20 ind.) (Dekker, 1987). Gedurende de zomer van 1986 was in Nederland het infectiepatroon nogal grillig. Enkele noord-Friese meren hadden een hoog percentage (71-94%), het Tjeukemeer had 2% (van Willigen et al., 1987).



Literatuur

- BANNING, P. VAN, HEERMANS, W. & WILLIGEN, J.A. VAN, 1985. *Anguillicola crassa*, een nieuwe aalparasiet in Nederlandse wateren. *Visserij* 38(6/7):237-240.
- BEATTIE, D.M., GOLTERMAN, H.L. & VIJVERBERG, J. 1978. An introduction to the limnology of the Friesian lakes. *Hydrobiologia* 58:49-64.
- BOETIUS, J., 1980. A presentation of old and new data of total numbers of vertebrae with special reference to the occurrence of *Anguilla rostrata* in Europe. *Dana* 1:93-112.
- BOETIUS, J. & HARDING, E.F., 1985. A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. *Dana* 4:129-162.
- COLOMBO, G, GRANDI, G & ROSSI, R., 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L. *J. Fish Biol.* 24:215-228.
- DE CHARLEROY, D, THOMAS, K. & BELPAIRE, C., 1987. Problems concerning the species determination, biology and diagnostic methods of *Anguillicola*, a swim-bladder nematode in the European eel (*A. anguilla* L.). EIFAC/FAO Eel working party, Bristol (mimeogr.rep.).
- DEELDER, C.L. & DE VEEN, J.F. 1958. A calculation on the fishing intensity of the eel trawl on the IJsselmeer. *Arch. Néerl. de Zool.* 13:461-471.
- DEELDER, C.L. & TESCH, F-W., 1970. Heimfindvermögen von Aalen (*A. anguilla*) die über große Entfernungen verpflanzt worden waren. *Marine Biology* 6:81-92.
- DEKKER, W., 1985. Regional variation in glass eel catches. An evaluation of multiple sample sites. EIFAC/FAO eel working group, Perpignan. mimeogr. rep.
- DEKKER, W. 1987. Short note on the distribution and abundance of *Anguillicola* in the Netherlands. EIFAC/FAO eel working group, Bristol. mimeogr. rep.
- EGUSA, S. 1979. Notes on the culture of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) in Japanese eel-farming ponds. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 174:51-58.
- FORD, T.E. & MERCER, E., 1986. Density, size distribution and home range of American eels, *Anguilla rostrata*, in a Massachusetts salt marsh. *Environmental Biology of Fishes* 17:309-314.
- HARDING, E.F., 1985. On the homogeneity of the European eel population (*Anguilla anguilla*). *Dana* 4:49-66.

- HEERDT, G. ter & NIE, H.W. de, 1987. A note on the feeding behaviour of the eel, *Anguilla anguilla* (L.) in aquaria. Arch. Hydrobiol. 109(3):471-475.
- HELPMAN, G.S., 1986. Diel distribution and activity of American eels (*Anguilla rostrata*) in a cave-spring. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43:1595-1605.
- HELPMAN, G.S. & CLARK, J.B., 1986. Rotational feeding: overcoming gap-limited foraging in Anguillid eels. Copeia 3:679-685.
- HERRMANN, G., 1967. Die Aalwirtschaft des Landes Schleswig-Holstein. Arch. FischWiss. 18:405-424.
- HURLEY, D.A., 1972. The American Eel (*Anguilla rostrata*) in Eastern Lake Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can. 29:535-543.
- KUHLMANN, H., 1975. Der Einfluß von Temperatur, Futter, Größe und Herkunft auf die sexuelle Differenzierung von Glasaalen (*A. anguilla*). Helgoländer wiss. Meeresunters. 27:139-155.
- LABAR, G.W., 1982. Local movements and home-range size of radio equipped American eels (*Anguilla rostrata*) from Lake Champlain, with notes on population estimation. In: Loftus, K.H. (ed.) Proc. Nth. Am. Eel Conf. p.72.
- LAMMENS, E.H.R.R., 1986. Interactions between fishes and structure of fish communities in Dutch shallow eutrophic lakes. Proefschrift Wageningen 100 p.
- NIE, H.W., 1982. A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anodonta* spp.) and *Dreissena* sp.) in the food of the eel (*Anguilla anguilla*) in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95:307-310.
- NIE, H.W. de, 1987. Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). Arch. Hydrobiol. 109(3):421-443.
- PARSONS, J., VICKERS, K.U. & WARDEN, Y., 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. J. Fish Biol. 10:211-229.
- PETERS, G. & HARTMANN, F., 1986. *Anguillicola*, a parasitic nematode of the swim bladder spreading among eel populations in Europe. Dis. aquat. Org. 1:229-230.
- PUQIN, W & YURU, Z. 1980. Observations on the life history of *Anguillicola globiceps* (Nematoda: Anguillicolidae). Acta Zoologica Sinica 26(3):243-249.
- TESCH, F-W., 1983. Der Aal. Parey Hamburg 340 p.
- TUCKER, D.W., 1959. A new solution to the Atlantic eel problem. Nature 183:495-501.

VIJVERBERG, J. 1977. Population structure, life histories and abundance of copepods in Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshw. Biol.* 7:579-597.

VØLLESTAD, L.A. & JONSSON, B., 1986. Life-history characteristics of the European eel, *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115:864-871.

WILLIAMS, G.C. & KOEHN, R.K., 1984. Population genetics of North Atlantic catadromous eels (*Anguilla*) in: TURNER, B.J. (ed.) *Evolutionary genetics of fishes*. Plenum Press New-York 636 p.

WILLIGEN, J. VAN, DEKKER, W. & BANNING, P. VAN, 1987. De zwemblaasparasiet *Anguillicola crassa* in Nederlandse aal. *De Visserij* 40(1):68-74.



A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anodonta* spp. and *Dreissena* sp.) in the food of the eel (*Anguilla anguilla*) in Tjeukemeer

H. W. de Nie

Limnological Institute, Tjeukemeer Laboratory, De Akkers 47, 8536 VD Oosterzee, The Netherlands

Keywords: feeding relations, *Anodonta*, *Dreissena*, *Anguilla anguilla*, eutrophic lake

Abstract

The stomach contents of 517 eels were analysed during 1979. In that particular year the diet consisted predominantly of chironomids, but large bivalve molluscs were of secondary importance. The meaning of this observation is discussed in relation to food conditions and the food preference of the eel.

Introduction

Within the framework of a foodchain and production study, the growth, feeding relations and population dynamics of the eel (*Anguilla anguilla*) are being investigated. A part of the study on the feeding ecology of the eel is presented here, with emphasis on the importance of larger bivalve molluscs in the diet during September and October 1979.

Methods

The eel population was sampled at night after sunset by means of a small fine meshed trawl net at one location (site 4) in the open water zone of Tjeukemeer (De Haan 1982). A total of 1381 eels were caught. Catches are considered to be representative of the eel population. After deep freezing the catches were measured and weighed. Subsamples were taken for the analysis of the stomach contents per 5 cm class: 10.0–14.9, 15.0–19.9, 20.0–24.9, 25.0–29.9, 30.0–34.9, > 35 cm. The eels between 20 and 30 cm length constituted from 43 to 70% of the catches, 5% (or less) were larger than 35 cm or smaller than 15 cm. Five stomachs per catch were taken at random from each of the four length

classes between 15 and 35 cm; eels larger than 35 cm and smaller than 15 cm were not subsampled.

From each sampling date, 19 to 127 stomachs were analysed. From the total of 517, 95 stomachs, were empty.

The food items in the stomach contents were determined to the lowest possible taxonomic level, mainly species and genus. The food items were counted and measured. The total stomach content was reconstructed to the weight from the length-weight relationships of the food items. The occurrence is the percentage of stomachs filled with that particular (group of) food item(s), related to the total number of stomachs, empty ones included.

The percentages were corrected with the aid of the length frequency distribution of the population so that they were representative for the whole catch on the date of sampling.

Results

The differences in frequency of occurrence of the food items within the length classes smaller than 25 cm was small. The corrected percentages of filled stomachs and the frequency of occurrence of chironomids, bivalve molluscs, gastropod molluscs and fish in the stomachs are given in Table 1. The pupae

Table 1. Seasonal variations in the frequency of occurrence of food items in eel stomachs in 1979 in Tjeukemeer. N = number of examined stomachs.

	Filled stomachs	Chironomids	Molluscs		Fish	N
	(%)	(%)	Bivalves (%)	Gastropods (%)	(%)	
22 May	88	85	1.6	0.92	0	60
12 June	84	82	2.1	6.0	0	53
24 July	73	71	0	0	5.0	36
7 Aug.	79	64	4.7	0	24	19
21 Aug.	81	71	3.7	0.50	0.94	62
4 Sept.	78	66	7.1	5.4	0.36	127
25 Sept.	95	81	26	11	0	114
2 Oct.	67	38	20	17	1.2	46

of *Chironomus plumosus* and *Glyptotendipes pallens* were the dominant food items found. In Table 2 the corrected mean stomach contents, expressed as biomass, and the share of the different food items in the total stomach content are shown; the latter is given separately for the total eel population and for eels longer than 25 cm. During summer the eel fed mainly on chironomids. In mid-summer 0+ fish, mostly ruffe (*Gymnocephalus cernua*) and roach (*Rutilus rutilus*), were also frequently found in the stomachs. Bivalve molluscs (mussels) were particularly important during September and October. The gastropod molluscs were quantitatively unimportant. Their highest frequency of occurrence was 17% but this represented only 4.1% of the biomass of the total stomach content (Tables 1 and 2).

Only parts of the mussels, generally pieces of the gills or the foot, were found in the stomach. In large eels especially, mussel particles (no shells) up to 2.5 cm long, corresponding to a weight of 1 to 3 g fr wt, were found. I frequently observed eggs or juvenile instars of the watermite *Unionicola aculeata* in the gills of the mussel. This mite is dependent upon the mussel *Anodonta anatina* to deposit its eggs and uses it as a shelter during the early state of its life cycle (Davids 1973). The proportion of *Dreissena polymorpha* in the total bivalve mollusc biomass in the eel stomachs was about 20% on 4 September, 10–25% on 25 September and about 60% on 2 October. On the last date it was the most important food item. Sometimes pieces of the shells of *Dreissena* were found in the stomach. The gastropod molluscs were quantitatively unimportant.

Table 2. Seasonal variations in the stomach content of the eel in 1979 in Tjeukemeer. Contribution of the different food items as a percentage of the total stomach content.

	All length classes					Longer than 25 cm		
	Mean content (mg fr wt stom ⁻¹)	Chir. (%)	Bivalve (%)	Gastr. (%)	Fish (%)	Bivalve (%)	Gastr. (%)	Fish (%)
22 May	220	90	9.4	0.025	0	15	0	0
12 June	91	89	9.5	0.65	0	25	0	0
24 July	79	66	0	0	33	0	0	61
7 Aug.	210	20	2.6	0	77	3.3	0	96
21 Aug.	64	74	11	0.039	9.4	8.8	0.051	12
4 Sept.	63	50	28	0.40	6.9	45	0.026	20
25 Sept.	210	34	53	0.79	0	63	0.93	0
2 Oct.	110	10	62	4.1	21	66	3.9	23

Discussion

The chironomids are the main food item for eels in Tjeukemeer although the chironomid production in the lake is exceptionally low: 2–12 g dry wt $m^{-2} yr^{-1}$ (Beattie 1982). The bream (*Abramis brama*), which dominates the fish biomass in the lake, also predares intensively on chironomids (Lammens 1982). Larger eels have at least two other options in their food choice: young fish and molluscs. Of the eel stomachs filled with bivalve molluscs, 75% also contained chironomids. During 1979 young fish were extremely scarce while in 1980 young perch (*Perca fluviatilis*) and young smelt (*Osmerus eperlanus*) were very abundant (van Densen & Vijverberg 1982). In 1980 bivalves were seldom found in eel stomachs; the larger eel ate mainly fish (de Nic, unpubl.). Only 20% of the stomachs filled with fish contained other food items. The eel probably has a stronger preference for fish than for molluscs.

The presence of freshwater mussels in eel stomachs was previously reported by Moriarty (1972) for Lough Corrib (Ireland) and Biró (1974) for Lake Balaton (Hungary). *Anodonta* and other larger bivalves were frequently observed in stomachs from Lough Corrib. In the open water zone of Lake Balaton, however, *Anodonta* were found only sporadically, while *Dreissena polymorpha* was encountered there more often.

Relatively more is known about the significance of gastropod and small bivalve molluscs in the diet of longer eels in fresh water lakes. Frost (1946) found 86% occurrence of molluscs in eel stomachs from Windermere (England); Moriarty (1972) found many gastropods in eels longer than 40 cm; Biró (1974) mentioned the gastropod *Lithoglyphus* as being of secondary importance next to chironomids in the eel diet; Opuszyński & Leszczyński (1967, cited in Tesch 1977) called *Bithynia tentaculata* an important food organism for eels longer than 30 cm. Gastropods, mainly *Bithynia tentaculata* and *Valvata piscinalis* do occur in Tjeukemeer (Chambers 1971). They are probably numerous, at least in the inshore zone where they form the main food source for the abundant 1+ and older roach (*Rutilus rutilus*). The roach grows very well on this diet (Lammens, pers. comm.). It is not clear why the eel did not utilize this alternative option. It is unlikely that the mite infested *Anodontas* were easier

to catch. The juvenile instars of the watermite *Unionicola* do not damage the mussel (Davids, pers. comm.). Uninfested mussels were eaten too. To prey upon mussels the eel requires a strong jaw apparatus. Eel is able to attack larger crustaceans by biting and thereafter making jerky movements, until manageable pieces have been torn off (Tesch 1977). Dröscher (1879, cited in Tesch 1977) found great differences in the diets of eel from neighbouring stretches of the Baltic coast, with different types of bottom substrate. In one area he found the bivalve *Macoma baltica* to dominate the diets, and in another area he found fish predominant in the stomachs.

From our results we conclude that, although bivalves may contribute significantly to the eel's diet, fish is a more preferred food.

Summary

The stomach contents of 517 eels (*Anguilla anguilla*) were analysed during 1979. The diet consisted predominantly of chironomids, mainly pupae of *Chironomus plumosus* and *Glyptotendipes pallens*, but larger bivalve molluscs were of secondary importance. Although gastropods were probably quite numerous (the main food source of the roach in Tjeukemeer), they were not important as a food item for the eel. In another year when 0+ fish were abundant, eel preferred 0+ fish above larger bivalves.

Acknowledgements

I thank Mr. H. Hermans, Mr. A. Bijlard and Mr. P. J. MacGillavry for help in the analysis of the eel stomach contents, Dr. C. Davids, for the identification of the watermites, Dr. J. Vijverberg, Dr. A. E. Jansen and Mr. W. L. T. van Densen, for commenting on the manuscript, and Miss M. E. McLaughlin for improving the English text.

References

- Beattie, D. M., 1982. Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, this volume.

- Biró, P., 1974. Observations on food of the eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. *Ann. Biol. Tihany* 41: 133-153.
- Chambers, M. R., 1971. Studies on the littoral fauna of Tjeukemeer. Ph.D. thesis, University of Liverpool.
- Davids, C., 1973. The relations between mites of the genus *Unionicola* and the mussels *Anodonta* and *Unio*. *Hydrobiologia* 41: 37-44.
- De Haan, H., 1982. Physico-chemical environment in Tjeukemeer (The Netherlands) with special reference to speciation of algal nutrients. *Hydrobiologia* 95: 205-221.
- Densen, W. L. T. van & Vijverberg, J., 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321-336.
- Frost, W. E., 1946. Observations on the food of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area. *J. Anim. Ecol.* 15: 43-53.
- Lammens, E. H. R. R., 1982. Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 311-320.
- Moriarty, C., 1972. Studies of the eel *Anguilla anguilla* in Ireland I. In the lakes of the Corrib System. *Irish Fish. Invest. Ser. A*, 10: 39 pp.
- Tesch, F. W., 1977. *The Eel*. Chapman & Hall, London. 434 pp.



Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands)

By HENRIK W. DE NIE

With 9 figures and 7 tables in the text

Abstract

Over the years 1979–81 the diet of eels was investigated in the Tjeukemeer (shallow alkaline eutrophic lake, 21.5 km², in the north of the Netherlands). More than 7000 eels were caught, 1806 stomachs were examined. The eel population in the open water zone is found to be dominated by small (200–300 mm) eels.

The chironomids *Chironomus plumosus* and *Einfeldia carbonaria* are the most important food items for the eel smaller than 250 mm. Eels larger than 250 mm mainly consume young-of-the-year smelt (*Osmerus eperlanus*), perch (*Perca fluviatilis*) and bivalve molluscs.

The changes in the stomach contents during the night were studied. The total annual consumption was estimated and compared with available amounts of prey organisms in the lake. The chironomid biomass in the lake sediment and the diet of the bream (*Abramis brama*) were compared with that of the eel. The eel prefers invertebrates 7–20 mm in size, living on the surface of the lake bottom (while the bream takes smaller chironomid larvae, benthic cladocerans and zooplankton).

The size and density of young-of-the-year fish in the lake were compared with the number and size in the eel stomachs. The effect of the piscivorous behaviour, the overlap in diet with bream and the scarcity of preferred food items on the condition of the eel are discussed.

Introduction

Most studies of the feeding habits of the eel are concerned with exploitative competition for food with salmonids. Because of coincidence of the food composition in the stomachs, competition seems likely. However, the effect will be lessened because the eel is inactive over a more than average period (Oct.—April) and it lives and feeds in different habitats (FROST 1946; BURNET 1952; ROGERS 1964; SINHA & JONES 1967; LAKE & BENNISON 1977). No evidence at all for competition with salmonids was found by THOMAS (1962) and MORIARTY (1979).

Although fish often occurred in the stomachs, the role of eels as a predator on young salmonids is negligible. If larger eels (> 400 mm) are piscivorous they rather prefer small fish inhabiting the lake bottom surface (FROST 1946;

ROGERS 1964; SINHA & JONES 1967; SINHA 1969; OGDEN 1970; MORIARTY 1972 & 1975).

Only a few studies have been made to the feeding habits of eels in shallow eutrophic lakes dominated by benthic feeding cyprinids and piscivorous percids. Little is known about the eel's role as a predator of 0+ (= young-of-the-year) fish or as a competitor of cyprinids as suggested by BIRO (1974). Nothing is known about the effect of eutrophication on the competitive interaction.

This paper describes the annual, seasonal, local and diurnal variations in the diet of the eel over three successive years. An attempt is made to quantify consumption. The population dynamics of the food organisms are taken into account to explain mechanisms that influence prey choice. The possible competitive interaction with bream and the effect of eutrophication on food organisms are discussed.

Study area

The Tjeukemeer is a shallow (mean depth 1.5 m) eutrophic freshwater lake with a surface area of 21.5 km² situated in the northern part of the Netherlands (Fig. 1). Only locally reed-beds are present; the index of shore development is 1.29 (HUTCHINSON 1957; p. 166). The lake is part of an interconnected system of lakes and canals, the "Frisian Boezem", which during summer time receives water from the nearby IJsselmeer. The limnological and hydrological characteristics are described elsewhere (BEATTIE et al. 1978; DEHAAN 1982; LEENEN 1982). The lake's sediment consists of a mosaic pattern of peat (60%), sand (35%) and mud (5%) (BEATTIE 1982). The nearshore zone, defined as a 250 m broad edge from the outer margin of the reed-beds towards the centre of the lake, consists mainly of sand (70%) and mud (30%). The stony shore (bricks and concrete blocks dumped to protect the dikes from wave erosion) is the outermost zone. This

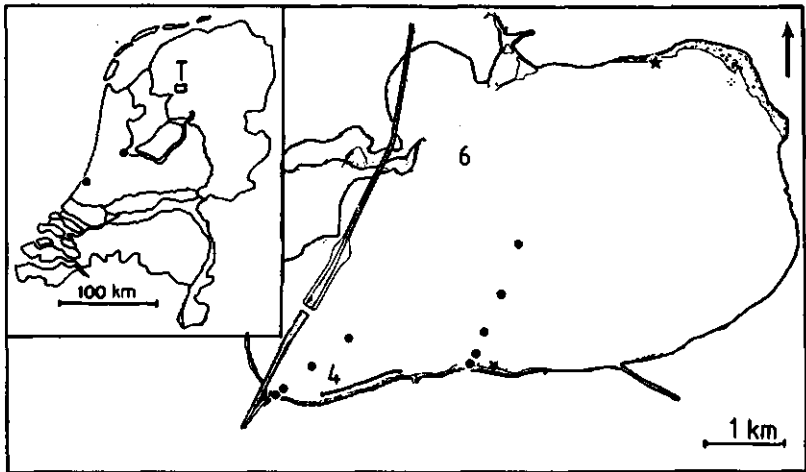


Fig. 1. Map of the Tjeukemeer showing the sampling sites. 4 and 6: Trawl sampling; —: electrofishing ●: bottom sampling (chironomids); ★: reed-bed sampling.

zone is an important shelter for eels and covers only 0.1% of the whole lake surface area.

Sampling site 4 lays partly in the nearshore zone and is more muddy than the rest of the open water zone of the lake. The sites for sampling invertebrates cover all different zones (Fig. 1).

Material and methods

Between May and September once or twice a month eel samples were collected with a 2.5 m wide (effective width) narrow-meshed (double 5.5 mm cod end) trawl. For calculation of the population biomass of 0+ fish a catch efficiency of 600 m² per 20 min haul was determined (VAN DENSEN pers. comm.). This area has been used for eel too.

Fishing started ca. 30 min before sunset and took approximately two hours. Four 20 min hauls were taken, 25–1000 m offshore from the reed-beds, mostly after sunset at site 4. To study the effect of local differences, sometimes samples were also taken at site 6 (Fig. 1).

On two different sampling occasions, 20/21 August 1980 and 1/2 July 1981, fishing started at 09 h on site 4 and was repeated every four hours until 05 h the next morning.

Samples by DC electrofishing were taken in April, May and October in the outer margin of the lake (Fig. 1).

The *Gammarus tigrinus* and *Asellus* spp. were sampled with a steel cylinder, enclosing an area of 0.25 m² (EDMONDSON & WINBERG 1971; p. 69).

The collected eels were frozen (-18 °C) alive. Samples were treated within a month of collection. Before analysing we slowly thawed the samples in tap-water over one night. Thereafter mucus was removed and the eels were weighed to the nearest 0.01 g and measured to the nearest mm. All > 280 mm eels were macroscopically sexed, using descriptions given by TESCH (1977). The effect of deep-freezing was examined. A sample of 130 living eels was weighed, deep frozen alive and thawed and weighed again after two weeks. The mean loss in weight was small (ca. 3%).

Eel stomachs, i.e. the blind sac of the pylorus, were taken from subsamples per eel length class with 50 mm interval: <150 mm, 150–199 mm etc. Five eels per length class were chosen at random from the four interval classes between 150 and 350 mm; the <150 mm and >350 mm eels were not subsampled. The volume of the stomach content was estimated for 1806 eels with a 7 point scale, the so-called fullness index, *f* (0: empty; 0.2: traces of food items to ¼ full; 0.4: ¼ to ½ full; 0.5: ca. ½ full; 0.6: ½ to ¾ full; 0.8: ca. ¾ full and 1.0: full or extended). The contents of 1163 (913 full) stomachs were analysed in detail. Food items were identified to the lowest possible taxonomic level. The prey items, or their remains were measured, some items were also weighed. The length-weight relation is known for *Gammarus tigrinus* and *Asellus* spp. (CHAMBERS 1971), *Leptodora kindtii* (VIJVERBERG & FRANK 1976), chironomid larvae (VIJVERBERG unpubl.) and fish species (VAN DENSEN 1985). Thus the reconstructed weight of stomach content (*w_r*) is calculated and expressed as mg fresh weight per eel per 50 mm interval length class. This *w_r* is defined by the fullness index (*f*) and the mean body weight (*w_b*, *g* fresh weight) per subsample according the regression formula:

$$\log w_r = \log b_0 + b_1 \log f + b_2 \log w_b \quad (1a)$$

(1a) can also be written as:

$$w_r = b_0 f^{b_1} w_b^{b_2} \quad (1b)$$

The estimated values for *b*₀ to *b*₂ are given in Table 1. The coefficient *b*₂ almost equals 1, implying a nearly linear relationship between the weight of stomach content

Table 1. Coefficients of the regression equation predicting the weight of stomach contents (w_r) from fullness index (f) and body weight (w_b); 95 % confidence limits in parentheses; n : number of observations; R^2 : squared multiple correlation coefficient.

year	$\log_e b_0$	b_1	b_2	n	R^2
1979	$\log_e w_r = 2.79(0.77) + 1.26(0.44) \log_e f + 0.834(0.215) \log_e w_b$			44	0.664
1980	2.37(0.74)	1.29(0.43)	1.077(0.181)	48	0.818
1981	2.90(1.48)	1.63(1.01)	1.040(0.405)	28	0.579

and body weight. Although $b_1 = 1$ lies within the 95 % confidence limits, the higher values suggests that the fullness index (f) is a non-linear estimator of stomach weight. The weight per stomach content can be calculated from (1), substituting f and w_b . The mean stomach content per sampling occasion (\bar{w}) is a weighed mean of these calculated values per length class, adjusted for the length frequency distribution of the original eel sample.

Of 585 (470 full) stomachs collected from samples at site 6 and during the two 24 h observations, the main food items and fullness index were recorded.

The Fulton condition factor (RICKER 1975) is $w_b l^{-3}$, in which w_b is the fresh weight of the eel (kg) and l its body length (m).

Results

The eel population

Per 20 min haul 22–233 eels were collected. The length frequency distribution varied (Table 2). From May to mid-August 200–300 mm eels were caught most frequently, while in the summer of 1980 and 1981 the <200 mm eels became more abundant. The highest Fulton condition factors are found in 1979, the lowest in 1981 (Table 2). The condition factors of female eels were 3.8 to 11 % lower than those of male eel (Table 3). The decrease between 1979 and 1981 in condition factor of the 280–339 mm size group (both sexes) is significant (F-test, $P < 0.025$). No significant differences are found between the condition factors of female eels in the larger size group (F-test, $P > 0.10$), while for this group the males had significantly higher condition factors in 1980 and 1981 (F-test, $P < 0.025$). In 1981 the proportion of female eels was higher than in 1979 and 1980.

The electrofishing samples are not included in the calculations of the condition factor. The length frequency distribution of these samples differs considerably from those of the trawl samples (Table 4). A maximum estimate of this "outer margin population" is 60 kg eel/km shore line, giving 1.3×10^3 kg for the whole lake. A tentative and perhaps low estimate, with an upper limit and a lower limit differing by a factor 3 (based on the difference in weight of the largest and smallest sample in each year), is 4.4 g m^{-2} eel for the nearshore and open water zone. This is 97.6–99.2 % ($55\text{--}164 \times 10^3$ kg) of the whole lake population. This study is mainly based on results from the trawl samples and applies both for the nearshore and open water zone of the Tjeukemeer.

Table 2. Principal characteristics of the trawl samples. Proportion per length class (%), average number of eel per 20 min haul (N), with number of hauls in parentheses and Fulton condition factor in kg m^{-3} . Due to rounding errors the numbers do not always sum to 100%.

date	Proportion per length class (%)							N	Fulton condition factor (kg m^{-3})		
	100- 149 mm	150- 199 mm	200- 249 mm	250- 299 mm	300- 349 mm	350- 399 mm	≥ 400 mm		≤ 219 mm	220- 279 mm	≥ 280 mm
1979											
22/05	0	15	49	22	9.9	3.8	0	65(2)	1.45	1.57	1.59
12/06	0.81	23	40	26	6.8	3.0	0	78(3)	1.61	1.87	1.88
24/07	2.3	7.0	35	40	12	4.7	0	22(2)	-	-	-
07/08	1.4	12	52	25	8.2	1.4	0	36(2)	1.96	1.84	1.95
21/08	2.6	12	26	33	24	2.6	0.88	114(2)	1.48	1.71	1.77
04/09	4.9	24	28	23	17	3.8	0	62(3)	1.68	1.75	1.63
25/09	0.79	16	23	35	21	2.9	0.79	95(4)	1.56	1.76	1.85
02/10	9.1	15	18	29	18	9.1	0.91	55(2)	1.46	1.64	1.76
1980											
13/05	5.8	15	24	35	13	5.1	1.4	147(2)	1.38	1.59	1.72
03/06	3.0	14	30	38	14	1.1	0.38	133(2)	1.58	1.78	1.79
24/06	0.87	16	37	33	12	1.3	0	115(2)	1.63	1.76	1.83
22/07	3.1	12	20	43	16	6.3	0	64(2)	1.66	1.88	1.91
13/08	7.6	31	26	18	13	2.5	1.3	79(2)	1.60	1.74	1.82
21/08	19	33	22	18	5.1	1.7	0.57	88(2)	1.66	1.70	1.87
27/08	7.2	33	21	27	10	1.4	0	138(1)	1.59	1.66	1.74
17/09	5.8	35	29	21	7.1	1.8	0.45	112(2)	1.62	1.66	1.80
1981											
26/05	5.5	15	17	33	17	6.4	6.4	70(2)	1.53	1.62	1.74
01/07	11	35	30	15	6.4	1.8	0.46	73(3)	1.59	1.76	1.73
21/07	1.2	23	23	23	17	13	0	42(2)	1.61	1.64	1.77
25/08	12	32	37	12	5.7	1.4	0	233(2)	1.65	1.70	1.75
15/09	7.4	32	35	14	4.5	5.3	2.0	122(2)	1.56	1.61	1.81

Table 3. Sex ratio and Fulton condition factor of two middle sized length classes of eel (trawl samples). I: 280-339 mm; II: 340-400 mm; N: number of sexed eels; *: significant difference between sexes (t-test, $P < 0.01$).

	female eel				male eel				N
	sex ratio		condition factor		sex ratio		condition factor		
	(%)	(%)	(kg m^{-3})	(kg m^{-3})	(%)	(%)	(kg m^{-3})	(kg m^{-3})	
	I	II	I	II	I	II	I	II	
1979	7.0	28.3	1.73	1.71	93.0	71.7	1.80	1.80	345
1980	7.9	27.4	1.69*	1.75*	92.1	72.6	1.79	1.96	589
1981	17.6	36.4	1.58	1.75*	82.4	63.6	1.65	1.90	281

Table 4. Principal characteristics of DC electrofishing samples (above) and composition of the diet (below). For further explanation see Table 2.

	Proportion per length class (%)							condition factor (kg m ⁻³)			
	100-149 mm	150-199 mm	200-249 mm	250-299 mm	300-349 mm	350-399 mm	≥400 mm	N	≤219 mm	220-279 mm	≥280 mm
1980											
15 April	0	1.1	27	34	25	12	0	179	1.44	1.43	1.58
7 May	0	0	24	40	21	7.3	7.3	82	1.33	1.45	1.62
13 Oct.	0	6.1	14	14	41	20	4.1	49	1.61	1.57	1.79

	T (°C)	N	w̄ (mg)	filled stomachs	Molluscs		<i>Gammarus</i>		<i>Chironomus</i>		<i>Asellus</i>		
				(%)	F _{occ} (%)	P _w (%)	F _{occ} (%)	P _w (%)	F _{occ} (%)	P _w (%)	F _{occ} (%)	P _w (%)	
1980													
15 April	11	19	142	87		4.1	2.9	12	7.9	79	49	58	40
7 May	9.5	29	292	94		0	0	38	11	94	55	78	33
13 Oct.	9.3	35	18	26		2.4	0.56	0	0	11	19	19	71

The composition of the diet

Seasonal variation and the influence of the body size

In eel stomachs 29 taxonomical groups of invertebrates and 7 teleost species have been found (Table 5). Three main groups of invertebrate food items can be distinguished: molluscs, *Gammarus tigrinus* and chironomids (Table 6). The chironomid species *Einfeldia carbonaria*, *Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes pallens*, *Polypedilum nubeculosum* and the amphipod *G. tigrinus* have the highest F_{occ} (= frequency of occurrence in eel stomachs). *Einfeldia carbonaria*, *Ch. plumosus* and *Gl. pallens* represent a high P_w (= proportion in the weight of the stomach content). The molluscs were only important in 1979. Smelt (*Osmerus eperlanus*), perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) also had a high share in the weight of the stomach content (Tables 5 and 6). In May, the beginning of June and August, the F_{occ} of chironomids was high. At the end of June more fish appeared in the diet. In the summer of 1980 and 1981 the P_w of fish was very high (Table 6): mainly 0+ (= young-of-the-year) smelt, but in >350 mm eels also 1+ (= second season) perch, 1+ pikeperch and 1+ ruffe (*Gymnocephalus cernua*). The F_{occ} of fish gradually increased with body length (Fig. 2). In 1979 we saw the same trend for molluscs. Inversely, the F_{occ} of the chironomids decreased with length. Although the F_{occ} of *G. tigrinus* was often high, the P_w was usually low.

The proportion of the filled stomachs does not change with body length (Fig. 2) and the mean fullness index does not differ significantly for the differ-

Table 5. Annual variation in the eel diet from trawl samples. Maxima per year of the frequency of occurrence (o) and proportion of weight (w). +: <1.0%; 1: 1.0–3.0%; 2: 3.1–10%; 3: 10.1–30%; 4: 30.1–100%.

Taxon	1979		1980		1981	
	o	w	o	w	o	w
Oligocheata (indet.)	1	+	2	+	–	–
Hirundinea (indet.)	1	+	1	+	–	–
<i>Erpobdella</i> sp.	3	3	2	+	–	–
Mollusca						
<i>Anodonta</i> sp.	3	4	1	3	1	1
<i>Dreissena polymorpha</i> (PALLAS)	3	4	1	+	–	–
<i>Sphaerium</i> sp.	1	+	1	+	–	–
Gastropoda (indet.)	3	1	2	+	2	+
Acarina (indet.)	1	+	2	+	2	+
Ostracoda (indet.)	1	+	2	+	2	+
Cladocera						
<i>Leptodora kindtii</i> (FOCKE)	3	+	2	+	1	+
<i>Daphnia</i> sp.	2	+	–	–	–	–
<i>Bosmina coregoni</i> BAIRD	1	+	–	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. MÜLLER)	1	+	–	–	2	+
<i>Alona</i> sp.	–	–	1	+	3	+
Copepoda (Cyclopoida)	1	+	–	–	–	–
Malacostraca						
<i>Neomysis integer</i> (LEACH)	–	–	2	+	–	–
<i>Asellus</i> spp.	–	–	1	+	1	+
<i>Gammarus tigrinus</i> SEXTON	3	1	4	4	4	3
Ephemeroptera (indet.)	–	–	2	1	–	–
Trichoptera (indet.)	1	+	1	+	1	+
Coleoptera (indet.)	1	+	1	+	–	–
Diptera (indet.)	3	+	2	+	1	+
<i>Procladius</i> sp.	1	1	2	+	1	+
<i>Cladotanytarsus</i> cf. <i>mancus</i>	3	+	2	+	2	+
<i>Chironomus plumosus</i> (L)	4	4	4	3	3	1
<i>Cryptochironomus supplicans</i> (MEIGEN)	1	1	3	+	3	+
<i>Einfeldia carbonaria</i> MEIGEN	4	4	4	4	4	4
<i>Glyptotendipes pallens</i> (MEIGEN)	4	4	1	+	1	+
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (MEIGEN)	1	1	3	1	4	2
<i>Stictochironomus histrio</i> (FABR.)	2	2	–	–	–	–
Teleostei (indet.)	1	3	3	4	2	2
<i>Osmerus eperlanus</i> (L)	1	2	3	4	3	4
<i>Rutilus rutilus</i> (L)	1	3	1	2	1	3
<i>Abramis brama</i> (L)	–	–	1	2	1	2
<i>Anguilla anguilla</i> (L)	–	–	1	2	–	–
<i>Perca fluviatilis</i> (L)	1	1	2	4	2	4
<i>Stizostedion luciperca</i> (L)	1	3	1	2	2	4
<i>Gymnocephalus cernua</i> (L)	1	3	1	2	1	3

Table 6. Composition of the eel diet (trawl samples). Water temperature (T), number of stomachs (N), mean weight of stomach contents (\bar{w}), proportion of filled stomachs, frequency of occurrence (F_{occ}) and proportion in weight per main food item in relation to total weight of stomach content (P_w).

	T (°C)	N	stomachs		Molluscs		<i>Gammarus</i>		<i>Chironomids</i>		<i>Teleosts</i>	
			\bar{w} (mg)	(%)	F_{occ} (%)	P_w (%)	F_{occ} (%)	P_w (%)	F_{occ} (%)	P_w (%)	F_{occ} (%)	P_w (%)
1979												
22 May	15	60	160	88	2.5	9.3	6.3	1.7	85	89	0	0
12 June	20	53	100	84	8.0	10	2.6	0.12	82	89	5.2	0.41
24 July	18	36	99	73	0	0	3.5	0.20	71	66	5.0	33
7 August	19	31	160	90	4.6	2.2	11	0.87	82	29	16	68
21 August	19	62	130	81	4.2	11	0.94	0.11	71	74	0.94	9.4
4 Sept.	15	127	76	78	12	29	9.9	0.93	66	50	0.36	6.9
25 Sept.	14	114	170	95	34	54	18	0.83	81	35	0	0
2 Oct.	13	46	62	67	29	66	13	0.90	38	10	1.2	21
1980												
13 May	14	58	240	100	1.1	0.59	21	1.1	100	90	0.57	7.7
3 June	17	52	220	88	4.3	16	47	8.7	86	76	0	0
24 June	15	22	190	84	1.9	0.17	68	31	45	9.8	7.7	59
22 July	17	37	190	71	1.9	3.2	32	2.8	49	11	25	82
13 August	19	53	130	59	2.9	0	37	6.2	54	17	11	77
21 August	21	47	180	97	4.0	3.5	16	2.8	89	29	9.0	65
27 August	16	39	100	70	0	0	29	5.6	39	3.3	19	90
17 Sept.	16	53	79	43	5.8	0.27	33	4.5	2.7	0.18	15	85
1981												
26 May	17	45	340	89	4.0	0.12	11	0.29	83	44	5.1	55
1 July	14	34	130	82	6.4	0.97	37	13	74	12	17	74
21 July	18	49	160	76	2.5	1.2	20	0.61	45	1.6	25	97
25 August	18	29	100	86	0	0	34	11	85	39	5.6	50
15 Sept.	16	33	53	50	0	0	4.0	0.39	27	6.9	11	92

ent 50 mm interval length classes (Friedmann rank test, $P < 0.01$; HOLLANDER & WOLFE 1973). The fullness index gradually decreases during the season (Fig. 3). The positive correlation between F_{occ} of chironomids and the mean fullness index is striking ($r = +0.77$; $P < 0.01$), because the partial correlation coefficient (i.e. the date number held constant to eliminate the effect of the season) is positive too ($r = +0.68$; $P < 0.01$). The partial correlation of fullness index with the F_{occ} of fish is negative and significant ($r = -0.39$; $P < 0.05$). So the fullness index is rather influenced by prey choice than by a mere seasonal effect.

Local differences

The composition of the diet from the two different sites was compared for 12 samples (Table 7). Only the F_{occ} of *G. tigrinus* significantly differed. Eel

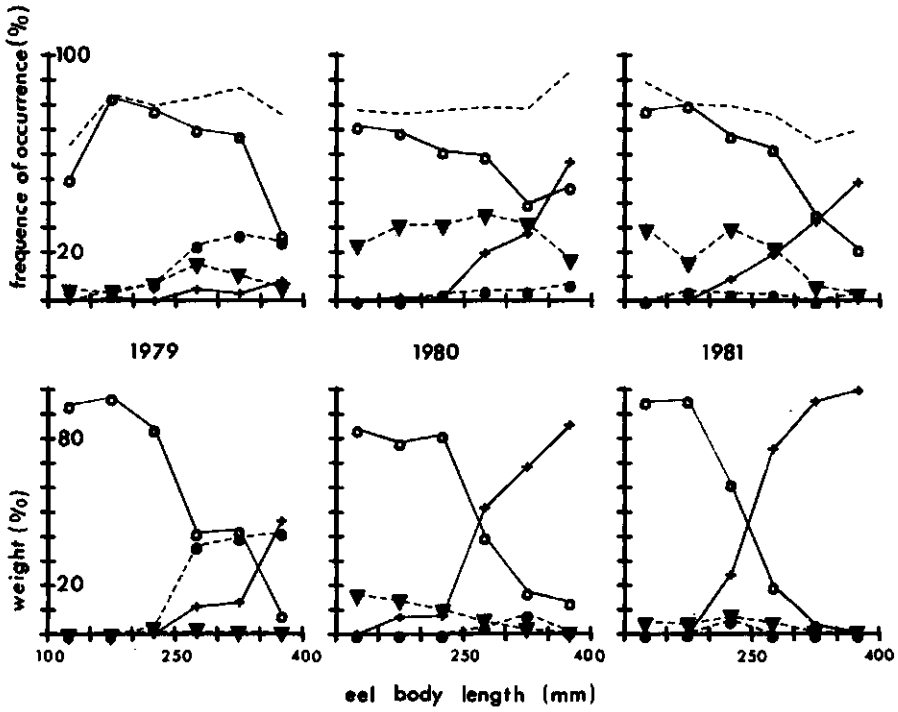


Fig. 2. Relationship between eel body length and frequency of occurrence (upper panel) and proportion of weight in stomach content (lower panel) of the main food items. - - - - : filled stomachs; -○-○- : chironomids; -●-●- : molluscs; -+--+ : fish; -▼-▼- : *Gammarus* spp.

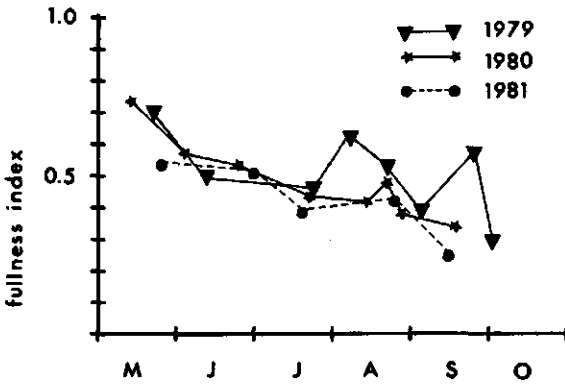


Fig. 3. Seasonal changes in the fullness index (See text).

samples from the margin of the lake also contained more *G. tigrinus* (Table 4). The less abundant chironomids *Procladius* spp., *P. nubeculosum* and *Cladotanytarsus* spp. and the cladoceran *Leptodora kindtii* were more often found in eels

Table 7. Comparison of the eel diet from sampling site 6 with 4. Number of stomachs in parentheses; n: number of comparable samples; *: significant difference (signed rank test, $P < 0.01$).

site:	frequency of occurrence (%)		n
	4	6	
Mollusca	3.6 (268)	2.8 (154)	6
<i>Leptodora kindtii</i>	7.4 (138)	17 (116)	4
<i>Gammarus tigrinus</i>	30 (365)	3.5* (211)	10
Diptera (indet.)	22 (315)	15 (182)	8
<i>Chironomus plumosus</i>	43 (380)	37 (237)	10
<i>Cryptochironomus supplicans</i>	30 (170)	31 (113)	5
<i>Einfeldia carbonaria</i>	36 (201)	26 (118)	7
Teleostei	15 (359)	18 (248)	10

at site 6. The main food items: molluscs, chironomids (mainly *Ch. plumosus* and *E. carbonaria*) and fish, which covered up to 90% of the weight per stomach content, did not differ in F_{occ} . Therefore the results from the trawl samples from site 4 can be considered as representative for both the nearshore and open water zone of the Tjeukemeer.

Diurnal changes

From four different samples we have compared hauls before and after sunset at site 4. The differences in fullness indices within comparable length classes are not statistically significant (χ^2 -test of independence, $P > 0.10$). Thus there is no evidence for changed feeding activity within the few hours the samples are taken.

Marked diurnal changes are found during the two 24 h the < 250 mm and > 250 mm eels, we treat them as two different groups. On both sampling occasions the < 250 mm eels rapidly increased in number between 21 and 01 h. After 01 h this increase stopped. The > 250 mm eels were relatively more abundant at the end of the night. Assuming that foraging eels have a higher risk of being sampled, the number per haul is an indication of the feeding activity. The fullness index, a better measure for feeding activity also significantly increased (χ^2 -tests if independence, $P < 0.05$; see Fig. 4).

The F_{occ} of chironomids varied markedly as well with time as for the two size (< 250 and > 250 mm) groups (Fig. 4). It increased or stabilized in both size groups before midnight. For the < 250 mm eels, the F_{occ} of chironomids remained high after midnight, while in the > 250 mm eels this F_{occ} decreased and the F_{occ} of fish rapidly increased. If the eel feeds at random on fish and chironomids, while the encounter rates during the night change, we can predict the proportion of stomachs with both items, by taking the product of the fre-

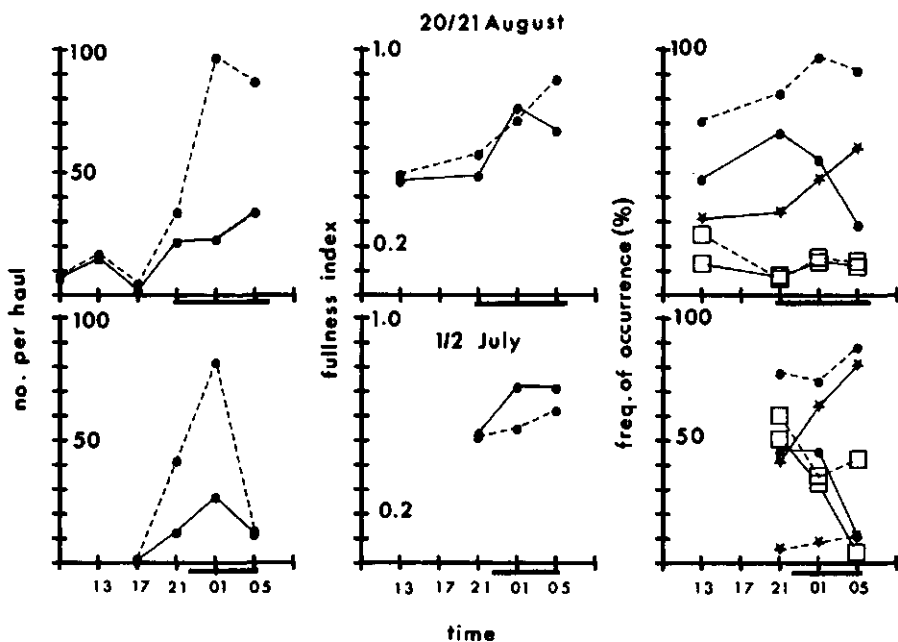


Fig. 4. Diurnal changes in the eel sample size (left), the eel stomach fullness index (middle) and the frequency of occurrence of the main food items (right). Upper panels: 20/21 August 1980; Lower panels: 1/2 July 1981; Dashed line: < 250 mm eels; full lines: > 250 mm eels; ●: chironomids; ★: fish; □: *Gammarus* spp. Period between sunset and -rise is indicated.

quencies of the items separately. For > 250 mm eels the proportion of stomachs with both fish and chironomids is significantly lower than expected (χ^2 -tests of independence, $P < 0.05$). This low proportion indicates a sudden switch from benthic feeding to piscivorous feeding behaviour. In August 1980 the share of invertebrates remained higher than in July 1981. Fish was the most important food item for > 250 mm eels and in July 1981 even in the < 250 mm eel stomachs the F_{occ} of fish was relatively high.

Utilization of the main food items

Chironomids

We compared the proportion in weight of middle sized chironomids (i.e. *E. carbonaria*, *G. pallens* and *C. supplicans*, ca. 7 mm) and larger chironomids (*Ch. plumosus*, ca. 14 mm) in the stomachs, with their biomass in the bottom substrate of the lake (Fig. 5). The larval densities in the bottom substrate did not correspond with the proportional amounts in the stomachs. Usually (except for June 1979) *Ch. plumosus* were scarce in the bottom substrate and con-

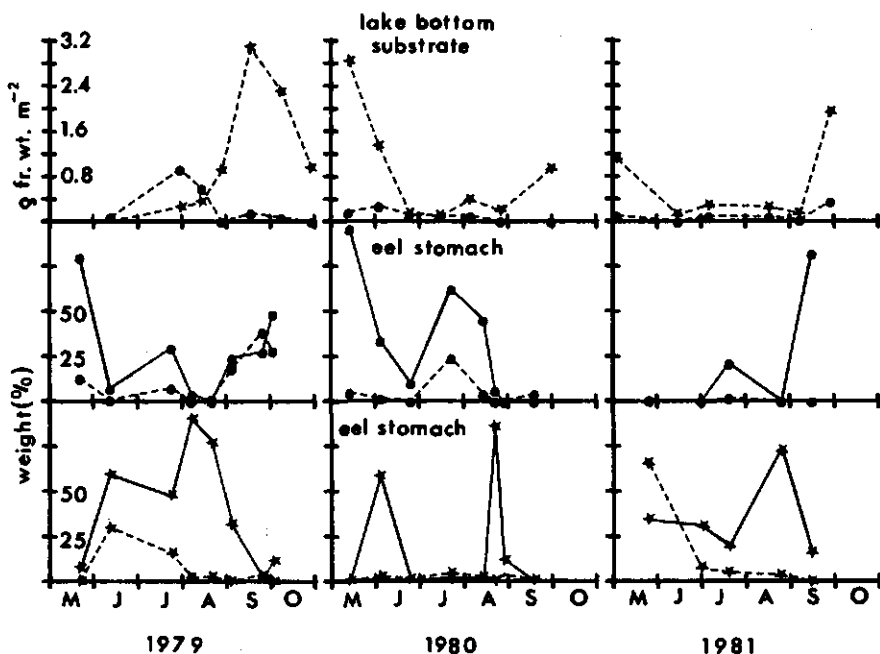


Fig. 5. Changes in the biomass of chironomids in the lake bottom substrate (upper panel) and their share in the total chironomid weight in the eel stomach. Dashed lines: larvae; full lines: pupae; ●: *Chironomus plumosus*; ★: middle sized chironomids (mainly *Einfeldia carbonaria*).

stituted on the average 20% of the total biomass of the chironomid species, about 250 mg m⁻². In the eel stomachs 57%, 60% and 27% of the chironomid biomass was *Ch. plumosus* in 1979, 1980 and 1981 respectively. If we assume the daily maintenance energy requirements of the eel population are 0.8% of the eel biomass in terms of fresh weight, and the assimilation efficiency is 80% (Lammens et al. 1985), $0.008 \times 4400 / 0.8 = 44$ mg fr. wt. m⁻² d⁻¹ is needed. In spring 90% of the diet are chironomids, of which 60% are *Ch. plumosus* so up to $0.9 \times 0.6 \times 44 = 23$ mg fr. wt. m⁻² d⁻¹, nearly 10% of the available biomass is required. In the stomachs more than 80% by number of *Ch. plumosus* were pupae, while in the bottom samples less than 2% was found. Thus even if the eel fed very selectively on pupae the available amount was insufficient.

The weights of *Ch. plumosus* pupae in the eel stomachs had maxima in May (1979, 1980), July and September (1979, 1981) which reflected the emergences of two or three different generations per year. But there must be a considerable overlap in the development of the larval instars because these maxima were hardly found in the bottom samples (Fig. 5). The middle sized *E. carbonaria* were also mainly consumed as pupae (60–90%). Their occurrences in the eel stomach showed two obvious emergences in spring (1980 and 1981) and au-

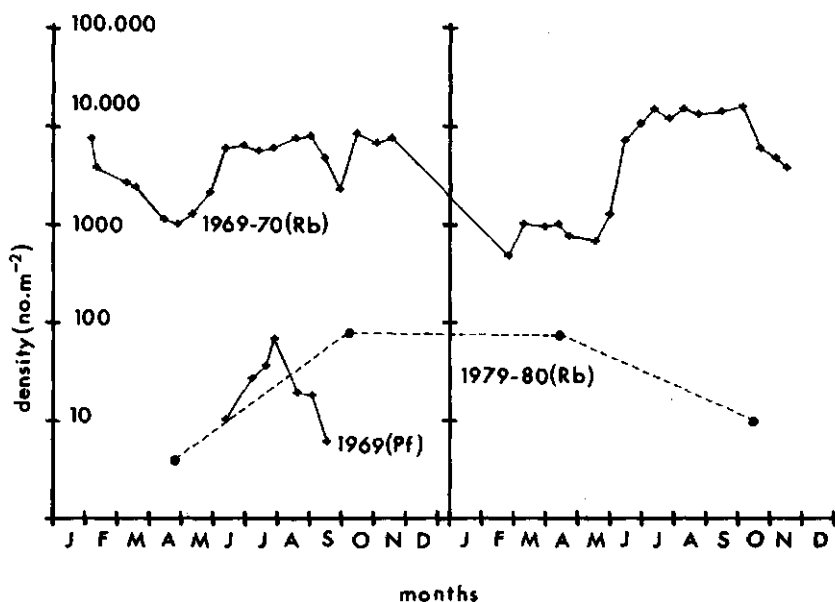


Fig. 6. Changes in the *Gammarus tigrinus* densities. Full line: over 1969–1970; dashed line: over 1979–1980; Rb: reed-beds; Pf: *Potamogeton* field.

tumn. The spring maximum in 1979 was not reflected in the bottom samples. *Glyptotendipes pallens*, which is restricted to the reed-beds and outer margin of the lake, contributed substantially to the diet in 1979. *Cryptochironomus suppicans* was more often found as larvae in the diet (50–70%) and had a low share in the total biomass in the stomach (Table 5).

For the <250 mm eel the weight of chironomids in the stomachs was higher than that of all other food items together (Fig. 2). Neither the proportion of *Ch. plumosus* in the total chironomid weight nor the proportion of pupae in the eel stomachs changed significantly with body length (rank sign test, $P < 0.05$).

Gammarus tigrinus and *Asellus* spp.

Gammarus tigrinus was introduced in 1960 in the north western part of the Netherlands (Nijssen & Stock 1966). In 1966 it invaded the Frisian lakes (Pinkster & Stock 1967) and practically replaced the original gammarids *G. duebeni* and *G. pulex* (Den Hartog & Tulp 1960; Chambers 1977 b). Because of the extremely long and cold winter of 1978–79, *G. tigrinus* nearly disappeared from shallower Frisian waters (Pinkster et al. 1980). Sampling in 1979 and 1980 in the reed-beds yielded 2–90 ind. m⁻² (Fig. 6). The gammarids do not occur in the open water zone, so the availability is low. In 1979–80 the F_{occ} of

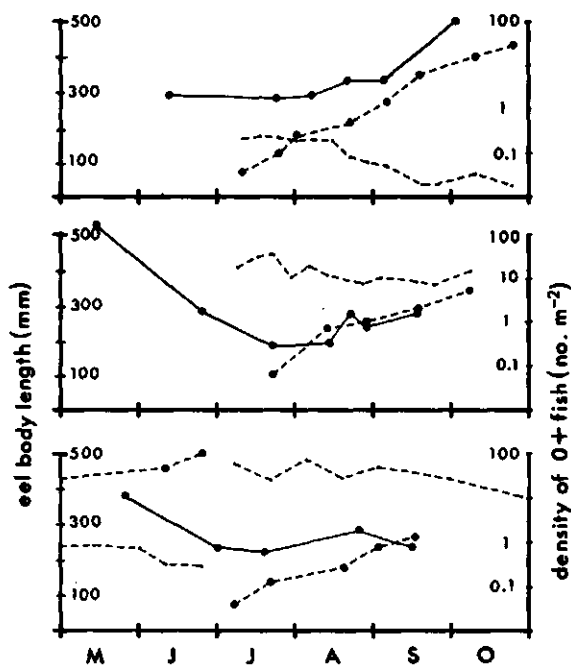


Fig. 7. Seasonal changes in the densities of 0+ fish (----), the minimum length of piscivorous eel (—●—●—) and the predicted minimum length of eel ingesting smelt (—●—●—) for the three successive years (1979—'81).

G. tigrinus in eel stomachs ranged from 0.11 to 31%. The difference between the F_{occ} and P_w reflected a high preference for this prey, even when densities were low. In 1969–70 *G. tigrinus* was the most abundant species in the Tjeukemeer reed-beds, with densities ranging from 500 to 16,000 ind. m^{-2} (5,000–35,000 mg fr. wt. m^{-2}). At the same time 10% of the lake surface area was occupied by *Potamogeton* fields, which disappeared in the early 1970s. In these fields *G. tigrinus* reached densities of 2 to 50 ind. m^{-2} (3–75 mg fr. wt. m^{-2}) (CHAMBERS 1977 b).

The maximum share of *G. tigrinus* in the diet was 31% (June 1980; Table 6). Making the same assumptions about the food requirements, the maximum consumption is $0.31 \times 44 = 14$ mg fr. wt. $m^{-2} d^{-1}$. Even if the estimates of abundance in the reed-beds are too low, the predation pressure of eel on *G. tigrinus* is high.

The isopod *Asellus aquaticus* and *A. meridianus* were restricted to areas with high concentrations of decaying reed fragments between the outer margin of the lake and the reed-beds (CHAMBERS 1977 a). Both in 1969–70 and 1979–80 the average density ranged from 10 to 50 ind. m^{-2} . This prey was rarely found in eels from the nearshore and open water zone, but often in eels

from the outer margin of the lake (Table 4). This is also the habitat where the *Asellus* spp. reached its highest density.

Fish and molluscs

The 0+ fish biomass in the Tjeukemeer was 0.04, 4.14 and 7.04 g dry wt. m^{-2} respectively during the summers in 1979, 1980 and 1981 (VIJVERBERG & VAN DENSEN 1984). Again assuming that the minimum daily food requirement is 44 mg fr. wt. $m^{-2} d^{-1}$, the fish consumption in the successive years amounted up to 0.030, 0.040 and 0.043 g $m^{-2} d^{-1}$ in terms of fresh weight.

In 1979 the eel predation on fish was relatively high. As prey fish 0.02 to 0.20 ind. m^{-2} 0+ bream (*A. brama*), 0+ roach (*Rutilus rutilus*) and 0+ smelt were available in 1979 (Fig. 7), but 1+ fish was taken too. The maximum F_{occ} was 16% (Table 6) and decreased rapidly in August just as the number of 0+ fish. Then only > 250 mm eels consumed fish (Fig. 7).

In summer 1980 the 0+ smelt and 0+ perch (*P. fluviatilis*) reached densities of 10–25 ind. m^{-2} . From July to September the F_{occ} ranged from 9 to 25% (Table 6). The minimum length of piscivorous eel fell to 180 mm. The smallest smelts (mean length minus 1.96 \times standard deviation) were ca. 3.5 mm wide

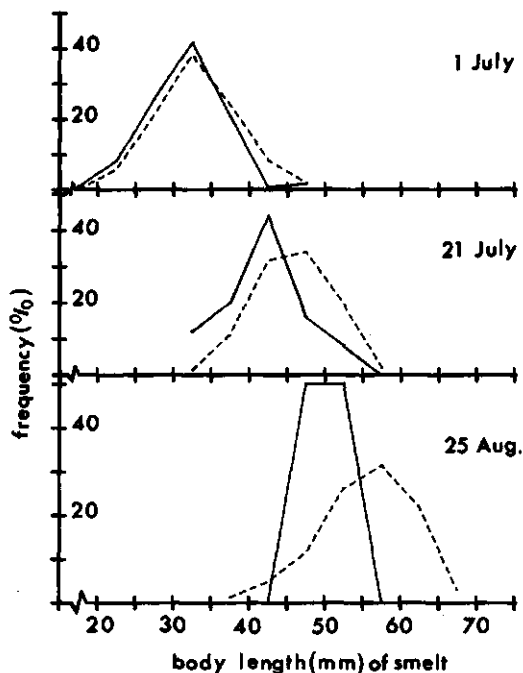


Fig. 8. The length frequency distribution of 0+ smelt in the lake (----) compared with those in the eel stomach (—) in 1981.

and easily fitted the mouths of 200 mm eels during July (MOORE & MOORE 1976). In August these smelts attained 7 mm or more in width, as wide as the mean width of ca. 250 mm eel mouth (Fig. 7). So the smaller size classes of eel will ingest smelts with difficulty. In August and September the minimum length of eel with fish in the stomach slightly increased.

In the next spring, May 1981, no more smelts were found in the eels. This can be explained by the increased size of these 1+ smelts, which fitted the mouth of only >400 mm eel. However, 1+ perch of the same size was found in slightly smaller eels (Fig. 7). The 0+ smelt reached high densities in June 1981. As in 1980 the F_{occ} increased and the minimum length of eel with fish fell to under 250 mm. We compared the length of smelts in the lake with those in eel stomachs. No difference was found between the length frequency distributions on 1 July (χ^2 -test on homogeneity, $P > 0.10$). The mean length of smelt was 33.0 mm in the lake and 31.6 mm in the eel stomach. On 21 July 45.8 mm and 41.9 mm respectively were found with a significant different length frequency distribution (χ^2 -test on homogeneity, $P < 0.01$) of smelt in the eel stomach. All size classes of eel (not only the smaller ones) preferred smaller smelts. In August only four smelts were found in two eels; also these smelts were smaller than the mean smelt length in the lake (Fig. 8).

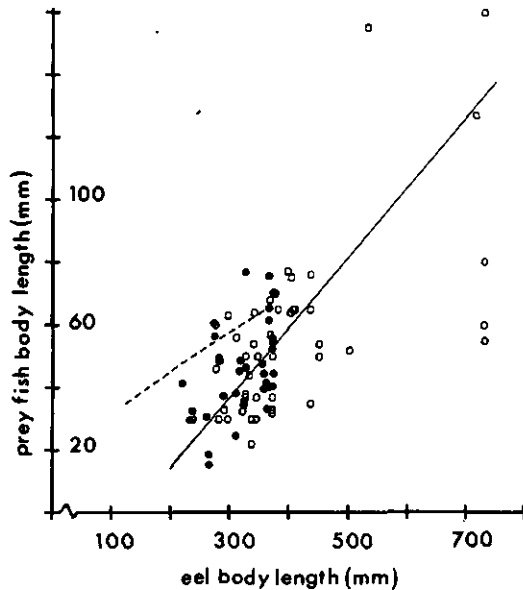


Fig. 9. Relationship between body length of eel and prey fish found in stomachs. ●: Smelt; ○: other fish; —: functional regression line according RICKER (1975); - - - -: the predicted limit for ingesting smelt.

The theoretical upper limit for the length of smelt that fit in the mouth of eel of a certain length can be drawn in a diagram (Fig. 9). Some smelts bigger than expected were ingested wholly by the eel, obviously due to considerable individual variation in mouth dimensions. However, we did not find a clear distinction in two diverging groups of broad- and narrow-headed eels.

Just as in the eel from the 24 h observations, in all other samples the proportion of stomachs with fish and chironomids together is significant lower than expected (χ^2 -test of independence, $P < 0.001$). In autumn 1979 the larger eel incorporated bivalves (mainly *Dreissena polymorpha* and *Anodonta* spp.) in its diet (DE NIE 1982). The proportion of stomachs with both chironomids and bivalves was in agreement with the expected proportion, based on random probabilities of encountering these items (χ^2 -test of independence, $P > 0.50$). Thus when fish is incorporated in the diet, there obviously is a sudden shift to another feeding habitat or — strategy.

Discussion

The estimates of consumption depend on the supposition of a daily ration of 0.8% of the population biomass. RASMUSSEN & THERKILDSEN (1979) found 0.84% (at 16 °C) of the body weight, assuming their reconstructed stomach content is equal to the daily ration. They produced evidence for growth and favourable feeding conditions of the eel. NEVEU (1981), showing that the daily ration may be 2.6 to 6.0 times the stomach content, found 2.3%. To well growing cultured eels, SPANNHOF & KÜHNE (1977) gave a daily ration of 3—4% (all expressed as fresh weights, assuming 80% water content). The fullness index of the eels in the Tjeukemeer ranged around 0.5. Using (1 b) to find the mean stomach weight for eels between 13 and 50 g (the main group), the proportion to the body weight ranged between 0.4 and 0.7%. We find 0.9 to 2.1%, the highest percentage in 1981 (when fish dominated the diet), assuming the full stomach as daily ration. So the consumption estimates based on 0.8% probably are the minimal requirements and may be higher.

The available amount of invertebrated food items in Tjeukemeer is low and inconstant. The condition factor of the smaller eel, more depending on invertebrates, tended to vary more than those of the >280 mm eel. No differences between years could be observed in the <280 mm eel. The larger eel can handle the abundantly occurring 0+ smelt more easily, which was reflected in the condition factors. Splitting the >280 mm size group into two classes, we observed an improvement of the condition factor in 1980 and 1981 for the 340—400 mm eels. The share of the stomach weight alone in the improvement of the condition factor was small, because the mean extra weight for full stomachs is ca. 1.5%, while the differences in condition factor were up to 8%. A change in sex ratio is found more often, when the feeding conditions are

improving. The higher weight of male eels may be attributed to the accumulation of reserves, which will start at a smaller length than in female eels (TESCH 1977).

The fullness index showed a seasonal pattern. During May—June we observed the highest values. The feeding activity is probably high but digestion still low because of the low temperature (MOORE & MOORE 1976). A spring maximum was found too in the river Dwyfach (Wales) by SINHA & JONES (1967). Often a relationship between water temperature and fullness index is suggested (THOMAS 1962; DANIEL 1968; SINHA & JONES 1967; RASMUSSEN & THERKILDSSEN 1979; NEVEU 1981). In Tjeukemeer we did not find a clear influence of temperature; rather, for the >250 mm eel it was the change in prey choice from invertebrates to fish that made the fullness index decrease. Until mid-June, the chironomids were the most important items for all size classes. When 0+ fish became available the difference between the diets of <250 mm and >250 mm eels became greater.

Local differences in the eel diet could be attributed to the nearness of reed-beds. The main food items found in the diet, chironomids, 0+ fish and molluscs were available in the open water zone. The feeding activity probably started with catching invertebrates in the nearshore zone, because we found a high F_{occ} of *G. tigrinus* during daytime (August 1980) and beginning of the night (July 1981), and this prey species is restricted to the reed-beds in the nearshore zone habitat. During the night the >250 mm eel switched to 0+ fish and the <250 mm eel to chironomid pupae, both from the open water zone. TESCH (1977) and NEVEU (1981) mentioned that the activity of <250 mm eel was hardly influenced by darkness. We on the contrary found a marked increase in activity of the smaller eels after 21 h (Fig. 4) in the open water zone. Feeding during daytime cannot be excluded and may occur in the reed-beds and nearshore zone. During darkness the amount of fish in the eel stomachs increased. The vulnerability of 0+ smelt and other 0+ fish to predation may be increased because their mobility decreased as a consequence of diminished feeding activity (VAN DENSEN 1985).

The eel prefers pupae, indicating that it mainly feeds on the surface of bottom substrate of the lake. The larvae of *C. supplicans*, which live on the surface of the bottom substrate, are relatively more often found in the eel diet. Observations in aquaria reveal that the eel has considerable difficulties in removing burrowing *Ch. plumosus* larvae (TER HEERDT & DE NIE 1987). If surface dwelling larvae and nymphs of Ephemeroptera and Trichoptera are available, chironomids are unimportant in the diet (FROST 1946; BURNET 1952; SINHA & JONES 1967; MORIARTY 1979). Even if chironomids are available the occurrence of Trichoptera and Ephemeroptera is relatively higher (THOMAS 1962; ROGERS 1964; OGDEN 1979; NEVEU 1981). The pupae in the stomach of Tjeukemeer eels were mostly observed together with particles from the lake bottom substrate,

but sometimes without. MICHELER (1967) mentioned terrestrial insect imagos in eel stomachs that must have been taken from the water surface. Obviously also in Tjeukemeer the eel takes pupae during their rise to or from the water surface.

The larval instars of the chironomids are heavily predated by bream. LAMMENS et al. (1985) found that the bream takes five times more chironomids than eel. So bream and eel both utilize a high proportion of the chironomid production. Competition may occur because the bream successfully suppresses the larval densities of these chironomids. Other factors too regulate the chironomid densities (BEATTIE 1982).

Gammarus spp. and *Asellus* spp. show high F_{occ} in eels from small waters (RASMUSSEN & THERKILDSEN 1979; NEVEU 1981) or from the shore zone of lakes (BIRÓ 1974; MORIARTY 1979). FRIES & TESCH (1965) showed that the introduction of *G. tigrinus* in the river Werra increased the weight and growth of eels caught by anglers. Also for the Tjeukemeer it must be considered as a potential important food item. The same is true for *Neomysis integer*. During the years of study the densities were ca. 0.1 ind. m^{-2} , but in other Frisian lakes, and in other years *N. integer* may reach much higher densities (BREMER & VIJVERBERG 1982). Although DANIEL (1968) reported a negative selection on *N. vulgaris*, MOORE & MOORE (1976) considered *N. integer* as an important food item for eel in the open water zone.

The predation on 0+ fish shows a constant pattern. Starting at the end of June, rather small eels (180 mm minimum body length) eat fish. During August–September in the <200 mm eels the F_{occ} of fish decreases, because they will meet restrictions in the mouth dimensions to ingesting fish. The length classes >250 mm maintain their piscivorous feeding behaviour in autumn.

Broad-headed eels are supposed to feed on fish and bivalve molluscs (TESCH 1977). We incidentally measured the head width: in smaller eels distinct broad- or narrow-headed forms were rare and larger eels (>400 mm) were of the broad-headed form. The larger eels that had molluscs in their stomachs (in 1979), also took chironomids and the smaller (250–400 mm) eel that took fish in autumn, switched to chironomids in the next spring. Thus there is hardly evidence for two diverging forms with a complete different feeding behaviour. FROST (1946), THUROW (1958), MICHELER (1967), OPUSZYŃSKI & LESZCZYŃSKI (1967) and TESCH (1977) concluded the same, although piscivorous eel was evidently more often of the broad-headed form. Probably the feeding conditions in Tjeukemeer will favour the broad-headed form.

The occurrence of fish in eel stomachs is often reported (FROST 1946; BURNET 1952; THOMAS 1962; ROGERS 1964; MICHELER 1967; OPUSZYŃSKI & LESZCZYŃSKI 1967; SINHA & JONES 1967; DANIEL 1968; OGDEN 1979; SHAFI & MAITLAND 1973; BIRÓ 1974; MORIARTY 1975; EZZAT & EL-SERAFY 1977; RASMUSSEN & THERKILDSEN 1979; NEVEU 1981), although never as a main food item

for < 400 mm eels as observed here. The minimum length of eels in which fish were found differed widely among all authors. BURNET (1952) and BIRÓ (1974) reported 710 and 600 mm respectively. The smallest fish containing eels were 150 mm (GODFREY 1957 cited in ROGERS 1964) and 182 mm (SINHA & JONES 1967). The modus was the size range 200–300 mm. The frequent occurrence of fish in the stomachs of 250–400 mm eels reflects poor feeding conditions for eel (TESCH 1977), which is in agreement with our findings.

In the Tjeukemeer due to eutrophication part of the habitat of the gammarids disappeared. The introduction of the American species *G. tigrinus* and severe winters also contribute to instability of their populations. The zooplankton that form an important food resource for bream (LAMMENS 1982; LAMMENS et al. 1985), is not negatively affected by eutrophication. The 0+ fish strongly regulate the zooplankton size distribution and species composition (VAN DENSEN & VIJVERBERG 1982) and so indirectly influence the predation pressure of bream on chironomids. If 0+ fish is abundant, competition between small eel and bream for the middle sized chironomids is strong, while the same 0+ fish favour the condition of > 350 mm eel. However, bream and eel will eat different instars of the chironomids and use quite different feeding strategies. The lack of sufficient alternative food resources such as *G. tigrinus* and *N. integer* force the eel to come close to the niche of the bream.

Summary

During three successive years (1979–1981) the food and feeding of the eel was studied in a shallow eutrophic lake.

The eel population of the open water zone was dominated by small eels, often < 250 mm long.

The male > 350 mm eels had an higher condition factor when 0+ fish (mainly smelt *Osmerus eperlanus* and perch, *Perca fluviatilis*) was abundant.

The eels preferred invertebrates occurring on the surface of the substrate of the lake bottom (ca. 14 and ca. 7 mm long pupae of *Chironomus plumosus* and *Einfeldia carbonaria* respectively and *Gammarus tigrinus*) as food.

The eels do not effectively exploit the chironomid larvae burrowed in the bottom substrate. This suggests that eel and bream have widely different feeding strategies. Exploitative competition with bream only occurs when the bream depresses the larval densities of the middle sized chironomid. This will happen when the alternative food for bream (large sized zooplankton) has collapsed. *Gammarus tigrinus* was scarce in the Tjeukemeer and absolutely insufficient to serve as an alternative food item for the < 250 mm eels.

The eel has a distinct diurnal feeding rhythm. Before midnight the eels mostly feed on invertebrates in the nearshore zone, after midnight the < 250 mm eels predominantly feed on chironomid pupae and the > 250 mm eels mainly eat small fish in the open water zone.

The 250–350 mm eels become piscivorous when 0+ fish is available, generally during the end of June. During summer and autumn these eels show size selective predation for the smaller individuals in the 0+ fish populations. The mouth dimensions of

these eels hamper continuous fish predation. Larger eel (> 350 mm) are important predators on 0+ smelt and 0+ percid in the Tjeukemeer.

Acknowledgements

I thank the skippers BERTUS LEMSA and KOOS SWART for executing and supervising the nightly trawls. I am grateful to prof. dr. JAN OSSE, dr. KOOS VIJVERBERG, EDDY LAMMENS, WIM VAN DENSEN, dr. SIKKO PARMA and LIES JANSEN for their critical comments and stimulating discussions during the preparations of the manuscript. I also thank PETER MacGILLAVRY, HUUB HERMANS and AD BIJLARD for their help in the analysis of the stomach contents and ROBIN KINROSS for polishing the english.

References

- BEATTIE, D. M. (1982): Distribution and production of larval chironomid populations in Tjeukemeer. — *Hydrobiologia* 95: 287–306.
- BEATTIE, D. M., GOLTERMAN, H. L. & VIJVERBERG, J. (1978): An introduction to the limnology of the Frisian Lakes. — *Hydrobiologia* 58: 49–64.
- BIRÓ, P. (1974): Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in lake Balaton. — *Annal. biol. Tihany* 41: 133–152.
- BREMER, P. & VIJVERBERG, J. (1982): Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (LEACH) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). — *Hydrobiologia* 93: 41–51.
- BURNET, A. M. P. (1952): Studies on the biology of the New Zealand long-finned eel *A. dieffenbachii*. — *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* 3: 32–63.
- CHAMBERS, M. R. (1971): Studies on the littoral fauna of Tjeukemeer. — Ph. D. Thesis University of Liverpool.
- (1977 a): A comparison of the population ecology of *Asellus aquaticus* (L.) and *Asellus meridianus* RAC. in the reed-beds of the Tjeukemeer. — *Hydrobiologia* 53: 147–154.
- (1977 b): The population of *Gammarus tigrinus* (SEXTON) in the reed-beds of the Tjeukemeer. — *Hydrobiologia* 53: 155–164.
- DANIEL, W. (1968): Über die Ernährung des Flußaaes (*Anguilla vulgaris* TURK.) in einem Marschensielzug. — *Faun.-Oekol. Mitt.* 3: 229–240.
- DE HAAN, H. (1982): Physico-chemical environment in Tjeukemeer with special reference to speciation of algal nutrients. — *Hydrobiologia* 95: 205–221.
- DENSEN, W. L. T. VAN (1985): Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). — *Z. angew. Ichthyol.* 2: 49–70.
- DENSEN, W. L. T. VAN & VIJVERBERG, J. (1982): The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. — *Hydrobiologia* 95: 321–336.
- EDMONDSON, W. T. & WINBERG, G. G. (1971): A manual on the methods for assessment of secondary productivity in fresh waters. — IBP Handbook 17, Blackwell Oxford 358 p.
- EZZAT, A. E. & EL-SERAFFY, S. S. (1977): Food of *A. anguilla* in lake Manzalah, Egypt. — *Marine Biology* 41: 287–291.
- FRIES, G. & TESCH, F.-W. (1965): Der Einfluß des Massenvorkommens von *Gammarus tigrinus* auf Fisch und niedere Tierwelt in der Weser. — *Arch. FischWiss.* 16: 133–150.

- FROST, W. E. (1946): Observations on the food of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area. — J. Anim. Ecol. 15 (1): 43—53.
- HARTOG, C. DEN & TULP, A. S. (1960): Hydrobiologische waarnemingen in Friesland. — Lev. Nat. 63: 133—140.
- HEERDT, G. TER & NIE, H. W. DE (1987): A note on the feeding behaviour of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in aquaria. — Arch. Hydrobiol. 109: 471—475.
- HOLLANDER, M. & WOLFE, A. (1973): Nonparametric statistical methods. — John Wiley and Sons, Inc., New York 503 p.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): A Treatise on Limnology 1: 1—1015. Geography, Physics and Chemistry. — John Wiley and Sons, Inc., New York; Chapman and Hall, Ltd., London.
- LAKE, P. S. & BENNISON, G. (1977): Observations on the food of freshwater fish from Coal and Jordan Rivers, Tasmania. — Pap. Proc. R. Soc. Tasmania 111: 59—67.
- LAMMENS, E. H. R. R. (1982): Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding condition in Tjeukemeer. — Hydrobiologia 95: 311—320.
- LAMMENS, E. H. R. R., NIE, H. W. DE, VIJVERBERG, J. & DENSEN, W. L. T. VAN (1985): Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (8): 1342—1351.
- LEENEN, J. D. (1982): Hydrology of Tjeukemeer. — Hydrobiologia 95: 199—203.
- MICHELER, G. (1967): Biologische Untersuchungen an den Aalen des Chiemsees. — Diss. Vet./Med. Fakultät München. 107 p.
- MOORE, J. W. & MOORE, I. A. (1976): The basis of food selection in some estuarine fishes. Eels, *Anguilla anguilla* (L.), whiting, *Merlangius merlangus* (L.), sprat, *Sprattus sprattus* (L.) and stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. — J. Fish Biol. 9: 375—390.
- MORIARTY, C. (1972): Studies of the eel *A. anguilla* in Ireland I. — Ir. Fish. Invest. Ser. A. 10: 1—39.
- (1975): Studies of the eel *A. anguilla* in Ireland IV. — Ir. Fish. Invest. Ser. A. 15: 1—14.
- (1979): Biological studies of yellow eels in Ireland. — Rapp. P. V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. 174: 16—21.
- NEVEU, A. (1981): Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans des conditions naturelles. — Oecol. Applic. 2 (2): 99—116.
- NIE, H. W. DE (1982): A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anodonta* spp. and *Dreissena* sp.) in the food of the eel *Anguilla anguilla* in the Tjeukemeer. — Hydrobiologia 95: 307—310.
- NIJSEN, H. & STOCK, J. H. (1966): The amphipod, *Gammarus tigrinus* SEXTON, 1939, (Crustacea) introduced in the Netherlands. — Beaufortia 13 (160): 197—206.
- OGDEN, J. C. (1970): Relative abundance, food habits and age of the American eel, *Anguilla rostrata* (LE SUEUR), in certain New Jersey streams. — Trans. Am. Fish. Soc. 99 (1): 54—59.
- OPUSZYŃSKI, K. & LESZCZYŃSKI, L. (1967): The food of young eels (*Anguilla anguilla* L.) from several lakes and a river in northern Poland. — Ekol. Pol. A. 15: 410—424.
- PINKSTER, S., DIELEMAN, J. & PLATVOET, P. (1980): The present position of *Gammarus tigrinus*, SEXTON, 1939, in the Netherlands with the description of a newly discovered amphipod species, *Crangonyx pseudogracialis* BOUSFIELD, 1958 (Crustacea, Amphipoda). — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 7 (4): 33—45.

- PINKSTER, S. & STOCK, J. H. (1967): Range extension in 1966 of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* SEXTON, 1939, in the Netherlands. — *Beaufortia* 14 (169): 81–86.
- RASMUSSEN, G. & THERKILDSEN, B. (1979): Food, growth and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. — *Rapp. P. V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 174: 32–40.
- RICKER, W. E. (1975): Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. — *Bulletin* 191 Dept. of the environment Ottawa 382 p.
- ROGERS, A. (1964): An appraisal of the feeding habits of the eel *Anguilla anguilla* in the Cottage river. — *Rep. Salm. Res. Trust. Ireland* 1964: 54–59.
- SHAFF, M. & MAITLAND, P. S. (1973): Observations on the population of eels — *Anguilla anguilla* (L.) — in the Dubh Lochan Rowardennan Stirlingshire. — *Glasg. Nat.* 19: 17–20.
- SINHA, V. R. P. (1969): A note on the feeding of larger eels *Anguilla anguilla* (L.). — *J. Fish. Biol.* 1: 279–283.
- SINHA, V. R. P. & JONES, J. W. (1967): On the food of freshwater eels and their relationship with salmonids. — *J. Zool., Lond.* 153: 119–137.
- SPANNHOF, L. & KÜHNE, H. (1977): Untersuchungen zur Verwertung verschiedener Futtermischungen durch europäische Aale (*Anguilla anguilla*). — *Arch. Tierernähr.* 27 (8): 517–531.
- TESCH, F.-W. (1977): The eel. — Chapman & Hall, London. 434 p.
- THOMAS, J. D. (1962): The food and growth of brown trout and its feeding relationships with the salmon parr and the eel in the river Teify, West Wales. — *J. Anim. Ecol.* 31: 175–205.
- THURLOW, F. (1958): Untersuchungen über die spitz- und breitköpfigen Varianten des Flußaales. — *Arch. FischWiss.* 9: 79–97.
- VIJVERBERG, J. & DENSEN, W. L. T. VAN (1984): The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer, The Netherlands. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 891–896.
- VIJVERBERG, J. & FRANK, TH. H. (1976): The chemical composition and energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. — *Freshwat. Biol.* 6: 333–345.

Author's address:

c/o Limnological Institute, Tjeukemeer Laboratory, De Akkers 47, 8536 VD Oosterzee, The Netherlands.

A note on the feeding behaviour of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in aquaria

By GERARD TER HEERDT and HENRIK W. DE NIE

With 2 figures in the text

Abstract

The searching and catching behaviour of 6 small eels (15–28 cm long) foraging on *Chironomus plumosus* larvae burrowed in a peat substrate has been registered. The handling time rapidly increased when the larval densities become lower than 500 ind. m^{-2} , which is under the highest densities found in the Tjeukemeer over the years 1979–1980. If both *Chironomus* larvae and — pupae were glued on PVC plate and offered to the eel, they showed no preference for pupae; they rather chose larvae.

Introduction

Field research to the diet of eel and bream (DE NIE 1982 and 1985, LAMMENS et al. 1985) learned that both species feed on chironomids but take different instars. The breams feed on the larvae, the eels take mainly pupae. The larvae live in thin burrows in the bottom substrate of the lake. They are very mobile and may be found up to 10 cm deep in the lake bottom (FRANK 1982). Pupae build tubes, 20–30 mm long with consolidated walls of mucus and bottom particles. The bottom end is closed, while the top end extends a few mm the bottom surface. Pupae hardly move so they are easy to catch.

Observations in aquaria to the feeding behaviour of eel were carried out to find an explanation for the low numbers of chironomid larvae in the eel diet and the preference for pupae.

Material and methods

In the aquaria, which were $1.00 \times 0.60 \times 0.50$ m each, the water was recirculated continuously and was purified by an aquarium filter. The observations and experiments were carried out with three different bottoms: a sand substrate, a tray consisting a 2 cm thick layer of fine (ca. 1 mm) peat particles and a smooth bottom of PVC plate on which living *Chironomus plumosus* larvae and — pupae were glued in fixed amounts. The water temperature was 18–22 °C.

By DC electrofishing we caught eel. For the experiments we used 6 eels (15–28 cm). When not used for special experiments, they each got ca. 0.1 to 0.4 g per day of fresh *Chironomus* larvae. The larvae were kept alive in 4 cm deep trays, with a

2 cm layer of peat, mixed with grinded spinach and ca. 2 cm aerated water. The larvae pupated in these trays, so we had both larvae and pupae at our disposal.

Results

A foraging eel was easily to distinguish from a non-foraging one. It swam slowly, zigzagging, its head gently keeping in touch with the surface of the bottom substrate. A non-foraging eels moved faster, was less clearly zigzagging and held the head more lifted from the bottom. After detection of a prey, the eel started to dig in the substrate by making jerky movements. When it wanted to dig deeper than 0.5 cm, the eel had to change the angle of its body axis from horizontal to 30 to 90°; this is what we call "rooting". The eel never "rooted" at random, but only after obvious detection of a larva. Thus "rooting" is no part of its searching behaviour. When we offered larvae in high densities in the peat substrate, the eel found easily many preys and did not "root" often. When low concentrations in the peat substrate were offered, we observed more "rooting" than successful catches (Fig. 1). Many larvae escaped from predation because they could retreat deep in the peat. Picking and ingesting a larva took less than 4 sec while "rooting" often took more than 20 sec. So the handling time increases considerably with decreasing prey densities.

Eels that had fasted for more than two days could not find within 24 h larvae burrowed deeper than 2 cm in the sand substrate. Because these observa-

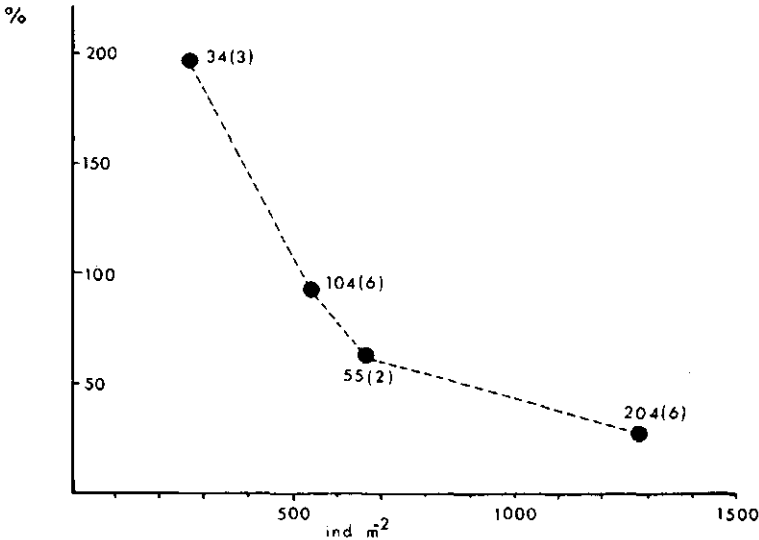


Fig. 1. Proportion of "rooting" per successful catch at increasing larval densities in a peat substrate. Number of catches and number of feeding eels in parentheses are indicated.

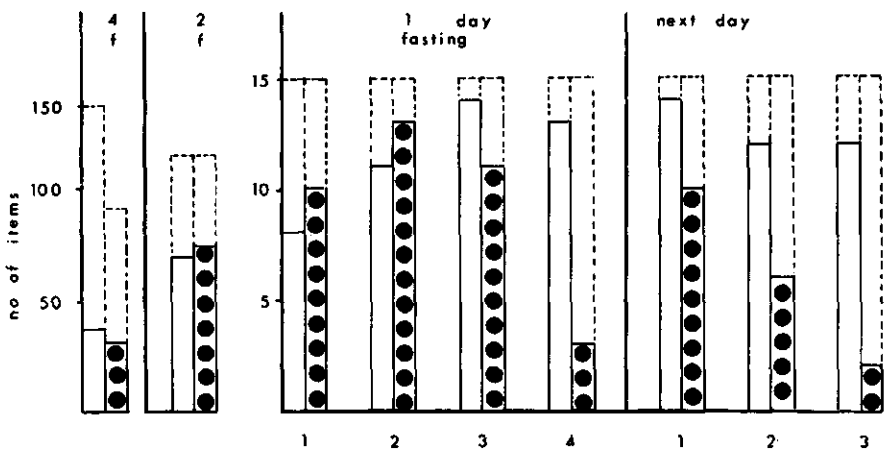


Fig. 2. Relationship between satiation and prey choice. The number of items offered (broken line), the number of larvae and pupae (●) consumed (full lines) after 4, 2 and 1 day without food and the next day after the last feedings. The difference between ignored and consumed items in the last feeding on the first and the next day are significant (χ^2 -test of independence; $P < 0.001$).

tions with the sand substrate were very time consuming, we later used only peat and PVC plates.

In another experiment one particular eel got the opportunity to feed on 3 clusters (sometimes more) of 5 larvae and 3 clusters of 5 pupae, glued on the PVC plate. When the plate became empty or when the eel stopped feeding, the plate was replaced by a new one with 30 items. After 4 days without food the eel consumed equal amounts of larvae and pupae, although more larvae than pupae were offered (Fig. 2). After two days fasting the eel also took equal amounts. The difference in the consumed and offered proportion was not significant (χ^2 -test of independence $P > 0.10$). After 1 day without food, the eel gradually ignored more pupae, the next day still more pupae were ignored. Thus the hungry eel did not have a preference for pupae over larvae but when it got more satiated, it preferred larvae.

Discussion

If bottom dwelling invertebrates like Ephemeroptera and Trichoptera are available, chironomids are hardly found in the eel diet (FROST 1946; SINHA & JONES 1967; MORIARTY 1979; RASMUSSEN & THERKILDSSEN 1979). By comparing the densities in the environment of potential prey items with the occurrences in the stomach, THOMAS (1962), ROGERS (1964), OGDEN (1970) and NEVEU (1981) found evidence for a negative selection on chironomids. MOORE & MOORE (1976), comparing the diet of different estuarine fish species, stress the

absence in the eel diet of burrowing polychaetes that were abundant in the estuary.

So we can conclude that the eel has considerable difficulties in catching burrowed larvae. Pupae are more easy to catch, but not preferred if offered by the same way. They are lighter than last instar larvae (pupae weigh ca. 8.5 mg and larvae 14 mg), contain more chitine and are covered with other undigestible matter. Therefore they probably are less attractive for the eel.

These observations are in agreement with our findings that the eel is a poor competitor if confined to consume chironomids in the presence of cyprinids which are well adapted to benthic feeding (LAMMENS et al. 1985).

Acknowledgements

We thank KOOS VIJVERBERG and EDDY LAMMENS for their critical remarks.

References

- FRANK, C. (1982): Ecology, production and anaerobic metabolism of *Chironomus plumosus* L. larvae in a shallow lake I. Ecology and production. — Arch. Hydrobiol. 94 (4): 460–491.
- FROST, W. E. (1946): Observations on the food of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area. — J. Anim. Ecol. 15 (1): 43–53.
- LAMMENS, E. H. R. R., NIE, H. W. DE, VIJVERBERG, J. & DENSEN, W. L. T. VAN (1985): Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (8): 1342–1351.
- MOORE, J. W. & MOORE, I. A. (1976): The basis of food selection in some estuarine fishes. Eels, *Anguilla anguilla* (L.), whiting, *Merlangius merlangius* (L.), sprat, *Sprattus sprattus* (L.) and stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. — J. Fish Biol. 9: 375–390.
- MORIARTY, C. (1979): Biological studies of yellow eels in Ireland. — Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 174: 16–21.
- NEVEU, A. (1981): Variations saisonieres et journalieres de l'alimentation de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans des conditions naturelles. — Oecol. Applic. 2 (2): 99–116.
- NIE, H. W. DE (1982): A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anodonta* spp. and *Dreissena* sp.) in the food of the eel *Anguilla anguilla* in the Tjeukemeer. — Hydrobiologia 95: 307–310.
- (1987): Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). — Arch. Hydrobiol. 109: 421–443.
- OGDEN, J. C. (1970): Relative abundance, food habits and age of the American eel, *Anguilla rostrata* (LESUEUR), in certain New Jersey streams. — Trans. Am. Soc. 99 (1): 54–59.
- RASMUSSEN, G. & THERKILDSEN, B. (1979): Food, growth and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. — Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 174: 32–40.
- ROGERS, A. (1964): An appraisal of the feeding habits of the eel *Anguilla anguilla* in the Cottage river. — Rep. Salm. Res. Trust. Ireland 1964: 54–59.

- SINHA, V. R. P. & JONES, J. W. (1967): On the food of the freshwater eels and their feeding relationship with the salmonids. — *J. Zool., Lond.* **153**: 119—137.
- THOMAS, J. D. (1962): The food and growth of brown trout and its feeding relationships with the salmon parr and the eel in the river Teify, West Wales. — *J. Anim. Ecol.* **31**: 175—205.

The authors' address:

G. TER HEERDT and H. W. DE NIE, *c/o* Limnological Institute, Tjeukemeer Laboratory, De Akkers 47, 8536 VD Oosterzee, Nederland.



VI. THE GROWTH OF THE EUROPEAN EEL (*Anguilla anguilla* L.) IN THE TJEUKEMEER

Abstract

The growth of eel was investigated from 18 samples (5492 eels) from the shallow, eutrophic Tjeukemeer over a three years period. The otoliths from 905 eels were sawn and polished or manually ground to determine the age by counting winter rings. The length-frequency distributions of the eel were used for cohort analysis to check the accuracy of the ring countings. The growth of <250 mm eel amounts 16 to 33 mm per year. The 250-400 mm eels grew faster, up to 43 mm per year. These findings were confirmed by cohort analysis.

Cohort analysis appeared quite useful to falsify assumed high growth rates (more than 50 mm per year) mentioned in literature. However, cohort analysis on Tjeukemeer eel data was inadequate as an instrument to detect small errors in estimation of the annual length increment. The number of age cohorts between 150 and 300 mm eel body length is presumably 5 or 6 (implying 25-30 mm annual increment), but definitely not less than 4 (implying a minimal annual increment of 50 mm).

INTRODUCTION

Most studies on eel growth in the temperate zone in Europe yield average growth rates between 10 and 50 mm per year (Ehrenbaum & Marukawa, 1914; Frost, 1945; 1950; Rasmussen 1952; Deelder, 1957, 1965; Deelder & de Veen, 1958; Sinha & Jones, 1967; Penaz & Tesch, 1970; Ask et al. 1971; Rasmussen & Therkildsen, 1979; Rasmussen, 1983; Moriarty, 1983; Berg, 1985 and Vøllestad, 1985). Ogden (1970) and Hurley (1972) found average growth rates within the same ranges for *Anguilla rostrata*. Gray & Andrews (1971) and Helfman et al. (1984) mentioned rates between 50 and 60 mm per year in North America. Relatively high (65 mm per year) growth rates for *A. anguilla* were reported by Rahn (1955) from the Sakrower See (DDR). More incidentally or as very local phenomena, up to 71 mm per year were reported by Frost (1950), Penaz & Tesch (1970), Ask et al. (1971), Lee & Lasserre (1979) and Vøllestad & Jonsson (1986).

Since Dahl (1967) proved the existence of supernumary (or "false" or "summer") rings in eel otoliths, many results of studies on the growth of eel became doubtful. Dahl found high growth rates (130 up to 200 mm per year) in carp ponds. These high growth rates were observed more often elsewhere in farm ponds (Deelder, 1981; Boëtius, 1985). Deelder (1976a) developed an electronic scanning method of reading otoliths. He produced some evidence for the presence of very rapidly growing eels (150 mm per year) in the IJsselmeer (Deelder, 1976b). In the Neusiedlersee and the Hungarian part of it (Lake Fertő) rapidly growing eels were reported, with an annual length increment between 68 and 98 mm (Hacker & Meisriemler, 1978; Paulovits & Biro, 1986). Deelder (1978) found eels with annual increments of 90 to 200 mm per year from that lake. As agreement among investigators about

the interpretation of growth rings counted in eel otoliths is lacking (Moriarty & Steinmetz, 1979) it is difficult to assess undisputable growth rates. Such rates are required and essential for the interpretation of the relation between growth rate and environmental factors.

A length-frequency distribution is an easy way to depict the population structure of many organisms. Obviously the population growth must somehow be reflected in the shape of a length-frequency histogram. Therefore, since 1892 attempts have been made to identify distinct age-groups in length-frequency distributions (Schnute & Fournier, 1980). In the present study the length-frequency distribution of eel catches have been used to determine age classes by means of a mathematical model. Results of aging by earlier obtained otolith readings were used to assess the number of age cohorts within a certain size range. An alternative hypothesis, assuming less age cohorts as found with otolith readings, has been critically tested on the length-frequency distributions with the same model.

MATERIAL AND METHODS

Gear and study area

The eels were collected in the evening with a 3 m (effective width) narrow-meshed trawl (double 5.5 mm cod end). The samples were taken in the western part of the Tjeukemeer. Between May 1979 and September 1981, 18 samples (5492 eels) were caught.

Aging by otolith readings

The otoliths were taken of randomly subsampled eels from 50 mm length intervals out of 5 different trawl samples (1684 eels, 278-527 per sample). The age of 905 eels (mean 180 per season) was determined. From the <150 mm and >350 mm length classes relatively more otoliths were taken.

After slicing the head of the eel with a scalpel (longitudinally from the dorsal side), right and left sagittal otolith were removed with forceps. The otoliths were cleaned in ethanol and stored dry in small paper envelopes.

The length of the dried otoliths was measured under the light microscope. Thereafter of each pair, one was embedded in polyester resin (mark GTS, firm Romar/Voss). The resin was cast in small (15x4x4 mm) rectangular blocks. With a low speed circular diamond saw, longitudinal sections (0.2 mm thin) through the center of the otolith were sawn in the horizontal plane of the eel. These sections were cleaned in alcohol and mounted in synthetic resin between glass slides (Deelder, 1976a).

Later the surface (in the vertical plane of the eel) of the second otolith was ground manually, on a common grind stone wetted with glycerol (Rasmussen, 1952). The result of grinding was continually checked by microscopic (40 x magnification) examination under reflected as well transmitted light. The number of rings (under reflected light visible as dark transparent) outside the nucleus of otoliths were counted. In otoliths samples in spring, the ring of the last winter is still invisible. The dark transparent edge (under reflected light) was considered as

the last winter ring. If an irregular pattern of rings occurred such that the caudal and rostral end had different ring numbers, the lowest number was chosen. Eels without rings outside the nucleus were supposed to have spent no winters in fresh water, they were defined as age-group I in autumn 1981, II in autumn 1980 and III in autumn 1981, etc. So every cohort got a fixed roman number during the 3 years.

Sex determination

All >280 mm eels (N=1215) eels were sexed, using descriptions given by Tesch (1983). If a lobed thread was visible, they were sexed as male. These lobulated organs, if histologically investigated, can be gonads of sexual undifferentiated or early stage female animals (Sinha & Jones, 1966; Colombo et al., 1984). No effort was made to distinguish undifferentiated and early stage females from males. The late stage female gonads were easier to distinct as frilled ribbon like structures.

The mathematical model

Because the appearance of modes in a length-frequency histogram often is an unreliable guide to determine age classes, a mathematical model is used to separate age classes (cohorts) in the length-frequency distributions (Macdonald & Pitcher, 1979; Schnute & Fournier, 1980; Macdonald & Green, 1985 and Macdonald, 1987). The length-frequency distribution is considered as a random sample from a mixture (sum) of M normally distributed variables. M is the number of age classes. The body lengths of eels in age class i are distributed according a normal distribution with parameters μ_i (expected mean length) and σ_i (expected standard deviation). The expected proportion (fraction) of eels from age class i in the sample is π_i . The probability q that the length of an eel with age i lies in the interval $w = 10$ or 20 mm around l_j is:

$$q(\mu_i, \sigma_i) = 0.399/\sigma_i \int_{l_j-w/2}^{l_j+w/2} e^{-\frac{1}{2}((x - \mu_i)/\sigma)^2} dx$$

$j=1, \dots, L$ the number of the length class. L is the total number of length classes per sample. Because a length class must contain at least 4 eels, sometimes the classes are pooled and therefore the total number L depends on the size of the sample. The expected number of eels in the interval w around l_j mm is:

$$f_j(\mu's, \sigma's, \pi's) = N \sum_{i=1}^M \pi_i q(\mu_i, \sigma_i)$$

In which N is the number of individuals. The parameters μ, π and σ are unknown, we only know \hat{f}_j , the observed number in length class l_j in the sample.

We start with initial parameter values π, μ and σ , based on a priori assumptions about length growth and shape of the length-frequency histogram of the age classes. The computer program MIX (registered trade mark) developed by Ichtus Systems (Macdonald & Green, 1985) interactively proceeds and the user can hold certain parameter values fixed. If not fixed, the parameters are continuously (slightly) changed until the lowest value for the Kullback minimum discrimination statistic $A(\sigma's, \pi's, \mu's)$ is found:

$$A(\sigma's, \pi's, \mu's) = \sum_{j=1}^L \hat{f}_j \log(\hat{f}_j / (f_j(\sigma's, \pi's, \mu's)))$$

The calculations are based on the Nelder-Mead direct search method or a quasi-Newton iterative procedure to test parameters under specified constraints. After minimizing the $A(\dots)$ approximates the chi-square-statistic. In general the chi-square test is used to reject a null hypothesis, and to accept alternative hypotheses. Then one expects high chi-square values. However, in this case we try to find the best fitting set of parameters, therefore the chi-square (A) has been minimized (Rao, 1973; Macdonald & Pitcher, 1979 and Schnute & Fournier, 1980).

The number of parameters depends on the number of age classes one wish to distinct. The number can be reduced when the values of some parameters are known a priori and therefore held fixed, or when relations between parameters (e.g. a fixed relation between μ and σ , as a coefficient of variation) are postulated. In general the chi-square value will be lower when more parameters (age classes) are involved.

A critical evaluation of the goodness of fit is not only the chi-square value but the chi-square level P . This level depends on the number of degrees of freedom (df.). According the theorem of Cramér (cited in Schnute & Fournier, 1980), the number of df. is the number of observed frequencies minus the number of estimated parameters. The P will become lower if there are few df. If $P < 0.05$ the estimated parameter values are rejected. Good fits occur when the P levels are $0.50 < P < 0.95$. If $0.05 < P < 0.50$, the fit is considered "reasonable" because in fact a number of the initial μ and σ parameters is known a posteriori, and only the optimal values in the neighbourhood of the mean length are estimated.

To show that mixture fitting is possible in a length-frequency distribution of an eel population, the model was validated with results of Lee & Lasserre (1979) from Arcachon Bay (France). They caught 2485 eels with fyke nets and published a length-frequency distribution of the total eel sample together with the length-frequency distributions of the different age classes, determined by means of otolith reading. The initial parameters were the published results. These values, substituted in the model, yielded a bad fit with their length-frequency distribution (chi-square 48.5; Table 1). However, after mini-

mizing the chi-square value, using several times the option of the quasi-Newton iterative process of the computer program, we got a second, considerably better, fit (chi-square 5.42; Table 1).

parameter	initial	ML-estimate
π_1	.111	.129 (.011)
π_2	.122	.151 (.043)
π_3	.427	.462 (.047)
π_4	.210	.120 (.020)
π_5	.109	.130 (.015)
π_6	.020	.0094 (.0052)
π_7	.0012	
μ_1	201	205 (2.18)
μ_2	271	282 (6.14)
μ_3	342	354 (2.63)
μ_4	419	437 (3.53)
μ_5	488	488 (fixed)
μ_6	503	558 (2.87)
μ_7	535	
σ_1	20	20 (fixed)
σ_2	31	23.6 (6.66)
σ_3	32	26.9 (3.13)
σ_4	44	20.7 (3.90)
σ_5	29	29 (fixed)
σ_6	49	49 (fixed)
σ_7	(49)	
chi-square	48.5	3.21
degrees of freedom	16	3
P-level	0.00	0.36
number of eels	2485	

Table. 1. Cohort analysis on length-frequency of an eel sample from Arcachon Bay (France). From 2485 eels, a subsample of 214 eels were aged by otolith reading (Lee & Lasserre, 1979). All initial parameters were results as published by the authors. The maximum likelihood-estimates with standard error between parentheses, are results of minimizing the chi-square (explanation see text).

The new parameters were still close to the initial values. No relations between the parameters π , μ and σ were formulated as constraints during the searching process to attain this result. The older age classes had to be lumped, because there were only 3 individuals in the sample to estimate age-group VIII. The second fit (Fig. 1.) demonstrates that the model can separate five cohorts, which is in agreement with the five age groups from the otolith readings. In the histogram we can observe only three clear modes. Thus it is possible to identify the length-frequency distribution as a mixture of normally distributed age classes even if the length-frequency distribution are influenced by net selectivity. So the model is useful to describe the results of aging an eel population.

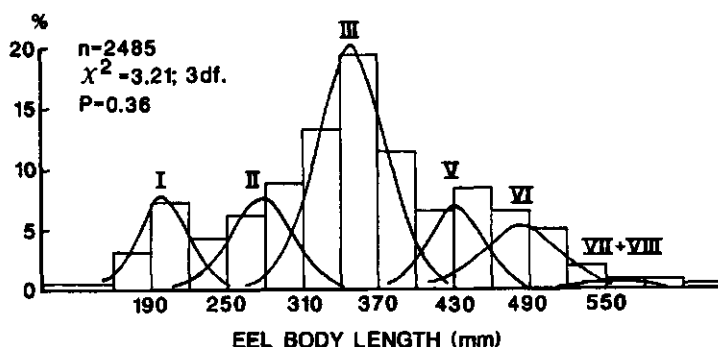


Fig.1. Cohort analysis on length-frequency distribution of eel from Arcachon Bay (Lee & Lasserre, 1979). The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Age class IV was also lacking in the original data. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test are indicated (see Table 1).

The 18 Tjeukemeer length-frequency distributions were used to test two different assumptions about growth. First the initial parameters were assumed to coincide with growth curves derived from otolith readings. Therefore at least 5 cohorts in the size range 150 - 300 mm were expected. A fixed coefficient of variation (0.094), conform the results of aged samples, was imposed as constraint on the σ 's. In the non-aged length-frequency distributions initial values for μ 's were found by (linear) interpolation of the results from the otolith readings. In this way we tried to follow a year class through the length-frequency histograms from spring 1979 to autumn 1981. The estimated μ 's and their matching parameters σ and π are called a component and represent a cohort.

The second assumption was based on rapid growth. Only 2 or 3 cohorts were assumed to be found in the interval 150 - 300 mm,

implying a mean annual growth between 50 and 130 mm. The searching process was less restricted. No constraints were imposed on π and μ ; the σ was supposed to be constant or related to μ with a constant coefficient of variation, assessed by estimation per sample.

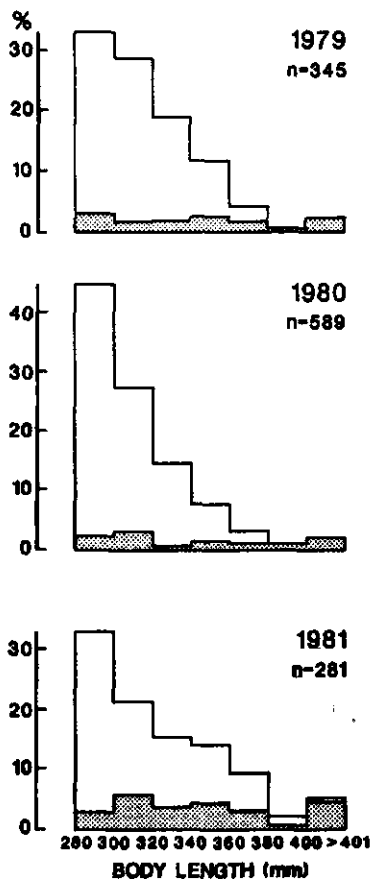


Fig. 2. Length-frequency distributions of sexed eels longer than 280 mm. Samples per year lumped together. Shaded area: female eel; unshaded: male (lobulated) eel.

RESULTS

The length-frequency distribution and sex ratio

The smallest eels in the catches were rarely <120 mm. The frequency of <140 mm eels ranged between 0 (in spring) and 10.7% (August 1980) of the total catch; mean 3.2%. Deelder & de Veen (1958) caught with a (coarser) 7.8 mm cod end trawl net more <140 mm eels (mean 12% : 80-140 mm) in the IJsselmeer. Extrapolating results on net selectivity from Dembinski et al. (1978), the catch efficiency of the Tjeukemeer trawl is ca. 50% for 135 mm eels. Thus net selectivity does not explain the low share of the <150 mm eel in the samples. During spring and summer water from the IJsselmeer is flushed into the Frisian lakes. Because elvers tend to swim upstream they hardly use the shortest connection between Tjeukemeer and IJsselmeer.

Eel is the only object of professional fishery in the Frisian Lakes. This fishery is executed with fyke nets. The legal minimum size for eel is 280 mm, so the length-frequency distribution of the eel >280 mm are biased by size selective mortality. Therefore on the left hand side (<150 mm) and on the right hand side (>280 mm) of the length-frequency histogram the separation of age-groups by cohort analysis became biased.

Most eels had male (lobulated) gonads, 14.7% were female. In the size range 280-300 6.8% is female, increasing up to 97% for eels >400 mm. The proportion of female eel in the total sample increased from 12.5 and 11.2% to 24.6% in 1981 (Fig. 2).

The cohort analysis

First growth assumption: number of cohorts conform aging

In five samples 6 cohorts were found by the mathematical analysis, in 9 samples 5 cohorts. Three samples showed 4 cohorts, 1 only had 3 cohorts. Six fits were good ($P > 0.50$) and 12 reasonable ($0.05 < P < 0.50$) the total chi-square amounted 119.7 (110 df.) with $P = 0.248$.

The results of the cohort analysis are compared with the length-frequency distributions of the 5 aged samples (Fig. 3 a-e). The model distinguishes 5 cohorts in spring 1979 (Fig. 3a), while at least 6 age classes were determined. Therefore the first cohort may be a mixture of eels aged 1 and 2 years (age group IV and V). The second cohort and age-group VI coincides. The third cohort overlaps age-group VII, but may contain eels of age-group VIII. The fourth cohort covers IX but together with the last cohort these might be mixtures as well.

In the following autumn (Fig. 3b) the first two cohorts coincide with age-groups III and IV respectively. The third cohort (V) may be mixed with age-group VI. The next, rather high ($\pi = .39$) cohort coincides with age-group VII, but perhaps also contained eels from age-group VI, because in the following spring (Fig. 3c) we observe a high ($\pi = .45$) cohort around 250 mm, where age group VI is located according to the otolith readings. Age group VII attains the legal minimum size and therefore is difficult to separate from VIII and IX.

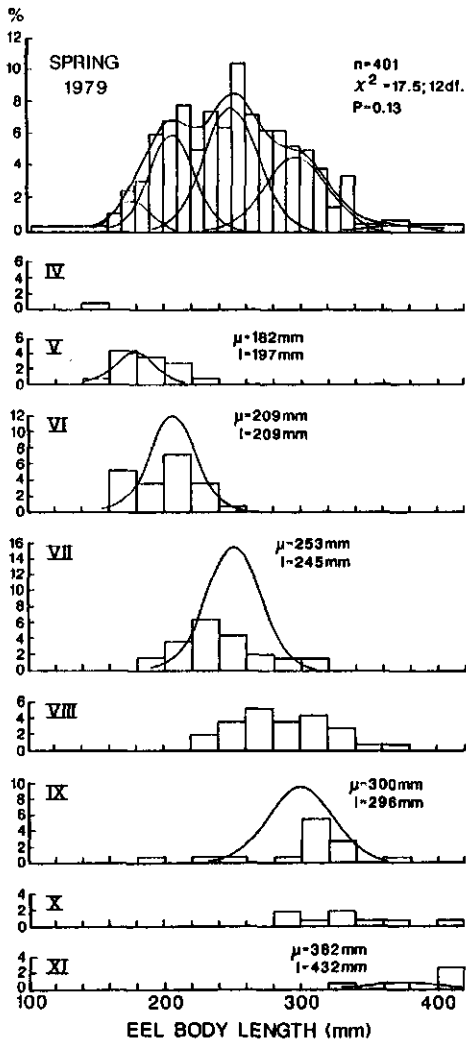


Fig. 3 a. Cohort analysis on the length-frequency distribution of Tjeukemeer trawl sample (spring 1979) used for otolith readings. The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Lower panels: length-frequency histograms of eels (unweighed) per age class found by otolith reading, curves as upper panel. Because age I is from 1981, IV: age class 1978, V: age class 1977 etc. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test, the parameter value μ (cohort analysis), and the weighed mean l per age class (otolith readings) are indicated.

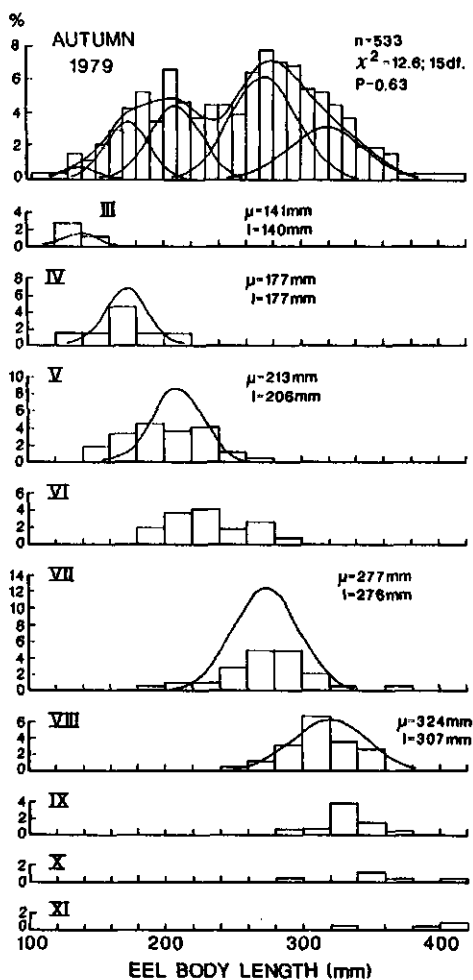


Fig. 3 b. Cohort analysis on the length-frequency distribution of Tjeukemeer trawl sample (autumn 1979) used for otolith readings. The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Lower panels: length-frequency histograms of eels (unweighed) per age class found by otolith reading, curves as upper panel. Because I is from 1981, III: age class 1979, IV: age class 1978 etc. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test, the parameter value μ (cohort analysis), and the weighed mean l per age class (otolith readings) are indicated.

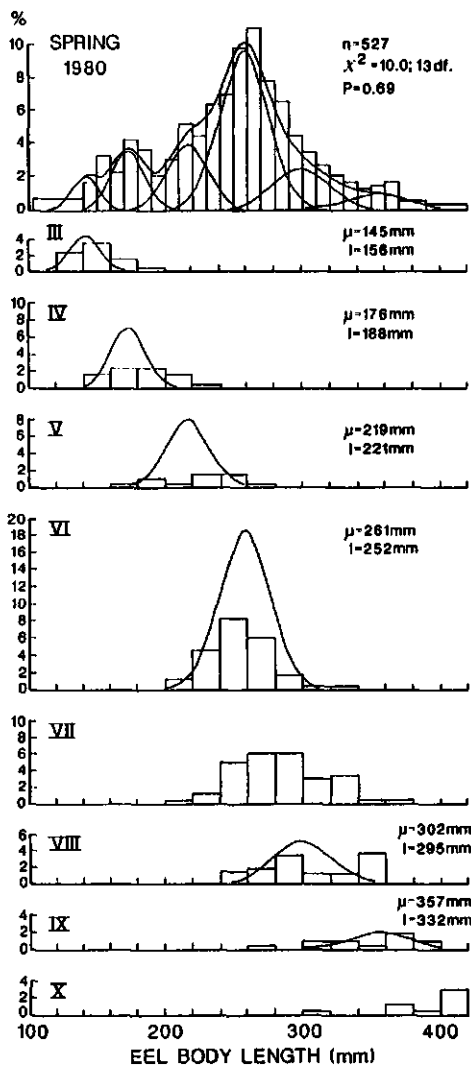


Fig. 3 c. Cohort analysis on the length-frequency distribution of Tjeukemeer trawl sample (spring 1980) used for otolith readings. The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Lower panels: length-frequency histograms of eels (unweighed) per age class found by otolith reading, curves as upper panel. Because I is from 1981, III: age class 1979, IV: age class 1978 etc. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test, the parameter value μ (cohort analysis), and the weighed mean l per age class (otolith readings) are indicated.

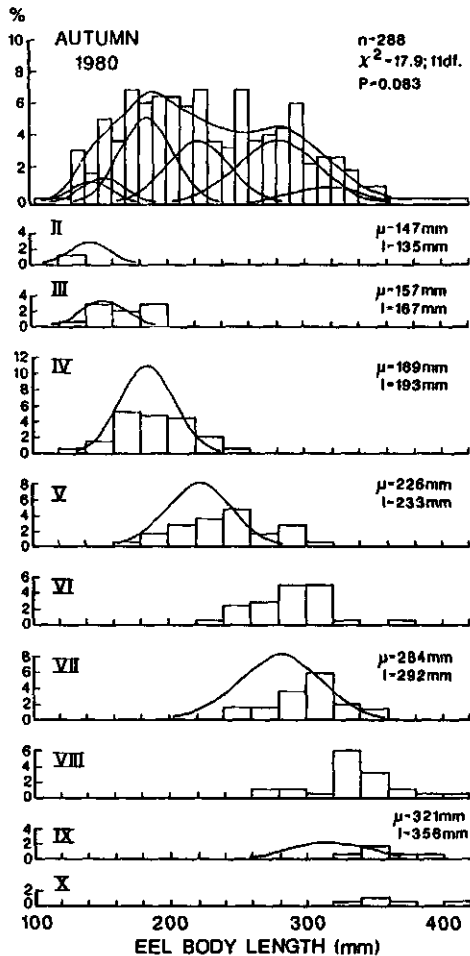


Fig. 3 d. Cohort analysis on the length-frequency distribution of Tjeukemeer trawl sample (autumn 1980) used for otolith readings. The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Lower panels: length-frequency histograms of eels (unweighed) per age class found by otolith reading, curves as upper panel. Because I is from 1981, II: age class 1980, III: age class 1979 etc. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test, the parameter value μ (cohort analysis), and the weighed mean l per age class (otolith readings) are indicated.

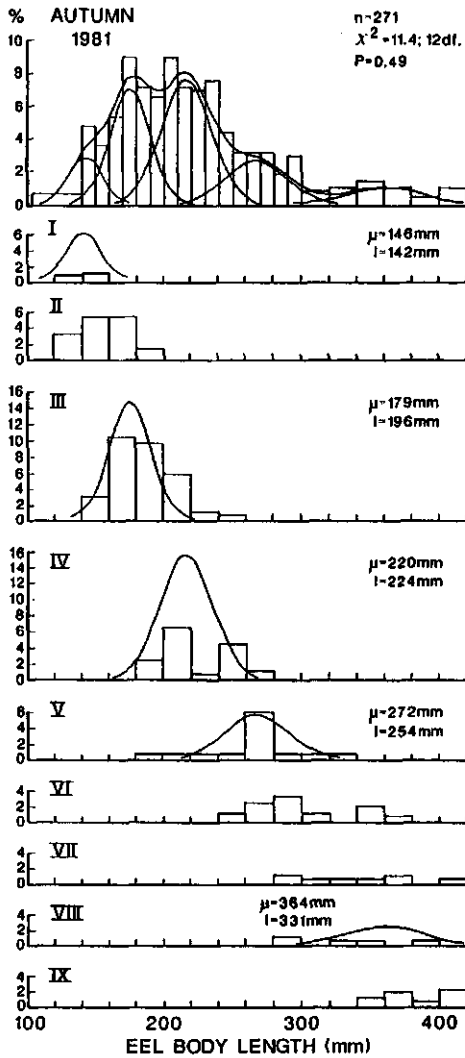


Fig. 3 e. Cohort analysis on the length-frequency distribution of Tjeukemeer trawl sample (autumn 1981) used for otolith readings. The normal curves are the cohorts located by the mathematical model. Lower panels: length-frequency histograms of eels (unweighed) per age class found by otolith reading, curves as upper panel. I: age class 1981, II: age class 1980 etc. Chi-square, P level and degrees of freedom of the goodness of fit test, the parameter value μ (cohort analysis), and the weighed mean l per age class (otolith readings) are indicated.

In autumn 1980 (Fig. 3e) the first 4 cohorts coincide with the age-groups. The fourth cohort, although located close to age-group VI, is considered as a mixture with VII. The last cohort contains all age classes older than VII. In autumn 1981 5 cohorts are found. The first may be a mixture of two age groups: i.e. I, just entering the Tjeukemeer, and II. The second cohort has a μ value between age-group II and III, but may be considered as III because the third cohort overlaps age-group IV. The fourth and fifth cohorts must be considered as mixtures especially in this sample we had very few >280 mm eels.

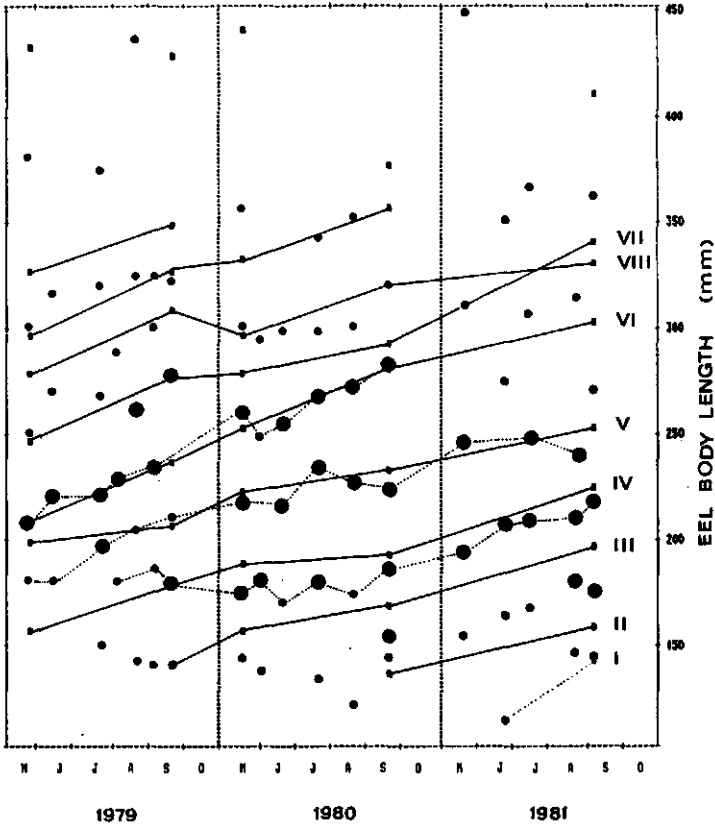


Fig. 4. Length growth of the Tjeukemeer eel population during 1979-1981. \cdot and full lines: mean length per year class (otolith readings), \bullet , \circ indicate location of mean μ per cohort (cohort analysis conform aging). The smaller spots indicate cohorts of an age class supposed to be mixtures. Dotted lines connect cohorts of an age class found with initial parameters derived from otolith readings.

The results of cohort analysis on the 13 non-aged samples are included (Fig. 4). Now we can follow series of cohorts which are no mixtures in age-group IV, V and VI. These series were located on the growth lines derived from the otolith readings. Cohorts that must be mixtures of two or more age-groups are often located between the lines, but some times also on the lines.

Age group IV grew 16 mm in 1980, grew better in 1979 and 1981 (33 and 26 mm). Interpolating we also may conclude to a smooth growth of 26 mm length increment per year from 1979 to 1981. Age group V on the average grew 24 mm per year between 1979 and 1981 according the otolith readings. The cohort analysis supports this growth. The presence of age-group VI is also confirmed by cohort analysis in 1979 and 1980. This age-group grew in these years markedly faster (43 mm per year). A growth rate of 37 mm may apply for age-group VII. In 1981 the annual increment for VI was only 22 mm. The cohort analysis failed to find distinct age classes above 280 mm in 1981. As expected the results were biased by fishery mortality.

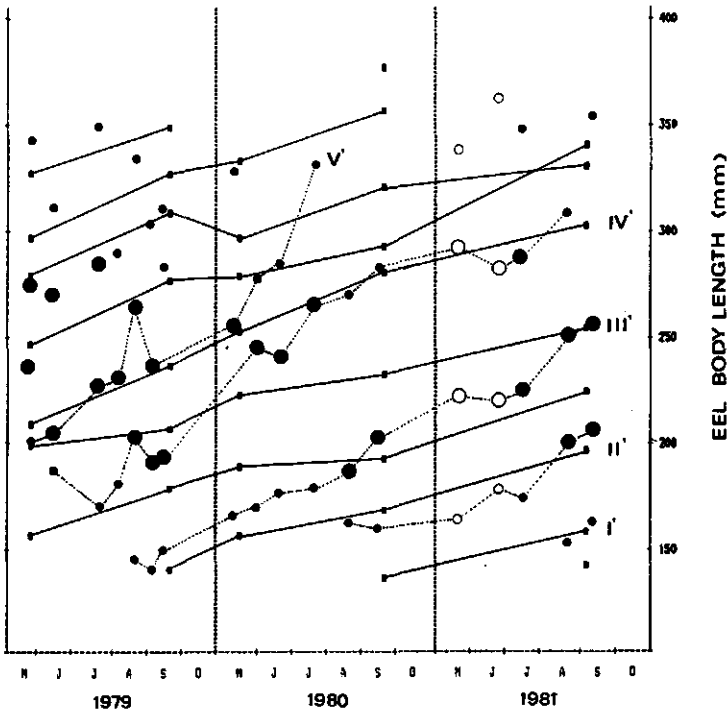


Fig. 5. Length growth of the Tjeukemeer eel population during 1979-1981. • and full lines: mean length per year class (otolith readings), ●, ● indicate location of mean μ per cohort (cohort analysis, assuming rapid growth). The smaller spots indicate cohorts supposed to be mixtures. Dotted lines connect cohorts of an age class assuming an annual length growth of at least 50 mm. Open circles indicate bad fits.

Second assumption: less cohorts, more rapid growth

The cohort analysis give us the opportunity to explore an alternative growth hypothesis. If many otolith rings were false, the growth rates have to be higher and consequently the number of cohorts per length interval is smaller. We searched for good fits with two or three cohorts located in the interval 150 - 280 mm, implying 50 - 130 mm as an annual increment. Within the interval 120 - 450 mm four (11 cases) or three (7 cases) cohorts could be found (Fig. 5). Two samples did not give good fits with 4 or less cohorts; the chi-square value of the whole set was worse than the previous set (with 6 or less cohorts): 165.8 (141 df.) $P = .076$. There were six good fits and 10 reasonable ones.

The lines connecting cohorts supposed to be from the same age-group zigzagged in 1979 between the lines found by otolith reading (Fig. 5). If we nevertheless suppose rapid growth for age-group IV', we have to switch from a cohort with mean 194 mm (weight: 11 g) in Oct. 1979 to 245 mm (23 g) on 3 June, i.e. an increment of 51 mm and a redoubling in weight during the cold season. However, at the same time the next cohort did not show such a rapid growth. Age-group III' showed a relatively smooth growth of 52 mm increment per year, although partly parallel to the otolith aging in 1980-81.

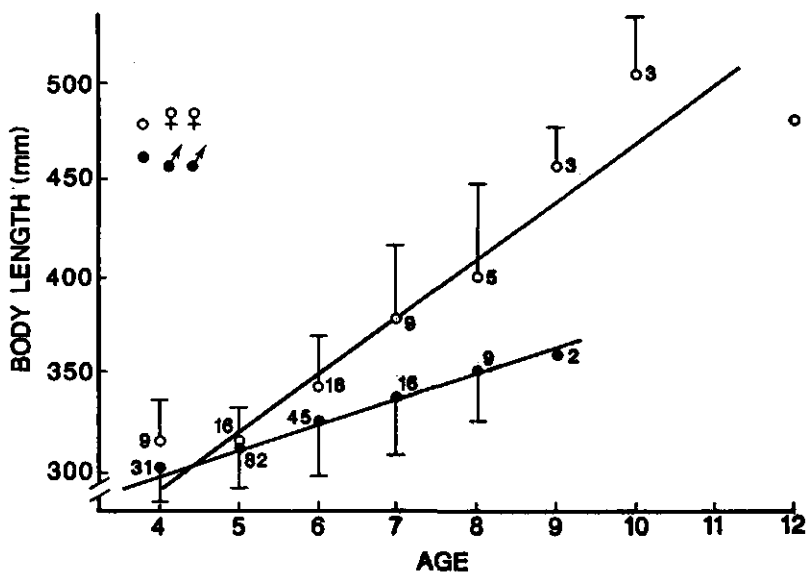


Fig. 6. Age length relationship of sexed eels longer than 280 mm. The number of observations are indicated. The slopes and intercepts of the regression lines are significantly different (ANCOVA F-tests $P < 0.0001$; Sokal & Rohlf, 1981).

Sexual differences

From 255 (>280 mm) sexed and aged eels, 64 were female. Considered within comparable size class, male (lobulated) and female eels did not significantly differ in age. However, lumping together all sexed eels in comparable age classes, there are great differences in the age length relation between female and male eels older than 6 years (Fig. 6).

DISCUSSION

Reliability of the cohort analysis

The first cohort analysis was based on the age determinations and located cohorts (μ parameters) reasonably well at expected lengths (Fig. 4). As shown in the second analysis it was mathematically possible to locate fewer cohorts. Here the initial parameters μ 's were chosen to show an annual increment of at least 50 mm. However, even then the model often located the parameters (μ) on or parallel to the lines derived from aging otoliths (cohort II', V' in 1979, II', III' and IV' in 1980-81; Fig. 5) although they were not "forced" to do that.

If we nevertheless will accept the alternative hypothesis, we have to prove the possibility of rapid growth of IV' in 1979-'80. The increase in weight from 11 to 23 g occurred in 244 days between Oct. 1979 and June 1980 (16 days with water temperatures above 14 °C, 200 days below 10 °C). This requires a specific daily growth rate of 0.3%, equal to the growth rate Sadler (1979) recorded for well fed eels (6% daily ration) at 14 °C. The estimated daily ration for Tjeukemeer eel during summer is between 0.8 - 2.1 % (de Nie, 1987). Eels are seldom caught at water temperatures between 4 and 10 °C and (if caught) the proportion with empty stomachs is more than 50%; the mean content of filled stomachs is 4-10 times less than during summer (Sinha & Jones, 1967; Rasmussen & Therkildsen, 1979; Vøllestad, 1986). Sadler (1979) found rapidly decreasing specific growth rates if the water temperature drops from 20 to 14 °C and no growth below 13 °C.

Thus the assumption on growth with 4 or less cohorts within the size range 150 - 300 mm gave biologically inconclusive results and moreover was statistically less significant. We may therefore safely conclude that the cohort analysis rather confirmed the otolith readings and so the rapid growth assumption can be rejected. Thus a mean annual increment of eels in the size range 150-300 of more than 50 mm does not occur in the Tjeukemeer.

When testing the first assumption on growth the eel length-frequency distributions did not always show a very consistent pattern in which only the individual length growth of the eel population is reflected. Samples taken within a week, or during different times in the night, may show significant differences in their length-frequency distribution. Probably the feeding activity and thus the chance to be caught, is dependent on body size and will differ during the night (de Nie, 1987) or change with water temperature. Cohorts were sometimes impossibly to distinguish as overlapping normal distributions, which is a

necessary condition to become visible in the mathematical model. Therefore certain cohorts were temporary lacking and others maybe emerged due to random variation. For the Tjeukemeer data this mathematical model appeared to be too coarse as an instrument to prove errors in the range of annual increments between 20 and 38 mm (5 or 6 cohorts).

The results from the Tjeukemeer lead to the conclusion that under the prevailing conditions, and probably also in other large shallow eutrophic Dutch lakes like the IJsselmeer, the annual growth of eel anyhow does not exceed the 50 mm. Claims for growth from 60 - 200 mm at do not apply for whole age cohorts in these lakes. There are no reliable data supporting eel growth in that order of magnitude. The age determination from ground and sawn otoliths appeared to be a fairly reliable method to assess the mean annual increment.

Other data on eel growth

Dekker (1987a&b) presented the ALFA model as an alternative tool to assess quantitatively growth, mortality and abundance of the eel population in the IJsselmeer, covering thousands of samples during 26 years. The preliminary results support growth between 20 and 46 mm per year, while (accurate but few) age determinations by means of recaptures of tetracycline marked eels yielded annual increments of 33 (± 13) mm (Dekker, 1986, 1987c).

The length increments ranging between 16 and 33 mm of the <250 mm eels in the Tjeukemeer were low in comparison with figures from literature. Deelder (1965) found an mean annual increment of 30 mm (1952-1960) and 40-50 mm during 1946-1956 (Deelder & de Veen, 1958) in the IJsselmeer. Rasmussen (1983) reported 30-38 mm for eels in Vested Brook in Jutland, Rasmussen & Therkildsen (1979) reported 39 mm for ca. 250 mm eel in small streams in East Denmark, Frost (1945) mentioned 34 mm in Windermere and 31-48 mm in the River Bann (Frost, 1950). Annual increments below 30 mm for <250 mm eels are rare. These values are mostly found for >400 mm eels in habitats quite different from Tjeukemeer: 27 mm (small streams, Denmark, Rasmussen & Therkildsen, 1979), 10 - 24 mm (SW-Sweden, coastal area, Ask et al. 1971), 15-32 mm (artificial lagoon, France, Lee & Lasserre, 1979), 22-27 mm (River Barrow, Ireland, Moriarty, 1983).

Sex differences

Frost (1945, 1950), Sinha & Jones (1967), Penaz & Tesch (1970), Ask et al. (1971) and Vøllestad & Jonsson (1986) and many others found differences in growth speed between male and female eel. This difference may be virtual. In Dutch waters the male eel mature to seaward migrating individuals at minimal 250 mm (Deelder & de Veen, 1958). Female eel will leave freshwater at a mean length ranging from 426 to 645 mm. The size range of migrating eels in a certain area may be very narrow (Parsons et al. 1977; Vøllestad & Jonsson, 1986). Male eels larger than 400 mm were rarely caught in trawl samples in Tjeukemeer. Because mature silver eels do not feed they are inactive; the probability to find them (if they are still present) in trawl catches is nihil. They are absent in the samples. Therefore the growth curve of male (lobulated) eel >300 mm is heavily biased. In Tjeukemeer

the mean annual increment of male eels >280 mm was 13 mm. Vøllestad & Jonsson (1986) even found no increase in length with age for male silver eels in their catches, because of the continuous emigration of rapidly growing male eels from the population. The female Tjeukemeer eel had a mean increment of 29 mm (Fig. 6).

Environmental effects on growth

Influence of water temperature

The day x degrees above 14 °C of the Tjeukemeer in 1979, 1980 and 1981 were 340, 350 and 425 respectively, all below average (van Densen, pers. comm.). The mean summer radiance (kJ m^{-2}) in De Bilt (98 km from the lake) was 7, 13 and 4% respectively below 30 years average (1950-1980). The summers were relatively cool but not extremely. Thus the water temperature is not enough to explain low growth rates for the small eels.

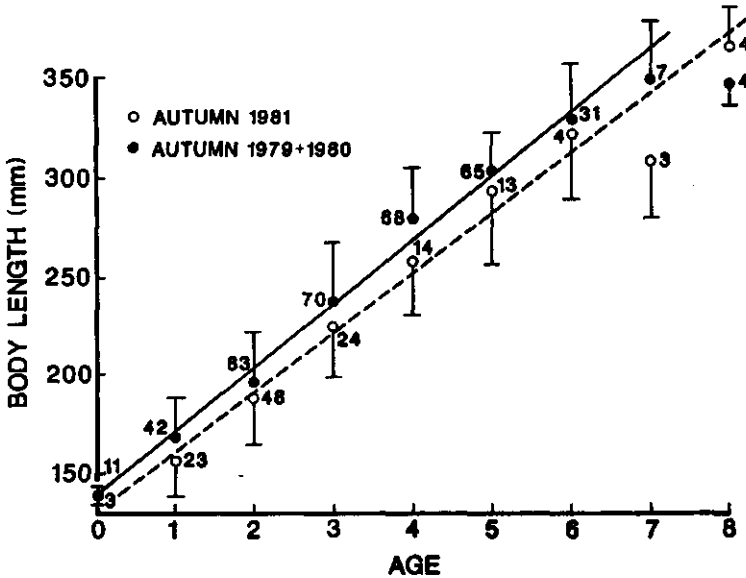


Fig. 7. Age length relationship of unsexed eels under 280 mm and non-female eels longer than 280 mm. Dark spots: autumn 1979 and 1980. Open spots: autumn 1981. Number of observations per age-group is indicated. The slopes of the regression lines are equal (ANCOVA F-test; $P=0.34$), the intercepts significantly differ (ANCOVA F-test; $P<0.0001$).

Relation of growth with feeding habits

In the Tjeukemeer the adult fish population is dominated by cyprinids (mainly bream, Abramis brama) and piscivorous percids (mainly pikeperch, Stizostedion lucioperca) (Lammens, 1982; Vijverberg & van Densen, 1984; Lammens, 1986; Lammens et al. 1985). The feeding conditions of small eel in 1980 and 1981 appeared to be unfavourable, mainly due to strong predation of the very abundant bream population on the scarcely available macro-invertebrates (mainly chironomids). In spite of the great variance in length within age classes, there was a significant difference of 10.6 mm in the intercept of the age-length regression line of male (lobulated) eels from autumn 1981, in comparison with the ones from the previous autumns. The slopes did not significantly differ (32.6 and 30.9), indicating a mean annual increment of ca. 31 mm in the past and a recent decline in growth speed. Age group VI (age 5 years in 1981) differed less from eels that were 5 years in 1979 and 1980 (VII and older) than the younger eels (Fig. 7).

Eels below 5 years (group V and younger, Fig. 4) did not attain 250 mm before the summer of 1981. In 1980 age group VI became piscivorous when 0+ was available between July and September. The 0+ fish (mainly smelt, Osmerus eperlanus) was a main food item for these eels during July and August (van Densen, 1985a&b; Lammens et al. 1985). Group V hardly could exploit this food resource, because of limitations in the mouth dimensions (de Nie, 1987). These eels are forced to change their diet to benthic food in September. The differences found for eels older than 6 (Fig. 7) are inconclusive, because the numbers of aged eels are low and the variation is great and obviously biased by emigration and fishery mortality.

Acknowledgements

I thank Prof. Jan Osse for his encouragement to complete this work and stimulating discussions and suggestions. Alexis Raat suggested me to incorporate the cohort analysis. Koos Vijverberg, Wim van Densen, Eddy Lammens, Willem Dekker, Bert Steinmetz and Henk Oudelaar are gratefully acknowledged for their criticism on the manuscript and Peter MacGillavry and Koos Swart for their assistance with the preparation of the otoliths.

List of references

- ASK, L., BERNTSSON, K-E. & OEHLUND, S-O., 1971. Undersökningar om gulälens ålder, kön och tillväxt. Medd. Havfiskelab. Lysekil 108 20 p.
- BERG, R., 1985. Age determination of eels, *Anguilla anguilla* (L): comparison of field with otolith ring patterns. J. Fish Biol. 26:537-544.
- BOETIUS, I., 1985. Otoliths of eels of known age. EIFAC/FAO working party Perpignan (mimeogr. rep.).

COLOMBO, G. GRANDI, G. & ROSSI, R., 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L. J. Fish Biol. 24:215-228.

DAHL, J., 1967. Some recent observations on the age and growth of eels. Proc. 3rd Br. Coarse fish conf. Liverpool 48-52.

DEELDER, C.L., 1957. On the growth of eels in the IJsselmeer. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 23(1):83-88.

DEELDER, C.L., 1965. The influence of increased fishing-intensity on an eel stock. Proc. Br. Coarse Fish Conf. Liverpool 2:57-64.

DEELDER, C.L., 1976a. The problem of the supernumary zones in otoliths of the European eel (*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)): a suggestion to cope with it. Aquaculture 9:373-379.

DEELDER, C.L., 1976b. Veranderingen in het groeipatroon van IJsselmeeraal. De Visserij 29:403-405.

DEELDER, C.L., 1978. Notizen zur Alterbestimmung des Aals unter Bezugnahme auf dem des Neusiedler Sees. Oesterreichs Fischerei 31(8/9):145-151.

DEELDER, C.L., 1981. On the age and growth of cultured eels, *Anguilla anguilla* (L.). Aquaculture 26:13-22.

DEELDER, C.L. & VEEN, J.F. DE, 1958. A calculation on the fishing intensity of the eel trawl on the IJsselmeer. Arch. Neerl. de Zool. 13:461-471.

DEKKER, W., 1986. Age reading of eels using tetracycline labelled otoliths. ICES Report CM. 1986/M:16.

DEKKER, W., 1987a. Perspectives of the ALFA-model for assessment of eel fisheries. EIFAC/FAO Eel Working group Bristol (mimeogr. rep.).

DEKKER, W., 1987b. Analysis of length frequency by ANOVA type model. EIFAC/FAO Eel working group, Bristol (mimeogr. rep.).

DEKKER, W., 1987c. Further results on age reading of European eel using tetracycline labelled otoliths. EIFAC/FAO Eel working party, Bristol (mimeogr. rep.).

DEMBINSKI, W., MAYER, I. & SWIERZOWSKI, A., 1978. Selectivity of an electric eel pair net. Roczniki Nauk Rolniczych H 98(4):126-145.

DENSEN, W.L.T. VAN, 1985a. Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). Z. angew. Ichthyol. 1:119-131.

DENSEN, W.L.T. VAN, 1985b. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Z. angew. Ichthyol.* 2:49-70.

EHRENBAUM, E. & MARUKAWA, H., 1914. Ueber Alterbestimmungen und Wachstum beim Aal. *Z. Fisch.* 14:89-127.

FROST, W.E., 1945. The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area I & II. *J. Anim. Ecol.* 14:26-36 & 106-124.

FROST, W.E., 1950. The eel fisheries of the River Bann, Northern Ireland and observations on the age of the silver eels. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 16:358-'83.

GRAY, R.W. & ANDREWS, C.W., 1971. Age and growth of the American eel (*Anguilla rostrata*) in Newfoundland waters. *Can. J. Zool.* 49:121-128.

HACKER, R. & MEISRIEMER, P., 1978. Vorläufiger Bericht über Wachstumsuntersuchungen am Aal (*Anguilla anguilla*) des Neusiedler Sees. *Oesterreichs Fischerei* 31:29-36.

HELPMAN, G.S., BOZEMAN, E.L. & BROTHERS, E.B., 1984. Size, age, and sex of American Eels in a Georgia River. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113:132-141.

HURLEY, D.A., 1972. The American Eel (*Anguilla rostrata*) in Eastern Lake Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29:535-543.

LAMMENS, E.H.R.R., 1982. Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95:311-320.

LAMMENS, E.H.R.R., 1986. Interactions between fishes and structure of fish communities in Dutch shallow eutrophic lakes. Ph.D.Thesis Wageningen 100 p.

LAMMENS, E.H.R.R., NIE, H.W. de, VIJVERBERG, J. & DENSEN, W.L.T. van, 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1342-1351.

LEE, T-W. & LASSERRE, G., 1979. Analyse de la structure et estimation du stock d'une population d'anguilles d'un reservoir a poissons du bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.* 10:139-145.

MACDONALD, P.M., 1987. Analysis of length-frequency distribution distributions in: Summerfelt & Hall (eds.) *The age and growth of fish.* Iowa State University Press.

MACDONALD, P.D.M. & PITCHER, T.J., 1979. Age-groups from size-frequency: a versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 36:987-1001.

MACDONALD, P.D.M. & GREEN, P.E.J., 1985. Mix: an interactive program for fitting mixtures of distributions release 2.2 July 1985. Publ. Ictus Data Systems.

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

MORIARTY, C. & STEINMETZ, B., 1979. On age determination of eel. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 174:70-74.

NIE, H.W. de, 1987. Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). Arch. Hydrobiol. 109(3):421-443.

OGDEN, J.C., 1970. Relative abundance, food habits, and age of the American eel, *Anguilla rostrata* in certain New Jersey streams. Trans. Am. Fish. Soc. 1:54-59.

PARSONS, J. VICKERS, K.U. & WARDEN, Y., 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. J. Fish Biol. 10:211-229

PAULOVITS, G. & BIRO, P., 1986. Age determination and growth of eel, *Anguilla anguilla* (L.), in lake Fertoe, Hungary. Fisheries Research 4:101-110.

PENAZ, M. & TESCH, F-W., 1970. Geschlechtsverhältnis und Wachstum beim Aal (*Anguilla anguilla*) an verschiedenen lokalitäten von Nordsee und Elbe. Ber. Dt. Komm. Meeresforsch. 21:290-310.

RAHN, J., 1955. Untersuchungen über Alter und Wachstum des Aalbestandes im Sakrower See. Z. Fisch. u. d. Hilfswiss. 4:235-256.

RAO, C.R., 1973. Linear statistical inference and its applications. Wiley & Sons New-York 625p.

RASMUSSEN, C.J., 1952. Size and age of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.) in Esrum Lake. Rep. Dan. biol. 54:3-36.

RASMUSSEN, G. & THERKILDSEN, B., 1979. Food, growth, and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 174:32-40.

RASMUSSEN, G., 1983. Recent investigations on the population dynamics of eels in some Danish streams. mimeogr. report Danish Institute for fisheries, Silkeborg.

SADLER, K. 1979. Effects of temperature on the growth and survival of the European eel, *Anguilla anguilla* L. J. Fish Biol. 15:499-507

SCHNUTE, J. & FOURNIER, D., 1980. A new approach to length-frequency distribution analysis: growth structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:1337-1351.

SINHA, V.R.P. & JONES, J.W., 1966. On the sex and distribution of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*). *J. Zool., Lond.* 150:371-385.

SINHA, V.R.P. & JONES, J.W., 1967. On the age and growth of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*). *J. Zool., Lond.* 153:99-117.

SOKAL, R. & ROHLF, F.J., 1981. *Biometry*. Freeman & co. New-York 859 p.

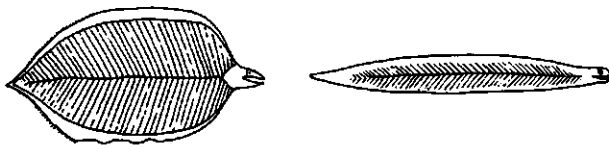
TESCH, F-W., 1983. *Der Aal*. Parey Hamburg 340 p.

VIJVERBERG, J. & DENSEN, W.L.T. VAN, 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer, The Netherlands. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:891-896.

VØLLESTAD, L.A., 1985. Age determination and growth of yellow eels, *Anguilla anguilla*(L.), from a brackish water, Norway. *J. Fish Biol.* 26:521-525.

VØLLESTAD, L.A., 1986. Temperature-dependent activity of brackish water yellow eels, *Anguilla anguilla* L. *Aquaculture and Fisheries Management* 17:201-205.

VØLLESTAD, L.A., JONSSON, B., 1986. Life-history characteristics of the European eel, *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115:864-871.



Resource Partitioning and Niche Shifts of Bream (*Abramis brama*) and Eel (*Anguilla anguilla*) Mediated by Predation of Smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*

Eddy H. R. R. Lammens, Henrik W. de Nie, and Jacobus Vijverberg

Limnological Institute, de Akkers 47, 8536 VD Oosterzee, The Netherlands

and Wim L. T. van Densen

Department of Fishculture and Fisheries, Agricultural University Wageningen, Marijkeweg 40, 6709 PC, Wageningen, The Netherlands

Lammens, E. H. R. R., H. W. de Nie, J. Vijverberg, and W. L. T. van Densen. 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1342-1351.

The resource partitioning of the bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) populations in Lake Tjeukemeer, The Netherlands, was related to the variation in abundance of their most important food organisms, *Daphnia hyalina* and larval chironomids. Niche shifts of both bream and eel populations were related to the abundance of young planktivorous fish, particularly smelt (*Osmerus eperlanus*). When these fish were abundant the *D. hyalina* population was dominated by small individuals and bream switched from a planktivorous to a benthivorous diet, the condition of mature bream deteriorated, and its gonads developed poorly. Under these circumstances the eel population switched from a diet of chironomid pupae and molluscs to one of predominantly fish. The condition of eels smaller than 35 cm decreased and the chironomid population decreased in numbers and biomass. Conversely, when the recruitment of planktivorous fish was poor, the size of *D. hyalina* was large and diets and conditions of bream and eel populations changed again. Because of the hydrological regime the stock of the young planktivorous fish is determined to a great extent by the immigration of allochthonous larval smelt and varies markedly, but the biomass of the bream and eel populations is comparatively stable.

Le compartimentage des ressources chez les populations de brème (*Abramis brama*) et d'anguille (*Anguilla anguilla*) du lac Tjeukemeer (Pays-Bas) est lié à la variation de l'abondance de *Daphnia hyalina* et des larves de chironomidés, leurs plus importantes proies. Les modifications de la niche chez ces poissons étaient en rapport avec le nombre de jeunes poissons planctivores, en particulier l'éperlan (*Osmerus eperlanus*). Quand des derniers étaient abondants, la population de *D. hyalina* était surtout composée de petits individus; la brème, qui était planctivore, est donc devenue benthivore, la condition des brèmes matures s'est détériorée et leurs gonades se sont mal développées. Dans ces circonstances, l'anguille a remplacé son régime de pupes de chironomidés et de mollusques par un régime composé totalement de poissons. La condition des anguilles de taille inférieure à 35 cm s'est détériorée tandis que la population de chironomidés subissait une baisse en nombre et en biomasse. Inversement, quand le recrutement de poissons planctivores était faible, la taille de *D. hyalina* était élevée tandis que le régime et la condition des populations de brème et d'anguille changeaient à nouveau. À cause du régime hydrologique, l'importance du stock de jeunes poissons planctivores est déterminée en grande partie par l'immigration de larves d'éperlan allochtones et elle varie nettement, quoique la biomasse des populations de brème et d'anguille soit relativement stable.

Received October 16, 1984

Accepted April 22, 1985
(J7977)

Reçu le 16 octobre 1984

Accepté le 22 avril 1985

Resource partitioning is generally regarded as a means to realize the coexistence of different species (Hutchinson 1959; MacArthur 1972; Schoener 1974). The process of resource partitioning is often considered as very dynamic, depending not only on the functional morphology of the organisms, but also on the interaction between the different species. Studies by Werner (1977), Werner and Hall (1976, 1977, 1979), Nilsson (1960, 1963, 1978), Zaret and Rand (1971), and Mangan and Fitzgerald (1982, 1984) showed that niches are occupied differently when species live sympatrically or allopatrically. This phenomenon of niche shift is commonly

observed in lean periods (Schoener 1982). The mechanism of this interaction is generally interpreted as competition, in which interference or depletion of available resources is probably important (MacArthur 1972; Diamond 1978). The introduction of new fish species, which exploit some resources more efficiently than autochthonous species, often causes changes in the structure of food organisms, as was shown in the almost legendary studies of Hrbátek et al. (1961) and Brooks and Dodson (1965), and may cause niche shifts of the autochthonous fish (Nilsson 1978; Mangan and Fitzgerald 1982).

By a coincidence of circumstances a large introduction

experiment is carried out unintentionally in Lake Tjeukemeer every year. During spring, water is pumped from Lake IJsselmeer into the Frisian lake district to maintain a constant water level for agricultural purposes. Together with the water, large numbers of smelt larvae (*Osmerus eperlanus*) are introduced every spring period. The larvae grow up in the Frisian lakes, and being highly efficient planktivorous fish the smelt can affect the zooplankton drastically (van Densen and Vijverberg 1982), but no permanent population can develop here, since the smelt have almost disappeared in spring of the next year because of predation by pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) (van Densen and Vijverberg 1982).

In this study we attempted to show that the resource partitioning of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) in Tjeukemeer is largely affected by a varying predation pressure on the most abundant food organisms, *Daphnia hyalina* and larval chironomids, because of great fluctuations in the yearly recruitment of planktivorous smelt. In order to explain this mechanism we monitored not only diets but concurrently prey abundances, as well as condition and density of fish per length class.

Study Area

Tjeukemeer is a very shallow (mean depth 1.5 m), hypertrophic, and turbid (Secchi disc depth 25–35 cm) Netherlands freshwater lake with a surface area of 21.5 km². The inshore zone is poorly developed, the index of shoreline development being 1.25 (Hutchinson 1957). Reeds provide the only vegetation. Because the lake is shallow and exposed to wind, summer stratification does not occur, and as a result, zooplankton is almost homogeneously distributed (de Nie et al. 1980). The lake is part of an interconnected system of lakes that receives water from the nearby Lake IJsselmeer during the summer and from the surrounding polders in winter, when precipitation is larger than evaporation. The management of the hydrological regime is designed to keep a constant water level and is needed for the surrounding agricultural country. For chemistry and hydrology see de Haan (1982) and Leenen (1982).

Materials and Methods

Fish, zooplankton, and chironomid larvae were collected simultaneously during five years (1979–1983), except eels which were only collected during three years (1979–81). The fish were caught once a month with a small mesh trawl (5.5 mm cod end) at five stations. It was difficult to collect eels in sufficient numbers in daytime when they are burrowed in the bottom sediments. These fish were therefore collected at approximately sunset, when they were actively feeding. When fishing at night, we were restricted to only two sites. Thus, comparison of eel and bream data was based on different numbers of sampling sites. However, differences in diet (χ^2 test, $p > 0.8$) and condition (ANOVA, $p > 0.9$) of bream from different sites were not significant. The length of the fishes was measured (fork length) and bream of length classes 9.5–10.5, ..., 34.5–35.5 cm and eels of length classes 12.5–17.5, ..., 32.5–37.5 cm were retained for analysis. At least five fishes per length class were analyzed further. The fishes were measured to the nearest millimetre, weighed to the nearest 0.1 g fresh weight, and sexed and their gonad weights measured. Length-weight relationships for calculating total weight and gonad weight were determined using geometrical functional regressions following

Ricker (1973). Condition factors were calculated for the different length classes using the Fulton index, $F = W/L^3 \times 100$, in which W is grams fresh weight and L is length in centimetres (Ricker 1975).

Gut contents were lumped per length class and preserved in 4% formalin. Three or four subsamples were taken per sample and analyzed microscopically to identify, count, and measure food organisms. The length of the consumed chironomids was reconstructed using the size of the head capsules, which are indicative of the original size of the larvae (Lasker 1948; J. Vijverberg, unpubl. results). Energy contents were calculated using the relationships for zooplankton (Vijverberg and Frank 1976), chironomid larvae (Lasker 1948; J. Vijverberg, unpubl. results), and gammarids (Chambers 1977). For chironomids, 1 g ash-free dry weight was assumed to represent 20.9 J (Winberg et al. 1971). The mutilated and thus unrecognizable prey fish were identified and sized by their otoliths (W. L. T. van Densen, unpubl. results).

Zooplankton was sampled with a 5-L Friedinger sampler with a cylinder of 60 cm height. At each of the five stations, two samples were taken, one just below the water surface and the other just above the bottom. The samples were concentrated by filtering through a 120- μ m-mesh plankton gauze and preserved in 4% formalin. The combined sample was subsampled with a whirling vessel after Kott (1953) and organisms were identified, counted, and their lengths measured. The length of the cladocerans was measured from the top of the head or, if a helmet was present, from the base of the helmet to the base of the tail spine.

For sediment, 16 bottom samples were taken with a modified Ekman-Birge grab (Beattie 1979) or Petterson grab, depending on the nature of the bottom substrate. Ten samples were taken in duplicate in a sandy transect from the shore to the middle of the lake at 5, 100, 500, 1000, and 1500 m from shore. Similarly, six samples were taken in a muddy transect at 5, 100, and 500 m from shore. The samples were sieved through a 0.5-mm sieve using tap water with a shower appliance; the larvae were preserved in 4% formalin and subsequently identified, counted, and measured. The length was measured from the top of the head capsules to the end of the tail. Per station, the areal density (per square metre) and biomass were calculated and the average density was computed by accounting for the relative area of different bottom substrates (Beattie 1982).

Results

In mature bream (≥ 30 cm in Tjeukemeer), somatic and gonad growth did not occur simultaneously. Somatic growth started just after spawning and continued until late summer. In this period, condition recovery and length growth occurred if feeding conditions were good. In late summer, gonad development started and continued until spawning in spring. In the five study years, both the somatic and gonad growth fluctuated strongly together with the density and biomass of the most important food organisms, zooplankton and chironomids.

Spawning usually occurred in May, but in 1982 it was delayed until June. The recovery from spawning proceeded very well in 1979 and 1983, when the total weight of 35-cm female bream reached maximal values of about 750 g fresh weight (Fig. 1). During the three summers in between, recovery was not complete since more weight was lost by spawning than was gained by recovery, leading to condition deterioration in the course of these years (1980–82). Only in late summer of 1982 was recovery strong, this amelioration of condition continuing

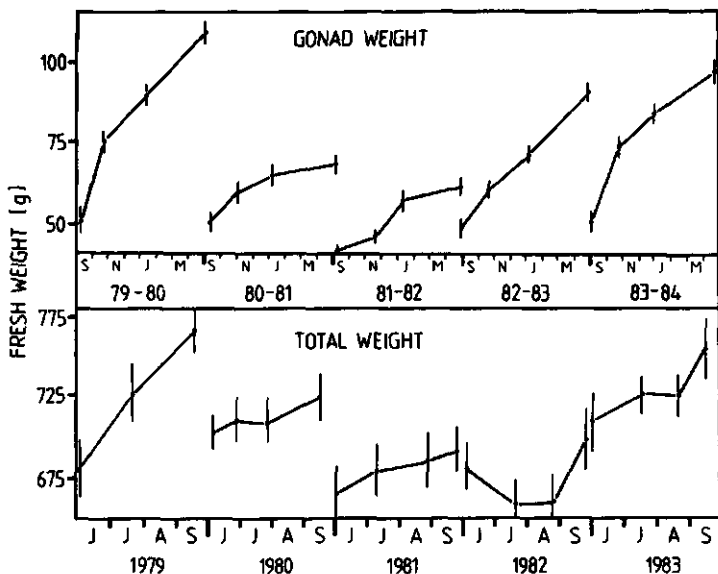


FIG. 1. Fresh weight of 35-cm female bream (with SE) during the summer months of five years and gonad weight (with SE) after these summer months.

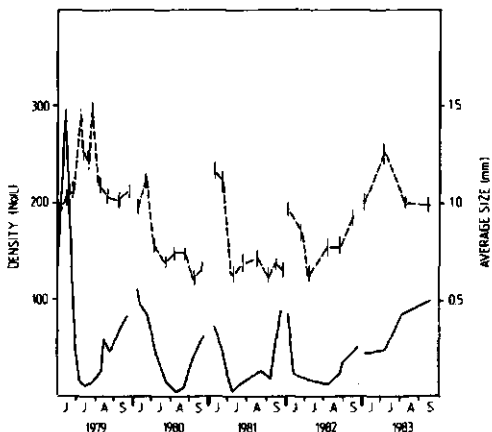


FIG. 2. Density (solid lines) and average size of *D. hyalina* (with SE) (broken lines) during the summer months of five successive years.

in 1983. Accompanying this condition recovery, gonad development proceeded well after the summers of 1979, 1982, and 1983, but was poor in 1980 and 1981 (Fig. 1). The latter reflected a deterioration of feeding conditions in 1980 and 1981 and an improvement during 1982.

Feeding Conditions and Food Composition

The most important food organisms for mature bream were large zooplankton, *D. hyalina* and *Leptodora kindtii*, and larval

chironomids (≥ 6 mm), namely *Polypedium nubeculosum*, *Einfeldia carbonaria*, and *Chironomus plumosus*. The density and size composition of *D. hyalina* fluctuated strongly both seasonally and yearly during the study period. This was also true for the density and biomass of chironomids (≥ 6 mm).

The density of *D. hyalina* was generally highest in June, i.e. 100–300 individuals/L. This was followed by a sudden decrease to about 10–20 individuals/L in July (Fig. 2). In 1983 only the summer maximum had probably already occurred in May. The recovery of this collapse had already started in August of 1979 and 1983 but not until September of 1980, 1981, and 1982. The difference in density between years was only significant (Kruskal–Wallis analysis of variance, $p < 0.05$) for August, but not for the other months.

The average size of *D. hyalina* was also highest in June, with values of 1–1.4 mm (Fig. 2). In 1979 and 1983 these maximum values decreased only slightly to about 1 mm in July and remained at that level during the rest of the summer. In the three years in between, the maximum values decreased to 0.6–0.7 mm and remained at that level in 1980 and 1981. In 1982 the average size increased again to about 1 mm in late summer. The difference in average size of *D. hyalina* between the summers was significant (Kruskal–Wallis, $p < 0.01$). Comparing only the second halves of the summers the difference was even more pronounced (Kruskal–Wallis, $p < 0.001$).

The density and biomass of the chironomids showed a significant (Kruskal–Wallis, $p < 0.1$) difference between the years. The density fluctuated from 50 to 1200 individuals/m² and the biomass from 0.1 to 2.5 g fresh weight/m² (Fig. 3). The density and biomass in the summers of 1979 and 1983 were significantly (Kruskal–Wallis, $p < 0.01$) higher than those in 1980 and 1981.

The food of mature bream consisted largely of zooplankton

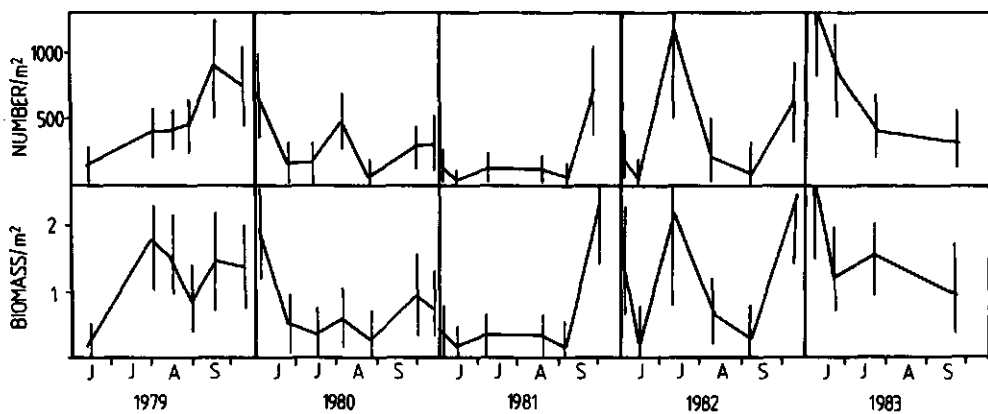


FIG. 3. Density and biomass (with SE) per square metre of chironomid larvae during the summer months of five successive years.

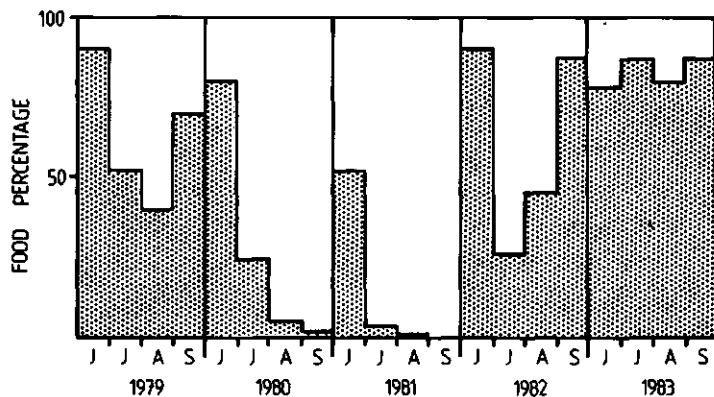


FIG. 4. Percentage food composition based on the energy contents of the food organisms of 35-cm bream during the summer months of five successive years. Stippled areas represent zooplankton; open areas represent chironomid larvae.

and chironomids, with a significant (χ^2 test, $p < 0.01$) variation in their relative amounts between years (Fig. 4). In 1979 and 1983 the share of zooplankton, in particular *D. hyalina* and to lesser extent *L. kindtii*, was relatively large and coincided with a large average size of *D. hyalina* in Tjeukemeer and the good condition and gonad development of bream. In 1980 and 1981, chironomids were the dominant food organisms, although their biomass was very low; condition and gonad development of the fish deteriorated then.

The seasonal variation of the diet showed a more or less similar picture. In June, when the density and average size of *D. hyalina* were high, the major part of the diet was *D. hyalina* (Fig. 4). Usually the fish switched to chironomids in July, when the *D. hyalina* population had collapsed, except in 1983 when there was no collapse at that time. In the second half of the summer, bream switched again to *D. hyalina* if the latter's population had increased in density and size. Thus, the share of

D. hyalina in the diet was related closely with its average size and density in the lake, but that of the chironomids was inversely related (Spearman rank-test, $p < 0.05$) to its biomass in the lake. This negative correlation points to the (depressing) impact of the mature bream population on the chironomids. The decreasing condition and gonad growth of bream in a period of chironomid depression indicate that the chironomid production was not sufficient to sustain the mature bream. The *D. hyalina* population was, however, sufficient and was hardly depressed by the bream. Its depression in 1980 and 1981 was clearly related to the successful recruitment of smelt and perch (*Perca fluviatilis*) in these years (Fig. 5).

Biomass of Young Planktivorous Fish

The success of the recruitment of young planktivorous fish was greatest in 1980 and 1981 when large amounts of smelt and

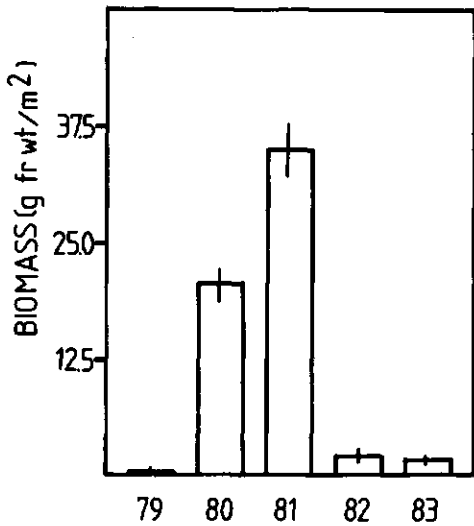


Fig. 5. Biomass of 0+ planktivorous fish (with SE) in September of five successive years.

perch recruited (Fig. 5). Most of the smelt and perch (only in 1980) immigrated passively from nearby Lake IJsselmeer due to the hydrological regime (van Densen and Vijverberg 1982). Together with the water let in during spring from Lake IJsselmeer, large numbers of smelt and perch larvae were transported in the lake district, where they grew up on a zooplankton diet (van Densen 1985). The biomass of these fish at the end of the summer varied significantly (ANOVA, $p < 0.001$) between years (Fig. 5). In 1980 and 1981 the biomass was 200 and 370 kg/ha, while in the other years it was only 5–25 kg/ha.

The successful recruitment changed the availability of *D. hyalina* for mature bream drastically, forced the fish to switch to chironomids, which in its turn resulted in a change in density and biomass of the chironomids. Eel is another important predator of chironomids, but also of fish, if available (de Nie 1982). The changing availability of both chironomids and fish would probably affect the eel population too. In the first three years (1979–81) the diet of the eel population was studied together with its condition and biomass for different length classes. These data were compared with four length classes of the bream from the same period.

Diet of Bream and Eel per Length Class

The food of all length classes of bream studied consisted of zooplankton, benthic cladocerans, and chironomid larvae and differed significantly (χ^2 test, $p < 0.001$) between years and length classes (Table 1). Immature bream (<30 cm) did not feed on chironomids in 1980 and 1981, but on benthic cladocerans such as *Alona* sp. and *Leydigia* sp. These organisms are not available for the mature bream, since they cannot be retained by their gill rakers. In 1979, zooplankton was also dominant in the diet of the immature bream; however, smaller species (*Bosmina coregoni* and *Acanthocyclops robustus*) contributed more than in the mature bream. Only in this year did chironomids contribute to the diet of the immature bream.

The food of the eel consisted largely of chironomids, gammarids, molluscs, and fishes, their proportions in the diet differing significantly (χ^2 test, $p < 0.001$) for different length classes and in different years (Table 1). Smaller eels (<30 cm) consumed relatively more chironomids and gammarids than the larger ones, which ate mainly fish and molluscs. Among the chironomids the large *C. plumosus* was strongly selected; the smaller *P. nubeculosum* and *E. carbonaria* were eaten in relatively smaller numbers. Among the life stages of chironomids the pupae were selected the most, contributing almost 80% of the total chironomid share (Table 1), whereas the percentage in the sediments was mostly less than 1–2% (J. Vijverberg, unpubl. results). The preference for the pupae could easily be explained by some observations of their feeding behaviour: a foraging eel swims slowly and zig-zagging while touching the bottom with its head. Only larvae or pupae near the surface are noticed, and larvae deep in the sediments rarely. Bream, in contrast, sucks in the bottom substrate and winnows the larvae by sieving and splitting; fine sediment particles disappear between the gill rakers and the coarse particles are spit out. Thus, bream can reach several centimetres deep in the sediments, while eels are restricted to the surface layer, where the pupae are located (Frank 1982). The share of the chironomids in the diet was highest in 1979 when molluscs were the most important alternative food. In the next years the share of chironomids was much lower and was largely replaced by fish as well as by gammarids.

The seasonal variation in diet was significantly (χ^2 test, $p < 0.001$) different for all length classes of bream and eel. Zooplankton was dominant food for bream in June of each year. In the second part of the summers of 1980 and 1981 it was replaced by benthic cladocerans in immature bream and chironomids in mature bream, but in 1979, zooplankton was dominant in both size classes. Eels fed predominantly on chironomids in June of each year. In the second part of the summers of 1980 and 1981 these were largely replaced by fish, but in 1979, chironomids were dominant. The share of chironomids in the diet of the bream and eel populations was significantly (Spearman's rank test, $p < 0.01$) inversely related, weighting the diet of both species for the size distribution of both populations (Fig. 6).

Figure 6 shows a clear difference in chironomid diet of bream and eels between the years for the months of July, August, and September, the share of chironomids being higher in eels than in bream during 1979 and lower in 1980 and 1981. This is hardly reflected in the similarity indices for bream and eels during this period (Table 2); however, it is essential for the understanding of competition. The indices were significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.06$) higher in 1979 for the months of July and August than in the other years. The diet overlap for bream and smelt was calculated in the same way, starting from a 100% zooplankton diet for smelt as an obligate planktivore in its first year (van Densen 1985). The indices were significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.06$) higher in 1979 for the months of August and September than in the other years. Thus, in the year when food resources were highest (1979), diet overlaps were highest.

Condition, Size Distribution, and Density of Bream and Eel Populations

The condition of bream ≥ 30 cm varied significantly (ANOVA, $p < 0.01$) between years, while the immature bream hardly differed (ANOVA, $p > 0.5$) (Fig. 7). The fish recovered from spawning very well in 1979, but almost failed to do so in the other years. The immature bream did not differ in growth

TABLE 1. Percentual food composition based on energy contents of food organisms of four size classes of bream and eel during three successive summers (1979–81) in Tjeukemeer (width of the bream length classes is 19.3–20.7, 24.3–25.7, etc., and of the eel length classes is 17.5–22.4, 22.5–27.4, etc.).

	Length class (cm)											
	1979				1980				1981			
	20	25	30	35	20	25	30	35	20	25	30	35
Bream												
Zooplankton	76	68	65	61	25	24	30	25	20	25	15	15
Benthic cladocerans	2	2	1		65	51	5		75	60	20	2
Chironomid larvae	21	30	33	39	10	25	64	74	5	15	64	83
Chironomid pupae	1		1				1	1			1	
Eel												
Fish		6	13	28	7	30	62	80	50	86	97	
Molluscs	5	22	41	42	1	5	7		2			
Chironomid larvae	21	19	12	6	9	8	9	3	20	10	3	1
Chironomid pupae	74	53	34	14	71	54	21	8	75	32	9	2
Gammarids					13	8	3	2	5	6	2	

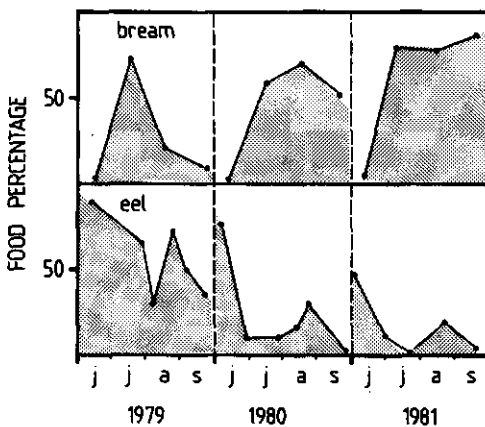


FIG. 6. Share of chironomids (stippled) based on their energy contents in the diet of the bream and eel populations. The diet is a weighted mean for both populations in the length range 15–40 cm.

response to the change in diet. The condition of eels ≤ 30 cm was significantly (ANOVA, $p < 0.01$ for 25 and 30 cm; $p < 0.05$ for 20 cm) higher in the first half of the three years (Fig. 8). Apparently the availability of fish could not compensate for the loss of chironomids. The condition of larger eels did not significantly (ANOVA, $p > 0.5$) differ in the two periods, but its condition was significantly (ANOVA, $p < 0.001$) higher than that of 30 cm eels. Larger eels can apparently handle smelt with a size of 4–7 cm in August–September easily.

The part of the bream population feeding on chironomids fluctuated in 1979–81 between 400 and 500 individuals/ha, with a corresponding biomass of 200–250 kg/ha (Table 3). These are minimum estimates, as the efficiency of the trawl is based on catches of small 0+ fish with known densities determined with a purse seine. Using this estimate of the bream biomass the daily energy requirements for maintenance metabolism can be calculated and compared with the amount available.

TABLE 2. Schoener's (1970) similarity index for the diet of bream and eel (weighted for the whole population) and for that of bream and smelt in the summer months of 1979–81.

	1979	1980	1981
Bream–eel			
June	5	4	4
July	75	24	9
August	25	21	19
September	10	16	10
Smelt–bream			
June	94	90	85
July	23	35	15
August	72	15	15
September	87	30	10

Using the average water temperature of 17–18°C in the summers of 1980 and 1981 in Winberg's (1956) basic equation the daily maintenance energy requirement for this part of the bream population would be 0.8% of its biomass, i.e. $0.16\text{--}0.2 \times 1.25$ g fresh weight chironomids $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. As the condition decreased the bream ate less per day. Otherwise it would have consumed about 50% of the total chironomid biomass daily (0.2–0.5 g fresh weight/m²); such a consumption is not realistic, because a chironomid production of 50% per day is impossible (MacKay 1977; Waters 1979; Beattie 1982; Wilda 1984).

The same calculations can also be made for the eel population that fed on chironomids with a biomass of 20–25 kg/ha (Table 2). The daily maintenance metabolism of this part of the eel population at 17–18°C would require $0.03\text{--}0.04 \times 1.25$ g fresh weight chironomids $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. This amount is 10% of the total chironomid biomass and could not apparently be collected as the condition of the eels decreased. We know that the pupae of chironomids were highly preferred to larvae by eel, and considering the chironomid biomass it would mean that almost 10% of the chironomids should be pupae to meet the requirements of the eel. The percentage of pupae was maximally 1–2% and thus not sufficient.

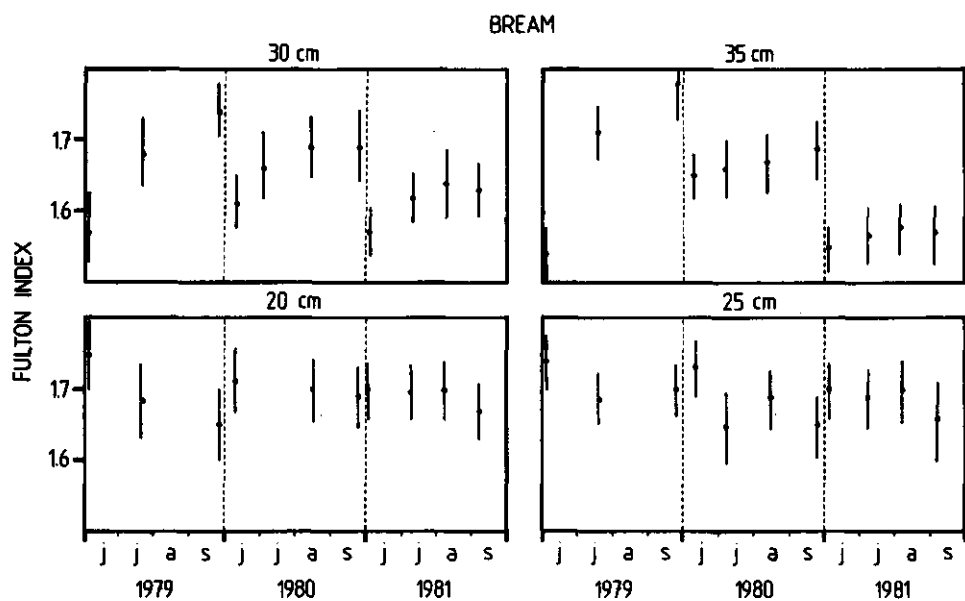


FIG. 7. Condition of four length classes of bream (with SE) in the summer months of 1979-81.

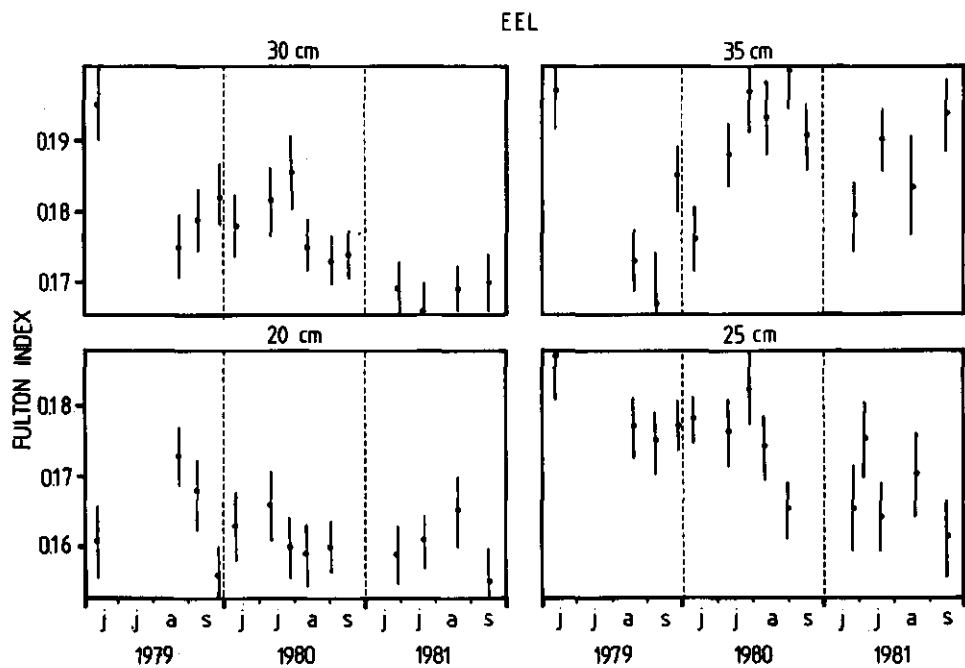


FIG. 8. Condition of four length classes of eel (with SE) in the summer months of 1979-81.

TABLE 3. Average density (individuals) and biomass (kg) per hectare (\pm SE) of five length classes of bream and eel in 1979, 1980, and 1981.

	Length class (cm)				
	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40
Bream density					
1979	31 \pm 6	243 \pm 51	212 \pm 45	148 \pm 39	25 \pm 11
1980	28 \pm 7	122 \pm 29	276 \pm 52	186 \pm 45	35 \pm 13
1981	67 \pm 20	31 \pm 8	276 \pm 55	201 \pm 49	39 \pm 14
Bream biomass					
1979	3 \pm 1	45 \pm 9	76 \pm 16	87 \pm 23	22 \pm 10
1980	3 \pm 1	24 \pm 6	97 \pm 18	106 \pm 26	30 \pm 11
1981	6 \pm 2	6 \pm 2	95 \pm 19	112 \pm 27	32 \pm 11
Eel density					
1979	158 \pm 24	346 \pm 87	298 \pm 60	149 \pm 42	40 \pm 12
1980	401 \pm 68	444 \pm 93	495 \pm 109	192 \pm 58	46 \pm 14
1981	460 \pm 87	476 \pm 138	325 \pm 78	169 \pm 54	94 \pm 30
Eel biomass					
1979	2 \pm 1	7 \pm 2	11 \pm 2	9 \pm 2	4 \pm 1
1980	4 \pm 1	8 \pm 2	18 \pm 4	11 \pm 3	4 \pm 1
1981	4 \pm 1	9 \pm 3	11 \pm 3	10 \pm 3	9 \pm 3

Discussion

Resource partitioning is a generally accepted phenomenon and usually regarded as a mechanism to realize the coexistence of different species (Hutchinson 1959; Schoener 1974; MacArthur 1972). Partition of resources is mostly determined by the utilization efficiencies or functional morphology of the coexisting species (Werner 1977, 1979; Laughlin and Werner 1980; Mittelbach 1984; Nilsson 1978; Magnan and Fitzgerald 1984). Several studies (see Schoener 1982), however, show that overlaps in diet are highly variable; in periods of plentiful resources the overlap is considerable, but in lean periods overlaps are minimal. Our study showed that overlaps were highest when resources were abundant and condition of fish was good. A deterioration of condition and low availability of food resources was accompanied by niche shifts of bream and eel and a consequently smaller diet overlap. Diamond (1978) stated that although niche shifts are the best evidence for interspecific competition, the mechanisms for this phenomenon, which may be fighting or lowering of resource levels, have never been demonstrated. He stated: "until resource levels are actually measured an essential link in the argument remains hypothetical and the 'overwhelming' evidence for competition remains circumstantial." We have made this link and have given evidence that competition occurs through lowering of resource levels.

The studies of Nilsson (1960, 1963) and Zaret and Rand (1971) were the first to show that resource partitioning in fishes is maximal in periods when food is scarce. Nilsson (1978) suggested that the mechanism of this niche shift, which he called interactive segregation, was largely determined by a change in the structure of the size distribution of the food organisms due to size selective predation. He showed that diets and availability of food organisms were different when trout, Arctic char (*Salvelinus alpinus*), and whitefish (*Coregonus* sp.) were allopatric or sympatric and he suggested that the availability of food organisms was determined by the most efficient predator. In a more or less similar way, Werner and Hall (1976, 1977, 1979) showed differences in diet for sympatric and allopatric Centrarchidae. The phenomenon of niche shift was also

found by Magnan and Fitzgerald (1982, 1984) and Post and Cucin (1984) after the introduction of a new fish species that was better adapted to exploit some food organisms than the autochthonous species and caused changes in the composition of the benthic community of food organisms. This impact of introduced or removed fish species on the structure of food organisms was also shown by Brooks and Dodson (1965), Hrbáček et al. (1961), Lynch (1979), Nilsson and Pejler (1973), de Bernardi and Giussani (1975), Drenner et al. (1982), and many others for zooplankton, whereas Ball and Haynes (1952), Hall et al. (1970), Andersson et al. (1978), Crowder and Cooper (1982), and Post and Cucin (1984) showed this for the impact on zoobenthos.

We have shown that the diet shifts of bream and eel were clearly caused by the change in availability of *D. hyalina* and larval chironomids, which in turn were related to the abundance of smelt: a high biomass of smelt reduced the availability of *D. hyalina* for mature bream and forced the latter to switch to chironomids, which were also depressed, affecting the diet of the eel. The young smelt are efficient planktivorous fish that affect the size structure of the zooplankton community easily by their size selective predation (van Densen 1985). When the density of smelt is very high, the depression of the average size of *D. hyalina* is so drastic that these food organisms can no longer be retained by the gill rakers of mature bream (Lammens 1985), which has to switch to a benthivorous diet. When feeding on benthos, the bream takes mouthfuls of bottom substratum and winnows the chironomid larvae by sieving and spitting. By this feeding behaviour, bream has access to chironomids several centimetres deep in the substratum. Eels in contrast can only forage efficiently in the top layer of the substratum and are therefore restricted to the chironomid pupae. Feeding predominantly on chironomids the large bream population decreases the availability of pupae to such an extent that eels are forced to switch to another diet. The same fish that indirectly cause this switch become a main food item for eels >25 cm. Although the density of smelt was very high in 1980 and 1981, the real availability for eels \leq 30 cm appears to be too small, probably because these smelt are too large for these eels to handle.

The condition and gonad development of the mature bream showed that *D. hyalina* could sustain the bream population unless it was depressed by smelt. The chironomid population was clearly not sufficient for this large bream stock. This situation in which the bream population is largely dependent on large zooplankton seems to be a rare situation in European inland waters, since usually, chironomids contribute the greatest part to the diet and growth of the bream population (Laskar 1948; Zadorozhnaya 1977; Prejs 1976) and cladocerans are only important for the smaller bream (Kokes and Gajdusek 1978; Laskar 1948) or only incidentally for the larger ones (Kogan 1970; Zadorozhnaya 1977). It is not clear why in these cases the larger cladocerans are not available for longer periods. Partitioning of resources is probably maximal here, and the zooplankton niche is probably always occupied by a more efficient planktivorous fish, or the production of large zooplankton is limited by other causes.

The eel population is largely dependent on chironomid pupae and to a lesser extent on fish and molluscs. The importance of these chironomids is also clear in most other studies, but isopods, trichopterans, and ephemeropterans are preferred, if available (Frost 1946; Burnet 1952; Sinha and Jones 1967; Moriarty 1979; Rasmussen and Therkildsen 1979). These organisms, however, are hardly present in the open water of Tjeukemeer and therefore not found in the stomachs. In the open water of Lake Balaton, chironomids are also the main food item for the eel (Biro 1974). Fish are seldom found in eels ≤ 30 cm, only in the larger individuals (Frost 1946; Opuszynski and Leszczynski 1967; Micheler 1967). In Tjeukemeer this only occurs when the availability of chironomids is reduced because of the recruitment of exceptionally high numbers of smelt, which become the major food for the eel.

Our study shows that interspecific competition in Tjeukemeer is mediated by reduction of the availability of the common food resources by the most efficient predators. Thus, predation here is the motor of interspecific competition. It remains, however, far from clear whether this competition leading to resource partitioning realizes the coexistence of these species. Since bream and eel are very well protected against predation (by pike-perch) because of their size and burrowing behaviour, respectively, they can reach the carrying capacity of the system and partition resources. The other species such as perch, ruff (*Gymnocephalus cernua*), roach (*Rutilus rutilus*), and white bream (*Blicca bjorkna*) occur in much lower densities (Vijverberg and van Densen 1984), mostly in the periphery of the lake, and are all vulnerable to predation because of their size and shape, and probably only find some refuge in the littoral region. The studies of Mittelbach (1981) and Werner et al. (1983) have stressed the importance of refuges for fishes. This is not only important for the distribution of the size classes within a species, as they demonstrated, but probably also for the distribution of the smaller species within a lake. Feeding conditions in the open water may, however, be too poor for the other cyprinids which prefer larger food organisms than bream (Lammens 1984).

Acknowledgments

We thank Ad Bijlard, George Hampsink, Joep Stöpetic, Huub Hermans, Gerard ter Heerdt, Jan Mol, and Frank van der Lugt, students who participated in the study. Bertus Lemsma, Koos Swart, Peter McGillivray, and Aafje Frank-Landman, team members who assisted in the field and the laboratory, and Jan Osse, Ramesh Gulati, Adees Schoon, and two anonymous reviewers for helpful suggestions to improve an earlier draft of the manuscript.

References

- ANDERSSON, G., H. BERGGREN, G. CRONBERG, AND C. GELIN. 1978. Effect of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59: 9-15.
- BALL, R. C., AND D. W. HAYNES. 1952. Effects of removal of the fish population in the fish-food organisms of a lake. *Ecology* 33: 41-48.
- BEATTIE, D. M. 1979. A modification of the Ekman-Birge bottom sampler for heavy duty. *Freshwater Biol.* 4: 181-182.
1982. Distribution and production of the larval chironomids populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 287-306.
- BIRO, P. 1974. Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. *Ann. Biol. Tihany* 41: 133-152.
- BROOKS, J. L., AND S. L. DODSON. 1965. Predation, body-size, and composition of plankton. *Science (Wash., DC)* 150: 28-35.
- BURNET, A. M. P. 1952. Studies on the biology of the New-Zealand long-finned eel *A. dieffenbachii*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 3: 32-63.
- CHAMBERS, M. R. 1977. The population of *Gammarus ugrinus* (Sexton) in the reed-beds of the Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 53: 155-164.
- CROWDER, L. B., AND W. E. COOPER. 1982. Habitat structural complexity and interaction between blue-gills and their prey. *Ecology* 63: 1802-1813.
- DE BERNARDI, R., AND G. GUSSANI. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 2906-2912.
- DE HAAN, H. 1982. Physico-chemical environment in Tjeukemeer with special reference to speciation of algal nutrients. *Hydrobiologia* 95: 205-221.
- DE NIE, H. W. 1982. A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anadonia* spp. and *Dreissena* sp.) in the food of the eel (*Anguilla anguilla*) in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 307-310.
- DE NIE, H. W., H. J. BROMLEY, AND J. VIJVERBERG. 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Plankton Res.* 2(4): 317-334.
- DIAMOND, J. R. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* 66: 322-331.
- DRENNER, R. W., F. DE NOZZELLES, AND D. KETTLE. 1982. Selective impact of filter feeding gizzard shad on the zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 27: 965-968.
- FRANK, C. 1982. Ecology, production and anaerobic metabolism of *Chironomus plumosus* L. larvae in a shallow lake. I. Ecology and production. *Arch. Hydrobiol.* 94: 460-491.
- FROST, W. E. 1946. Observations on the food of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area. *J. Anim. Ecol.* 15(1): 43-53.
- HALL, D. J., W. E. COOPER, AND E. E. WERNER. 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.* 15: 839-928.
- HRBÁČEK, J., M. DVOŘÁKOVÁ, V. KOŘÍNEK, AND L. PROCHÁZKOVÁ. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism on the whole plankton association. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 14: 192-195.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. A treatise on limnology II. Wiley, New York, NY. 1115 p.
1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145-149.
- KOGAN, A. V. 1970. Age-related and seasonal changes in the daily feeding rhythm of the Tsimlyansk Reservoir bream. *J. Ichthyol.* 10: 557-561.
- KOKES, J., AND J. GAJDUSEK. 1978. The food of *Abramis brama* in the water reservoir Motistile. *Folia Zool.* 27: 371-380.
- KOTT, P. 1953. A modified whirling apparatus for subsampling of plankton. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 4: 387-393.
- LAMMENS, E. H. R. R. 1984. A comparison in feeding of bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjorkna*). *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 886-890.
1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream, *Abramis brama*. *Environ. Biol. Fishes.* (In press)
- LASKAR, K. 1948. Die Ernährung des Brassens (*Abramis brama*) im eutrophen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 42: 1-165.
- LAUGHLIN, D. R., AND E. E. WERNER. 1980. Resource partitioning in two coexisting sunfish: pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and northern longear sunfish (*Lepomis megalotis petastus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1411-1420.
- LEENEN, J. D. 1982. Hydrology of Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 199-203.
- LYNCH, M. 1979. Predation, competition and zooplankton community structure: an experimental study. *Limnol. Oceanogr.* 24: 253-272.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York, NY. 269 p.
- MACKEY, A. P. 1977. The growth and development of larval Chironomidae (Diptera). *Oikos* 28: 270-275.

- MAGNAN, P., AND G. J. FITZGERALD. 1982. Resource partitioning between brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) and creek chub (*Semotilus atromaculatus* Mitchell) in selected oligotrophic lakes of southern Quebec. *Can. J. Zool.* 60: 1612-1617.
1984. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchell, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchell. *Can. J. Zool.* 62: 1548-1555.
- MICHELEL, G. 1967. Biologische Untersuchungen an den Aalen des Chiemssees. *Diss. Vet./Med. Fakultät München.* 107 p.
- MITTELBACH, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 62: 1370-1386.
1984. Predation and resource partitioning in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 65: 499-514.
- MORIARTY, C. 1979. Biological studies of yellow eels in Ireland. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 174: 16-21.
- NILSSON, N.-A. 1960. Seasonal fluctuations in the food segregation of trout, char and whitefish in 14 North-Swedish lakes. *Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep.* 41: 185-205.
1963. Interaction between trout and char in Scandinavia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92: 276-285.
1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish, p. 303-325. *In* S. D. Gerking [ed.] *Ecology of freshwater fish production.* Halsted Press, John Wiley & Sons, New York and Toronto.
- NILSSON, N.-A., AND B. PEJLER. 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in north Swedish lakes. *Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep.* 53: 51-74.
- OPUSZYNSKI, K., AND L. LESZCZYNSKI. 1967. The food of young eels (*Anguilla anguilla* L.) from several lakes and a river in northern Poland. *Ekol. Pol.* A 15: 410-424.
- POST, J. R., AND D. CUCIN. 1984. Changes in the benthic community of a small precambrian lake following the introduction of yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1496-1501.
- PNEJS, A. 1976. Fishes and their feeding habits. *In* E. Pieczynska [ed.] *Problems of littoral lake ecology.* Warsaw. 238 p.
- RASMUSSEN, G., AND B. THERKILDSEN. 1979. Food, growth and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 174: 32-40.
- RICKER, W. E. 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 409-434.
1975. Computation and interaction of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 382 p.
- SCHOENER, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science (Wash., DC)* 185: 27-39.
1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595.
- SINHA, V. R. P., AND J. W. JONES. 1967. On the food of the freshwater eels and their feeding relationship with the salmonids. *J. Zool. (Lond.)* 153: 119-137.
- VAN DENSEN, W. L. T. 1985. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *J. Appl. Ichthyol.* (In press)
- VAN DENSEN, W. L. T., AND J. VIJVERBERG. 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and vulnerability of pike-perch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321-336.
- VIJVERBERG, J., AND TH. H. FRANK. 1976. The chemical composition and the energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. *Freshwater Biol.* 6: 333-345.
- VIJVERBERG, J., AND W. L. T. VAN DENSEN. 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer. *Verh. Inst. Ver. Limnol.* 22: 891-896.
- WATERS, T. F. 1979. Influence of benthos life history upon the estimation of secondary production. *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1425-1430.
- WERNER, E. E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *Am. Nat.* 111: 553-578.
1979. Niche partitioning by food size in fish communities, p. 311-322. *In* H. Clepper [ed.] *Predator-prey systems in fisheries management.* Sport Fishing Institute, Washington, DC.
- WERNER, E. E., J. F. GILLIAM, D. J. HALL, AND G. G. MITTELBACH. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- WERNER, E. E., AND D. J. HALL. 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science (Wash., DC)* 191: 404-406.
1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 58: 869-876.
1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* 60: 256-264.
- WILDA, T. J. 1984. The production of genera chironomidae (Diptera) in Lake Norman, a North Carolina Reservoir. *Hydrobiologia* 108: 145-152.
- WINBERG, G. G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Board Transl. Ser.* 194: 1-202.
- WINBERG, G. G. [ED.], AND COLLABORATORS. 1971. Symbols, units and conversion factors in the studies of freshwater productivity. I.B.P. Central Office, London. 23 p.
- ZADOROZHNYAYA, YE. A. 1977. The feeding of bream, *Abramis brama*, in reservoirs and small rivers (as exemplified by Mozhaysk reservoir). *J. Ichthyol.* 5: 751-759.
- ZARET, T. M., AND A. S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-342.

Er zijn discrepanties tussen de schattingen van de beschikbare hoeveelheid biomassa aan voedsel en realistische schattingen van de consumptie door de aal- en brasempopulatie (Huisman, pers. meded.). Daarom is deze notitie toegevoegd.

Peters (1983) rekent de bevindingen van Winberg bij cypriniden om in SI-eenheden en definieert deze als "standard metabolic rate" (dit kan hoger zijn dan het basaal metabolisme, omdat het bijvoorbeeld onmogelijk is om zulke metingen aan niet bewegende vissen te doen). Ik neem aan dat deze "standard metabolic rate" vergelijkbaar is met het "catabolism of starving eels" van Rasmussen & Therkildsen (1979) en dat beide als volgt bruikbaar zijn als benadering van de minimumconsumptie in het Tjeukemeer. Aldus voor aal:

$$R = 0,0358 \exp(0,0843 \cdot T) \times W^{0,76} = 2,08 \text{ mg O}_2/(\text{uur} \times \text{vis})$$

T = temperatuur (17,5 °C); W = gewicht aal in grammen (30 g);

R = O₂ consumptie in mg per uur per W gram aal; 1 mg O₂ = ca. 3,2 mg fr. wt. (prooien), omgerekend per dag in mg fr wt. is dit 160 mg per 30 g aal, dus 0,53% van W.

Bij een netto energie retentie van 80% en er van uitgaande dat een aal zeker 2 x dit niveau nodig heeft, wordt de minimale consumptie: $0,53 \times 2/0,8 = 1,3\%$. In hoofdstuk VII (blz. 86) is uitgegaan van 1,5% en een netto energie retentie van 80%, dus feitelijk 1,88%. In hoofdstuk IV (blz. 40) is de minimumschatting gebaseerd op 0,8%. In de discussie wordt deze lage waarde gerelativeerd en heb ik aangegeven dat groeiende aal zeker een 3 tot 5 maal hogere consumptie zal hebben.

Voor brasem: $E = 0,47 W^{0,8} = 0,27 \text{ J/s}$ (Peters, 1983)

E = energiebehoefte in Watt bij 20 °C; W = gewicht in kg;

$\times 0,8$ (correctie naar 17,5 °C) $\times 3,6 \times 24$ (naar kJ per dag) = 18,7 kJ/dag per vis van 500 g.

1 kJ = ca. 0,24 g fr.wt. Het gewichtsverlies van hongerende brasem bedraagt dan 4.49 g per dag. Dit is 0,9 % van het lichaamsgewicht. Evenals bij aal wordt rekening gehouden met een netto energie retentie van 80% en gaan we uit van minimaal 2 x deze "standard metabolic rate" dus: $2 \times 0,9/0,8 = 2.25\%$ (i.e. ruim 2 keer hoger dan de minimumschatting in hoofdstuk VII). Dan wordt een realistischer minimum schatting voor de brasemconsumptie: 0,5 g chironomiden per m². Deze hoeveelheid is gelijk aan de geschatte biomassa gedurende de zomermaanden van 1980 en 1981 (fig. 3, blz 84). Dit is onvoldoende om, zelfs voor brasems die in gewicht afnemen, tot voedsel te dienen.

Er zijn drie foutenbronnen die exacte schattingen bemoeilijken:

1. De interpolaties bij de interpretatie van bodemonsters en maaginhouden als maat voor de voedselbeschikbaarheid resp. de voedselconsumptie van de vis over een langere periode
2. De schatting van de hoeveelheid vis
3. De schatting van de hoeveelheid bodemvoedsel

Uit het aalonderzoek komen aanwijzingen voor een nogal grillig verloop in de tijd van de voedselsamenstelling in de maag (tabel 6, blz 36; Fig. 5, blz. 40). Hierdoor wordt een betrouwbare schatting (door interpolatie) van de totale voedselconsumptie over het hele groeiseizoen bemoeilijkt. De aanwezigheid van chironomidenpoppen in aalmagen is bijvoorbeeld niet te verklaren uit het sporadische voorkomen in bodemonsters (zie blz. 40). De bemonsterde vaste punten in het Tjeukemeer zijn waarschijnlijk wel geschikt voor het meten van trends in de tijd, maar minder betrouwbaar als schattingen van de voedselsituatie in het hele meer.

Ad 2 en 3: Bij een bemonstering met de trawl wordt een oppervlakte van $15 \times 10^3 \text{ m}^2$ bestreken. De biomassaschattingen voor vis zijn waarschijnlijk minimaal omdat het efficiënt bevist oppervlak is bepaald aan 0+ vis. De 20 chironomidenbemonsteringen per datum beslaan gezamenlijk $0,5 \text{ m}^2$. De bepaling van de beschikbaarheid van chironomiden over het hele meer ($21 \times 10^6 \text{ m}^2$) is dus het minst betrouwbaar.

Bij de schatting van de hoeveelheid biomassa in de bodem van het meer, op één punt, is een factor 2 verschil tussen de laagste en de hoogste waarde van een 95% betrouwbaarheidsinterval heel gewoon. Bij lage dichtheden, zoals in het Tjeukemeer, neemt de nauwkeurigheid af; dit blijkt uit bijv. het werk aan Stictochironomus sticticus in de Maarsseveense Plas (ten Winkel, 1987). Daar is een factor 4 verschil tussen het maximum en het minimum van een 95% betrouwbaarheidsinterval geen uitzondering bij drooggewichtsschattingen van ca. 100 mg per m^2 . De schatting van de beschikbaarheid aan chironomiden voor het hele meer kan dus binnen ruime marges vallen.

Maar er zijn geen aanwijzingen dat de voedselsituatie voor bodemfoerageerders veel gunstiger is dan in hoofdstuk VII aangegeven. Het is onwaarschijnlijk dat belangrijke alternatieve voedselbronnen door het onderzoek volledig genegeerd zijn. Het gebruik van realistische schattingen voor de consumptie door vis is een voorwaarde voor verantwoord ecologisch onderzoek. Deze nadere beschouwing bevestigt in versterkte mate de conclusies: de voedselsituatie voor brasem en aal in het Tjeukemeer is slecht, de predatiedruk van brasem op het bestand aan chironomiden is enorm groot. Overigens verdient de populatiedynamica van benthische organismen meer aandacht (hoofdstuk IX).

Verwijzingen:

PETERS, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press. 329 p.

RASMUSSEN, G. & THERKILDSEN, B. 1979. Food, growth, and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 174:32-40

WINKEL, E.H. TEN, 1987. Chironomid larvae and their foodweb relations in the littoral zone of lake Maarsseveen. Proefschrift Univ. v. Amsterdam 145 p.

Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands

H.W. de Nie, H.J. Bromley and J. Vijverberg

Limnological Institute, Tjeukemeer Laboratory, Oosterzee, The Netherlands

(Received January 1980; accepted July 1980)

Abstract. The vertical and horizontal distribution of Copepoda and Cladocera in Tjeukemeer were studied. Indices of dispersion are discussed, the sample variance of log-transformed data proved to be an appropriate way to quantify patchiness. Indices of dispersion were calculated to express species specific differences. Only during short periods of the year the population densities appeared to be influenced by canals and pumping stations that bring water to the lake. Dispersion values were influenced by windspeed, inhomogenities in the chlorophyll-a concentrations and by the population densities of the populations studied. Sample variances are relatively low, compared with those of other lakes.

1. Introduction

This paper presents part of a study on the production of copepods and cladocerans in Tjeukemeer, a shallow polder reservoir in the north of the Netherlands. Earlier papers have dealt with the chemical composition and energy contents of copepods and cladocerans (Vijverberg & Frank, 1976), with the effect of algal food on the population dynamics of *Daphnia hyalina* (Vijverberg, 1976), and with the seasonal variation in population structure and abundance of copepods (Vijverberg, 1977). The work was carried out within the framework of an I.B.P.-project (Beattie *et al.*, 1972; Golterman, 1974 a,b).

Bromley (1970) studied the zooplankton of the Tjeukemeer during 1968. She calculated the variation in densities between the ten fixed stations in the lake. The other two authors re-examined her results and continued her study looking closely at the dispersion, especially in relation to water inflow and outflow.

2. Study area

Tjeukemeer is situated in the north of the Netherlands (Friesland) at 5° 40' E and latitude 52° 50' N at an altitude of 1m below sealevel. A small part of the lake is almost totally separated from the main waterbody by a road (see Fig. 2).

It is a shallow (mean depth = 1.5m), eutrophic freshwater lake with a surface area of 21.47 km² and it is much exposed to the wind. The water is very turbid. The depth at which 50% of the surface light is absorbed is generally between 0.08 and 0.20m. The littoral zone is poorly developed; the index of shoreline development (D_s) is 1.25 (Hutchinson, 1957 p.166).

The lake functions as a reservoir for the surrounding polders and is one of nineteen lakes, interconnected by canals, which form the Frisian Lakes System (Fig. 1). During late autumn, winter and early spring, the excess in the polder is pumped into the canals. Polderwater is also pumped directly into the lakes. The polderwater flows from the lakes through the canals which ultimately drain into the Wadden-Sea, or it is pumped into the IJsselmeer. During late spring,

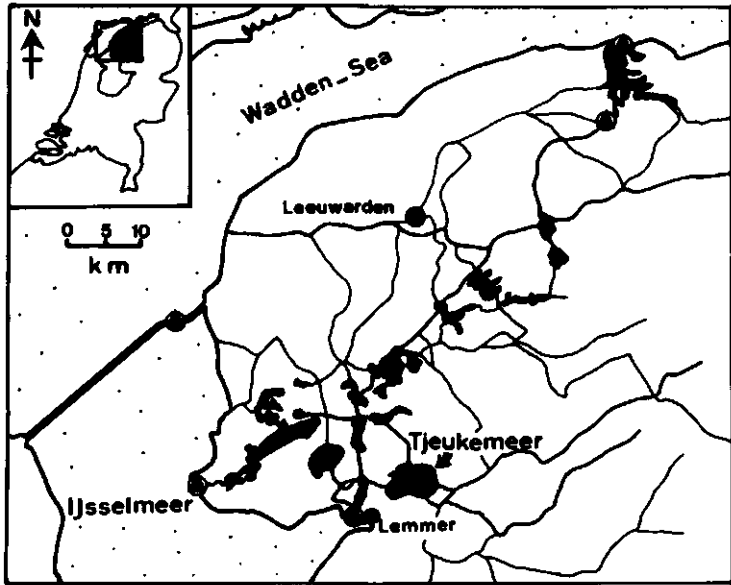


Fig. 1 The Frisian Lakes System, showing the position of the major lakes and main pumping stations and sluices (●).

summer and early autumn the lakes receive water from the IJsselmeer, which flows via sluices near Lemmer into the Lakes System. It is used for irrigating the surrounding polders. The Tjeukemeer receives IJsselmeerwater via the Follega Sloot, while most polderwater enters via the Broere Sloot and the Pier-Christiaan Sloot (Fig. 2). The replacement time of the water in the lake is 3-6 months.

From a physical, chemical and algological point of view these two types of water are very different from each other (De Haan, 1975; Beattie, 1978). Polderwater (sampled in Broere Sloot and Pier-Christiaan Sloot) is characterised by a high content of humic compounds, a high nutrient content, and a pH below 7.0. IJsselmeerwater (sampled in the Follega Sloot), although eutrophic, contains fewer nutrients, has a low humus concentration, a high chloride content (c. 250 mg/l) and a pH usually between 8.0 and 9.0. The brown-coloured humic compounds reduce the light penetration in the polderwater. This, and the low pH are instrumental to a low algal biomass and a low primary production in polderwater. There are also distinct differences between the copepod and cladoceran densities and the species composition of the two water types (Vijverberg, unpubl.). Zooplankton densities in polderwater are nearly an order of magnitude lower than in Tjeukemeer, while IJsselmeerwater contains somewhat less zooplankton (c. 30 %) than Tjeukemeer but is in the same order of magnitude. Some species present in the polder water were not encountered in IJsselmeerwater

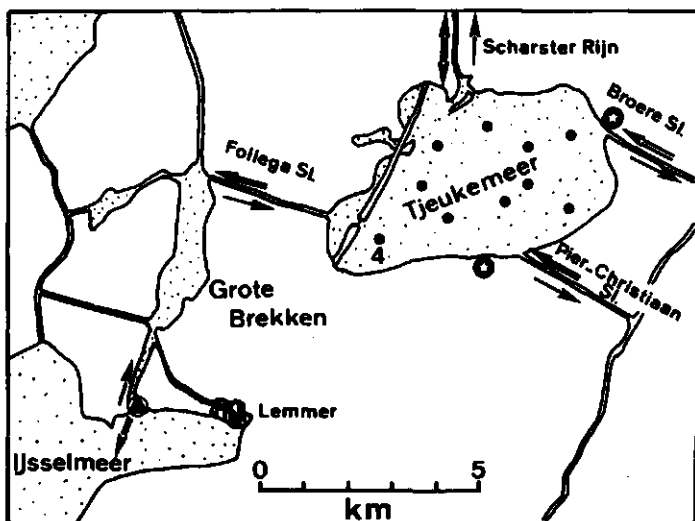


Fig. 2 The Tjeukemeer, showing routine sampling stations (•), the main pumping station and sluice (⊙), the small pumping stations (⊚), and the direction of water flow during late autumn, winter and early spring (⇒) and late spring, summer and early autumn (→).

or Tjeukemeer.

3. Material and Methods

3.1. Sampling

Generally sampling units were taken with a Friedinger-sampler, a trap-type volume sampler of 5 litres. The cylinder has a column height of 60 cm, an inner diameter of 10 cm, and is made out of perspex. Pooled sampling units, were subsampled with the whirling apparatus of Kott (1953), and usually a 1/10 or 2/10 sub-sample was counted under the microscope.

Sampling units of water were taken at ten fixed stations in the lake (Fig 2) between 10.00 and 15.00 hrs at weekly intervals. The sampling stations are representative for the open water zone. At each station two sampling units were taken near the surface, at the same depth. The sampling units were concentrated by filtration through a 120 μm filter and preserved in 4-5% formalin. All twenty sampling units collected on each date during 1968 were counted separately (Bromley, 1970). During 1971, at each of the ten stations two sampling units were collected at two different depths, one near the surface and one near the bottom. On each sampling date, the 10 sampling units collected near the surface were pooled (= surface sample of the lake) and the 10 sampling units collected near the bottom were pooled (= bottom sample of the lake).

During 1973 a more specific sampling programme was carried out to supplement these observations. On 9 May, at a time when IJsselmeerwater came in via the Follega Slood, but while much polderwater was still present in the lake itself,

alternatively one and two sampling units for zooplankton and one sampling unit for chemical analysis were collected along an east-west transect through the lake (Fig. 3a). On 26 October, during a period when polderwater was being pumped into the lake but much IJsselmeerwater was still present, we sampled along a north-south and an east-west transect (Fig. 3b). On 23 August we sampled along square grids of three different dimensions (Table I) in order to describe the distribution patterns in more detail. The grids were located near station 4, an area which is usually less exposed to the wind (see Fig. 2). The water turbulence caused by the sampler itself was kept to a minimum by sampling with a transparent perspex tube which was closed from above with a rubber stop, instead of the much heavier Friedinger closing sampler. The tube sampler had a volume of 1 litre, a diameter of 4 cm and a column height of 80 cm. A small rowing boat was used for collecting the sampling units. Water turbulence was avoided as much as possible by careful rowing. The grid sampling was carried out during calm weather (wind speed $\leq 3 \text{ m sec}^{-1}$). Separate sampling units were taken for chemical analysis in the laboratory along with the zooplankton samples. Chlorophyll-a, brown colour and chloride concentration were also measured (Golterman, 1971). The brown colour-intensity is proportional to the concentration of the humic compounds. It was measured photometrically at 250 nm after filtration through a $0.6 \mu\text{m}$ filter. (De Haan, 1972).

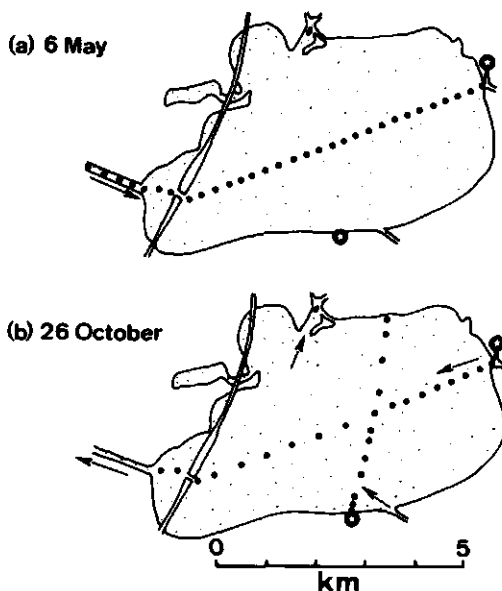


Fig. 3 Gradient sampling in Tjeukemeer (1973), showing the position of the sampling points on the transects: (a) 6 May, (b) 26 October. Arrows indicate the direction of water flow; ● = small pumping station.

Table 1. The dimensions of the three sampling grids.

grid no.	surface area (m ²)	length of the square side	minimum distance between sampling points (m)
1	4.5	2.1	0.71
2	365	19	6.4
3	31200	177	59

3.2. Quantifying patchiness

There are numerous indices of dispersion. We examined the coefficients most commonly used for studying the distribution of zooplankton. They are based on estimates of mean density (\bar{x}) and variance (s^2). In this paper we considered the following: χ^2 -test (s^2/\bar{x} ratio) for agreement with a Poisson series, the mean crowding (x^*), defined as the mean number per individual of other individuals in the same sampling unit (Lloyd, 1967) and its ratio to mean (x^*/\bar{x}), named the index of patchiness (L). For the series of samples in 1968 the regression of mean crowding on mean density is considered (Iwao & Kuno, 1971). For a wide variety of situations, including various discrete and continuous distribution models, x^* and \bar{x} are linearly related, in which case the regression coefficient gives special information about the distribution patterns.

The 20 sampling units from the series of samples in 1968 either could be considered as two sets of 10 sampling units, or as one set of 20. In both cases we have samples from a (statistical) population with the same expectations of mean and variance. Since the variance between sampling units at one station was insignificant, compared with the variance between stations, we considered the sample as one set of 20 sampling units.

Two methods of estimating the parameter σ_0^2 , the variance of the lognormal distribution, from the series of sampling units in 1968 are used: the maximum likelihood method, using log-transformed data, and estimation by moments, using \bar{x} and s^2 . According to Cassie (1962) this parameter σ_0^2 is a stable measure of overdispersion.

4. Results

Thirteen species of Copepoda and Cladocera were encountered. Four cyclopoid copepods: *Acanthocyclops robustus* (Sars), *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Diacyclops bicuspidatus* (Claus) and *Cyclops vicinus vicinus* (Uljanin). The calanoid copepod *Eurytemora affinis* (Poppe) and eight species of Cladocera: *Bosmina coregoni* Baird, *Bosmina longirostris* (Müller), *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Chydorus sphaericus* (Müller), *Daphnia cucullata* Sars, *Daphnia hyalina* Leydig, *Diaphanosoma brachyurum* Lieven and *Leptodora kindtii* (Focke). Sometimes the cyclopoid copepods and the two *Daphnia* species were each grouped together.

4.1. Vertical distribution

Differences in densities between bottom and surface samples taken in day-time on different sampling dates were calculated and tested with the signed rank test (Table II). *Mesocyclops leuckarti* showed significantly higher densities in the bottom samples, but the differences with the surface samples were rather small. Nearly significant differences between bottom and surface densities are found for the cladocerans *Leptodora kindtii* and *Bosmina coregoni*. In both cases more animals were found near the bottom. These three species are known to migrate to deeper layers during day-time (Worthington, 1931; Costa & Cummins, 1969). However, the same is also reported for most of the other species present in Tjeukemeer (Hutchinson, 1967). The absence of a distinct vertical distribution pattern is undoubtedly due to the shallowness and exposure to wind of Tjeukemeer.

4.2. Horizontal distribution

4.2.1. The effect of water movement

To evaluate the possible influence of water flows on the horizontal distribution, a principal component analysis was carried out on the sampling results in 1968 (Cassie, 1967; Cassie & Michael 1968; Hughes *et al.*, 1972; Miracle, 1974) to detect gradient patterns. This analysis showed the migration of *Eurytemora affinis* from the Follega Sloot during spring (Fig.4a) and the dilution effect of the inflowing polderwater on the whole zooplankton community in autumn (Fig.4b). By means of PC-analysis we could not find wind-induced distribution patterns, as have been found by George & Edwards (1976) in Eglwys Nynydd Lake (Wales).

The results of the transect sampling in spring 1973 are shown in Table III and Fig.5a. We divided the transect in three parts according to the measured concentration of chloride and brown colour, the transect west of the bridge, the transect

Table II. Vertical distribution of cladocerans and copepods in Tjeukemeer in day-time. Mean population densities in the bottom samples expressed as a percentage of the mean densities in both surface and bottom samples. Number of samples in parenthesis. P is the probability the null hypothesis is true for a signed rank test on the null hypothesis that there is no difference between densities in bottom and surface samples. (Not significant $P > 0.05$).

Species	%	P
<i>Bosmina coregoni</i>	53 (35)	< 0.083 (N.S.)
<i>Bosmina longirostris</i>	56 (33)	< 0.41 (N.S.)
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	51 (28)	< 0.14 (N.S.)
<i>Chydorus sphaericus</i>	49 (30)	< 0.56 (N.S.)
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	48 (12)	< 0.65 (N.S.)
<i>Daphnia cucullata</i>	49 (21)	< 0.56 (N.S.)
<i>Daphnia hyalina</i>	56 (41)	< 0.19 (N.S.)
<i>Leptodora kindtii</i>	64 (18)	< 0.085 (N.S.)
<i>Acanthocyclops robustus</i>	52 (44)	< 0.36 (N.S.)
<i>Cyclops v. vicinus</i>	50 (31)	< 0.50 (N.S.)
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	57 (37)	< 0.031 *
<i>Eurytemora affinis</i>	48 (40)	< 0.63 (N.S.)

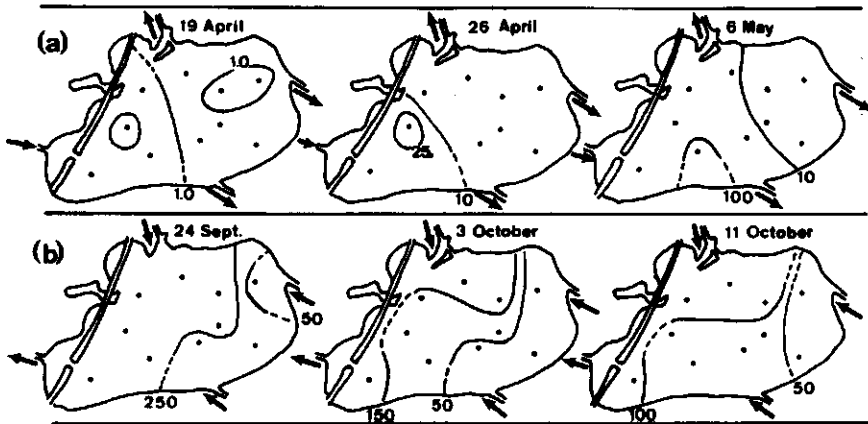


Fig. 4 Gradients in population densities (in indiv./l) during 1968, showing: (a) immigration of *Eurytemora affinis* from the Follega Sloot during spring, (b) decreasing densities of the whole crustacean zooplankton community in the eastern part of the lake. Arrows indicate direction of water flow. Probable boundary lines drawn between areas with different densities.

east of the bridge (a small part of the lake and the Follega Sloot) and a small transitional zone between these two. The difference between the mean zooplankton densities of the two main trajectories, the west- and east transects, were significant for each species (taxonomic group). The test on differences of the means was carried out on $\log(x+1)$ transformed data, for each species separately as well as multivariately. Among sampling units on each transect there is a considerable amount of variation. All species densities differ significantly from the random distribution.

The transect sampling units taken in autumn 1973, showed very low cladoceran densities. Only the cyclopoid copepod densities were high enough for statistical treatment. The inflowing polderwater is rich in humic compounds and poor in chloride content (Fig.5b). There is a high correlation ($r=0.98$) between the chlor-

Table III. Gradient sampling in Tjeukemeer (9 May, 1973). Mean population densities \pm S.D. in numbers per litre of samples from the west and east transect. P is the probability, the null hypothesis is true, for a t-test (log-transformed data) on the null hypothesis that there is no difference between densities of the west and east transect. n is the number of sampling units per transect.

species	mean \pm S.D. (n/l)		P
	west transect n = 10	east transect n = 33	
<i>Bosmina longirostris</i>	185.0 \pm 43.9	151.3 \pm 41.0	< 0.05
<i>Chydorus sphaericus</i>	17.7 \pm 7.9	37.8 \pm 13.8	< 0.01
<i>Daphnia hyalina</i>	3.3 \pm 2.1	9.1 \pm 3.7	< 0.01
cyclopoid copepods	39.4 \pm 21.1	55.4 \pm 19.7	< 0.01
<i>Eurytemora affinis</i>	111.3 \pm 26.5	22.2 \pm 7.4	< 0.01

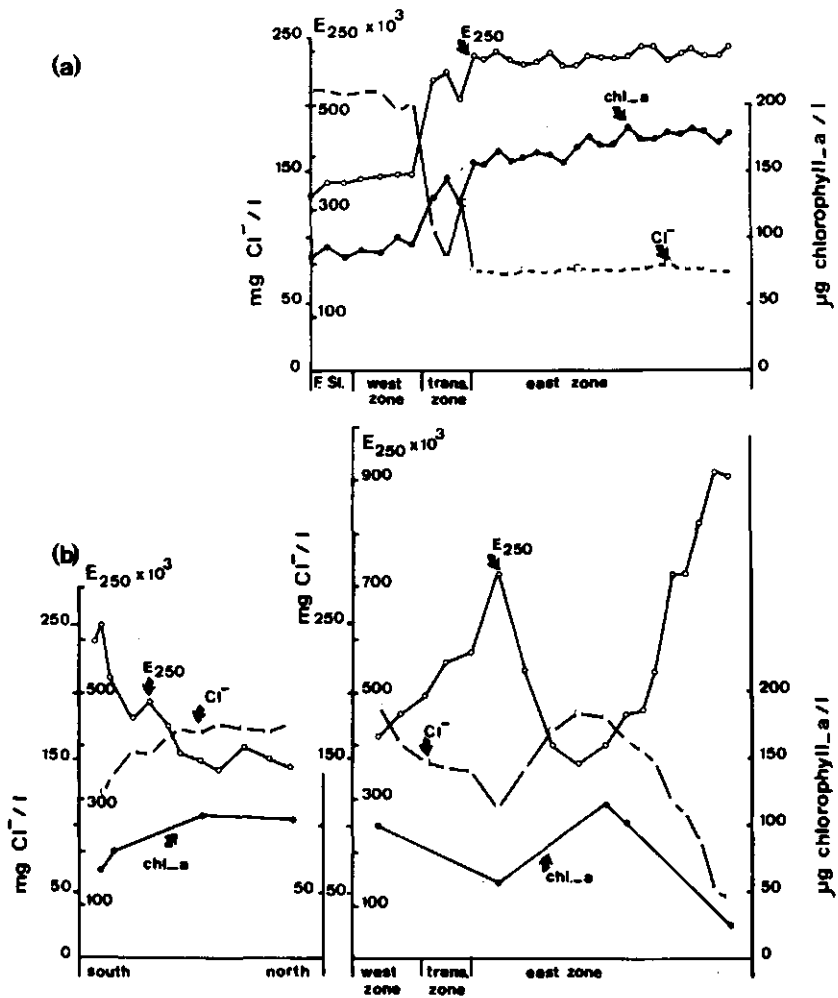


Fig. 5 Gradient sampling in Tjeukemeer (1973). Concentrations of chloride in mg/l (\square), brown colour measured as E_{250} (o) and chlorophyll-a in $\mu\text{g/l}$ (\bullet) in sampling units from stations on the transects are shown: (a) 9 May, (b) 26 October.

ide and chlorophyll-a concentration in the sampling units (Fig.6). The correlation between the number of cyclopoid copepods per litre and chloride is lower ($r=0.71$) but significant ($P < 0.01$). The influence of polderwater on the chlorophyll concentration is evidently a dilution process. This also explains the low copepod densities at low chloride concentrations.

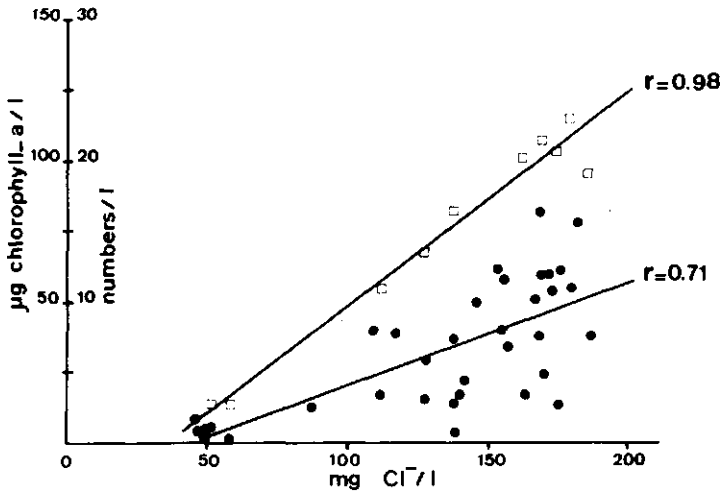


Fig. 6 Gradient sampling in Tjeukemeer (26 October, 1973), showing a decrease in chlorophyll-a concentrations (□) and copepod densities (•) at decreasing chloride concentrations.

4.2.2. Patterns of overdispersion.

Many terms are used to describe non-random distribution of animals. Some terms, like swarming and crowding suggest an activity of the animals; terms as overdispersion, contagion, aggregation pattern and patchiness more or less suggest a given situation. It was our purpose to get an insight into the processes leading to patchiness on the basis of a statistical description of the situation of overdispersion. Overdispersion is defined as the variance to mean ratio (s^2/\bar{x}) that is significantly larger than 1. The ratio of the random or Poisson distribution is 1.

For a single sampling date we calculated x^* , the "mean crowding" and L , the index of patchiness (see Lloyd, 1967):

$$x^* = \bar{x} + s^2/\bar{x} - 1 \quad (1)$$

$$L = x^*/\bar{x} \quad (2)$$

where \bar{x} is the arithmetic mean of numbers per litre and s^2 is the sample variance. The index equals 1, if the zooplankton is randomly distributed. Arithmetic means of L are given in Table IV for 7 species or taxonomic groups based on 7 to 30 samples (each sample is one set of 20 sampling units) in 1968. L is a stable measure which is weakly influenced by the mean density of the population. For most species there is a significant influence of windspeed. Windspeed causes 7% (*Daphnia*) to 32% (*B. coregoni*) of the variation in L .

The series of samples in 1968 were used to test the relation:

$$x^*_t = a + bx_t$$

where t is the index of the date, 'a' is the intercept coefficient and 'b' is the regression coefficient. According to Iwao & Kuno (1971) we may consider the whole population in the lake as an assemblage of basic components. We call these theoretical basic components, microaggregations within the scale of the sampling unit

(5 litre). When the mean density (\bar{x}) becomes infinitesimally small, an individual if sampled, would be expected to live with 'a' other animals in the sampling unit volume. The slope 'b' reflects the manner in which the microaggregations are distributed in the lake. The slope 'b' is the index of patchiness of the microaggregations. The denominator of the index is the mean number of microaggregations. Population increase (or decrease) is considered as an increase (or a decrease) of the number of microaggregations. Therefore the coefficients 'a' and 'b' are supposed to remain constant during the presence of the population of a certain species in the lake. It is a special case when 'a' = 0, then there are no microaggregations (the "microaggregation" consists of 1 individual). If 'a' = 0 and 'b' > 1 there is overdispersion while there are no aggregations within the sampling unit. This is often the case for zooplankton. According to Iwao & Kuno this is the result of inhomogenities in the habitat conditions. If 'a' > 0 and 'b' = 1, the animals are distributed in the form of microaggregations which are distributed at random.

Our results are shown in Table IV. Three types of distribution patterns can be distinguished. *Bosmina longirostris* and *Bosmina coregoni* with 'b' < 1.15 and 'a' > 29. *Daphnia* spp., *Ceriodaphnia pulchella* and *Eurytemora affinis* have 'b' > 1.25 and $-1.48 < 'a' < 4.80$ *Chydorus sphaericus* and the cyclopoid copepods have low values for 'b' like the *Bosmina* spp. but lower values for 'a'. If the implications of the theory of Iwao & Kuno are correct, *Bosmina coregoni* and *Bosmina longirostris* form micro-aggregations. The overdispersion of the other species is mainly due to an inhomogenous habitat.

The indices s^2/\bar{x} and L, and the coefficients 'a' and 'b' express the deviation from the Poisson distribution. The measure of overdispersion can also be based on other distribution models: either the Poisson-lognormal (or discrete lognormal) or the lognormal distribution. Cassie (1962) has shown that the Poisson-lognormal distribution model accounts satisfactorily for environmentally induced overdispersion of zooplankton. When densities are higher than c. 25 indiv/sampling unit, the distribution will approximate the lognormal distribution. In this case the natural logarithm of random variates are normally distributed with

Table IV. Mean indices of patchiness (L); correlation coefficients of wind speed on patchiness (L) and mean population density (\bar{x}) on patchiness. Coefficients of the regression equation $x_i^* = a + b\bar{x}_i$; N is the number of samples (sampling dates).

+ in column under "a": a differs significantly from 0 (P < 0.05), + in column under "b": b differs significantly from 1 (P < 0.05); x in column under correlation coefficients: coefficient differs significantly from 0 (P < 0.05).

species	mean patchiness L	correlation coefficients		coefficients		
		wind speed on patchiness	mean density on patchiness	a	b	N
<i>Bosmina coregoni</i>	1.30	-0.56 ^x	-0.052	34.9	1.14 ⁺	30
<i>Bosmina longirostris</i>	1.50	-0.41 ^x	-0.19	29.7 ⁺	1.09 ⁺	30
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	1.46	-0.32	-0.40 ^x	4.80	1.26 ⁺	16
<i>Chydorus sphaericus</i>	1.83	-0.38	-0.22	8.04	1.08 ⁺	30
<i>Daphnia</i> spp.	1.91	-0.26 ^x	-0.22	3.36	1.48 ⁺	28
Cyclopoid copepods	1.23	-0.34 ^x	-0.092	6.90	1.16 ⁺	30
<i>Eurytemora affinis</i>	2.38	-0.57	-0.31	- 1.48	2.16 ⁺	7

parameters θ and σ_θ^2 here

θ = mean of transformed variates

σ_θ^2 = variance of transformed variates

The original mean μ can be expressed in these parameters:

$$\mu = \exp(\theta + \frac{1}{2}\sigma_\theta^2)$$

the original variance σ^2 :

$$\sigma^2 = \mu^2 (\exp \sigma_\theta^2 - 1) \quad (3)$$

A possible estimator for σ_θ^2 is s_y^2 , the sample variance of y , where

$$y_i = \ln(x_i + 1) \quad (4)$$

in which x_i is the number per litre in the i^{th} sampling unit.

According to Cassie (1962) this estimator is independent of the mean density \bar{x} and therefore a stable measure of overdispersion. It is regarded as a function of the variability of the environment and the ability of a species to react to this variability. It can be used for the computation of confidence limits of estimates of means.

A second estimator for σ_θ^2 is the moment estimator s_m^2 . Substitution of \bar{x} and s^2 for μ and σ^2 respectively, in (3) gives:

$$s^2 = \bar{x}^2 (\exp s_m^2 - 1)$$

$$s_m^2 = \ln(s^2/\bar{x}^2 + 1)$$

and when (1) and (2) are substituted in this we get:

$$s_m^2 = \ln(L + 1/\bar{x})$$

For high densities the index of patchiness is directly related to the moment estimator s_m^2 of σ_θ^2 .

$$s_m^2 = \ln L$$

In Table V $\ln \bar{L}$ and the estimates \bar{s}_m^2 and \bar{s}_y^2 , arithmetic means of s_m^2 and s_y^2 from samples in 1968, are compared. *C. sphaericus* shows the lowest values, *E. affinis* the highest ones. Only the \bar{s}_y^2 of *Daphnia* spp. differs in rank order from the \bar{s}_m^2 and $\ln \bar{L}$. This genus attains relatively low densities in the lake. There are significant differences in the mean values of s_y^2 between species (Kruskal & Wallis test; $P < 0.05$). In conclusion: the sample variance of $\ln(x + 1)$ - transformed data (s_y^2) gives, except for *Daphnia*, the same results as indices derived from untransformed data. Overdispersion can be described by means of the lognormal distribution model. The degree of overdispersion of a certain species can be expressed in the estimate \bar{s}_y^2 , which also can be used to calculate confidence limits.

Results of the grid sampling are shown in Fig. 7. The dimensions of the grids are given in Table I. The *Bosmina* spp. show the greatest contrasts in densities. For *Bosmina coregoni* the highest density is 3.8 times the mean density per grid, for *B. longirostris* this factor is 7.7. The maximum size of these patches is in the order of magnitude of a few hundred meters. *Chydorus sphaericus* and the

Table V. The logarithme of mean patchiness (in \bar{L}); mean estimates of: estimate by moments (\bar{s}_m^2) and sample variance of in $(x+1)$ -transformed data (\bar{s}_y^2). N is the number of samples.

species	$\ln \bar{L}$	\bar{s}_m^2	\bar{s}_y^2	N
<i>Bosmina coregoni</i>	0.259	0.260	0.238	30
<i>Bosmina longirostris</i>	0.405	0.358	0.339	30
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	0.375	0.316	0.358	16
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.168	0.192	0.192	30
<i>Daphnia</i> spp.	0.647	0.539	0.250	28
cyclopoid copepods	0.205	0.201	0.224	30
<i>Eurytemora affinis</i>	0.865	0.852	0.416	7

cyclopoid copepods (mainly *Acanthocyclops robustus*) show a gradual reduction in density from east to west. The size of these patches is more difficult to define. In the largest grids the maximum densities differ from the mean density per grid by a factor 1.5 to 2.1. In the smallest grid for all species these factors vary between 1.2 and 2.0.

The indices of patchiness (L) for each grid are given in Table VI. The variation between sampling units within a distance of 1 m (comparable with the variation at

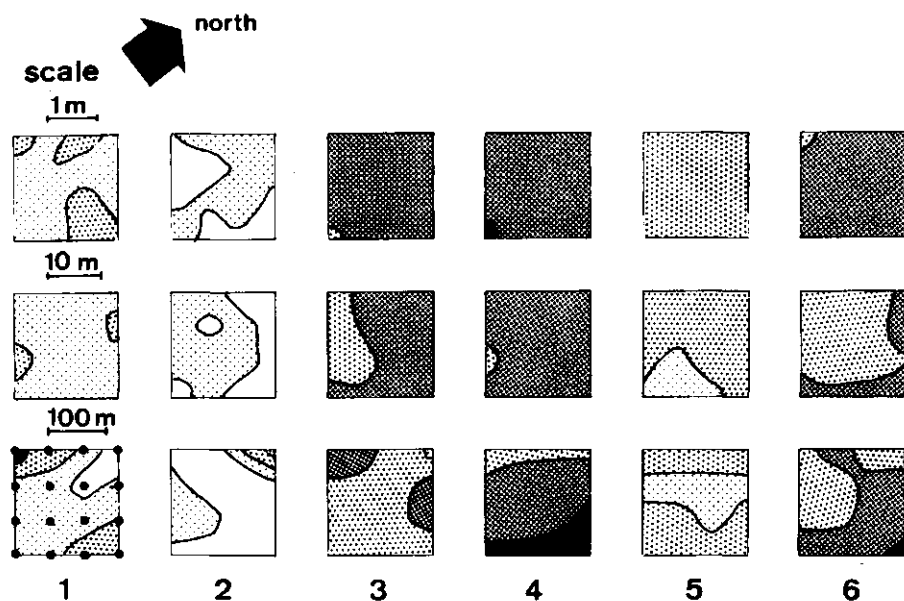


Fig. 7 Distribution patterns within the three sampling grids (Tjeukemeer, 23 August 1973). Densities are indicated by: \square < 5 indiv./1; \square 6-25 indiv./1; \square 26-75 indiv./1; \square 76-150 indiv./1; \blacksquare > 150 indiv./1; The relative position of the 16 sampling points are shown in the under left grid. 1. *Bosmina coregoni*; 2. *Bosmina longirostris*; 3. *Ceriodaphnia pulchella*; 4. *Chydorus sphaericus*; 5. *Daphnia* spp. 6. Cyclopoid copepods.

Table VI. Grid sampling in Tjeukemeer (23 August, 1973). Patchiness indices (L) calculated from 16 sampling units in each grid. * means significant difference from randomness (χ^2 -test, $P < 0.05$).

species	patchiness (L), n = 16		
	grid no.1	grid no.2	grid no.3
<i>Bosmina coregoni</i>	1.023	1.053*	1.914*
<i>Bosmina longirostris</i>	1.087	1.294*	4.675*
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	1.013*	1.036*	1.121*
<i>Chydorus sphaericus</i>	1.007*	1.019*	1.134*
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.003	1.053*	1.189*
<i>Daphnia</i> spp.	1.002	1.058*	1.157*
cyclopoid copepods	1.015*	1.029*	1.221*

one sampling station) is small compared with the variation between points in the largest grid. Differences between the different species (or taxonomic group) are not significant (Kruskal & Wallis test; $P > 0.10$). In the smallest grid the four cladoceran species *Bosmina coregoni*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum* and *Daphnia* spp. have a distribution pattern which does not differ significantly from the random distribution (χ^2 -test; $P > 0.10$). Hence there is no statistical evidence for microaggregations for the *Bosmina* spp., although L is comparatively high and the distribution pattern looks rather granulated. For each grid the $Q \times Q$ correlation matrix has been computed ($n = 16$ or 14 sampling units, $Q = 7$ species). The correlation coefficients between species densities can be interpreted as a common reaction to habitat factors. Therefore the multiple correlation coefficients between the habitat factor chlorophyll concentration and the 7 species densities have been computed. Results are given in Table VII. In grid 3 we find the largest number of significant correlation coefficients between species densities. In grid 2 the correlation coefficients corresponding with the significant ones in grid 3, are of the same sign as in grid 3. It is not clear why the significant correlation coefficient between *Daphnia* spp. and *C. sphaericus* becomes zero in grid 3, while the other significant correlation coefficients in grid 2 are more or less the same as in grid 3. The multiple correlation coefficient is significant in the largest grid (minimum distance between sampling points: 59 m). *B. coregoni* has a significant positive correlation with the chlorophyll concentration, whereas *C. sphaericus* is negatively correlated. They have a quite different reaction on inhomogeneities in the chlorophyll concentration. On the scale of the second grid (minimum distance 6.4 m), there is no significant correlation with chlorophyll concentration. In the smallest grid (minimum distance 0.71 m), significant differences from the random distribution exist, but the species densities are not mutually correlated. Different species do not clump together on this scale.

5. Discussion

Routine, grid and transect sampling in Tjeukemeer revealed the existence of patches from 0.5 metre to a few kilometres in diameter. They fall roughly into three different scales.

Firstly, on the smallest scale (0.05–1.00 m) we found in grid sampling a significant deviation from the random distribution for *C. pulchella*, *Ch. sphaericus* and the cyclopod copepods. Analysing the data from 1968 according

Table VII. Species x species correlation matrices. 1. *Bosmina coregoni*; 2. *Bosmina longirostris*; 3. *Ceriodaphnia pulchella*; 4. *Chydorus sphaericus*; 5. *Diaphanosoma brachyurum*; 6. *Daphnia* spp.; 7: cyclopoid copepods; b_i: regression coefficient (i = 1, 7) for the ith species. R: multiple correlation coefficient between species density and chlorophyll concentration; n: number of sampling units. x: significant correlation coefficient (P < 0.05).

CORRELATION MATRIX										grid-
1	2	3	4	5	6	7	b _i	R ²	n	number.
1	1									
2	-0.10	1								
3	0.30	-0.52	1							
4	-0.36	-0.02	-0.31	1					16	1
5	0.25	-0.31	0.48	-0.10	1					
6	-0.07	-0.27	0.33	0.31	0.37	1				
7	-0.03	0.14	0.06	-0.05	0.27	0.32	1			
1	1							- 0.11		
2	0.09	1						2.18		
3	-0.03	-0.60*	1					3.10		
4	-0.10	-0.41	0.42	1				12.1	0.69	16 2
5	0.25	-0.35	0.19	0.05	1			4.73		
6	0.15	0.49	-0.27	-0.72*	0.31	1		- 2.07		
7	-0.19	-0.54*	0.45	0.34	0.20	-0.35	1	- 4.39		
1	1							4.14*		
2	-0.50	1						- 3.53		
3	0.51	-0.63*	1					- 5.67		
4	-0.03	-0.48	-0.13	1				-18.0 *	0.91*	14 3
5	0.63*	-0.33	0.35	0.11	1			- 4.73		
6	0.38	0.25	-0.18	-0.00	0.46	1		1.21		
7	0.43	-0.66*	0.21	0.76*	0.49	0.33	1	2.88		

the method of Iwao & Kuno (1971) we found microaggregations for *Bosmina* spp., assuming the implications of the theory of Iwao & Kuno are correct. George (1974) found the same for *Bosmina longirostris* and *Daphnia hyalina*. Descriptions of patches on this scale were reported by Colebrook (1960) and Klemetsen (1970) for *Bosmina* and *Daphnia*. These kinds of patches were only observed in the complete absence of water turbulence and were very concentrated. Densities within the patch differed from mean of random samples by a factor 70-600. We never observed such large differences in Tjeukemeer.

Secondly, there are patches on the scale of tens to hundreds of meters for *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia* spp. and the cyclopoid copepods. Patches on this scale were observed by Dumont (1967), Wiebe (1970) and George & Edwards (1973). The difference between density in the patch and mean density of all samples were similar or higher than the values we found in Tjeukemeer.

Thirdly, at a scale of one to several kilometers, we found areas of higher densities for all species, especially for *Eurytemora affinis*. These patches could be related to the inflow of water from a extraneous origin. This effect was only apparent during a short period in spring and autumn, when the population densities were rather low.

During the growing season patches of the second type were most common and

thus the most important in relation to the accuracy of the absolute population density estimate. Patchiness on this scale is probably caused by an inhomogenous habitat (Iwao & Kuno, 1971). Cassie (1959) suggested that these patches might be caused by a common reaction of the zooplankton to habitat factors. This view is supported by Wiebe (1970) who found high coefficients of concordance between species sampled within grids in a marine habitat. This is in agreement with our results from grid sampling.

Low windspeed favours an overdispersed distribution pattern. This is reflected in a negative correlation between windspeed and the index of patchiness (L). This correlation is lower than should be expected. Thus other factors must be of importance.

The animals probably react to inhomogenities in their environment via their reproductive behaviour. At temperatures above 15°C which are the prevailing temperatures in Tjeukemeer during the growing season, cladoceran eggs develop rather quickly (2-4 days) to free living individuals (Vijverberg, 1980). This hypothesis is corroborated by the low overdispersion values found for *Chydorus sphaericus* (Table V) which also shows the lowest fecundity among the cladoceran species present. Other phenomena such as passive horizontal and active vertical migration, might be relevant in other lakes but do not play an important role in Tjeukemeer. Consequently the degree of overdispersion will be dependent on characteristics of both the zooplankton populations and the lake morphometry and geography. The species specific degree of overdispersion could be expressed as estimates of the variance σ_g^2 of the lognormal distribution model. To evaluate the effect of lake properties on the degree of overdispersion, we compared our variance estimates (Tjeukemeer 1968) to those given by other authors for the same species or taxonomic groups in other waterbodies. Only results derived from volume samplers were taken into account. We recalculated the data to get comparable variance. Results are given in Table VIII. Variance estimates for Tjeukemeer belong to the lowest reported. This is undoubtedly due to the shallow, wind-exposed nature of the lake giving a high degree of mixing of the water (Golterman, 1975 p.83). This property makes the lake a favourable object for zooplankton production- and population studies.

Acknowledgements

We wish to thank Professor K. Bakker for his interest and highly valued criticism during the research period and while we were preparing the manuscript. Special thanks are due to Dr. H.L. Golterman for his advice and encouragement throughout this work. We are also indebted to Dr. D.M. Beattie, Mrs. F. Berserik and Mr. E. Meelis for their critical comments on the manuscript and to Mr. H. van Dijk who did the typing.

Correspondence

Mr. H.W. de Nie, Limnological Institute, Tjeukemeer Laboratory, 8536 VD Oosterzee, The Netherlands.

Table VIII. Comparison of estimates of σ_g^2 from volume samplers, according to various authors. * = values obtained by moment estimation, all others are obtained from log-transformed data.

taxon	Estimate of σ_g^2	Lake	Surface area in km ²	Number of sampling units (n)	Number of samples (N)	Author
<i>Bosmina coregoni</i>	0.549*	Lake Donk	0.53	39	6	Dumont (1967)
	0.238 (0.260*)	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
<i>Bosmina longirostris</i>	0.345*	Eglwys Nynnydd	1.01	40	2	George (1974)
	6.545	Ø. Heimdalsvann	c. 0.8	130-134	4	Bottrell <i>et al</i> (1976)
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	0.339 (0.358*)	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
	0.358 (0.316*)	Tjeukemeer	21.47	20	16	present study
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.192 (0.192*)	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
	0.250*	Eglwys Nynnydd	1.01	33-40	14	George (1974)
<i>Daphnia hyalina</i> spp.	0.250 (0.539*)	Tjeukemeer	21.47	20	28	present study
	0.186	Lake Mikolajskie	4.6	15;16	3	Bottrell <i>et al</i> (1976)
Total cladocerans	0.156*	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
	1.33	Ø. Heimdalsvann	c. 0.8	132;134	9	Bottrell <i>et al</i> (1976)
<i>Cyclops scutifer strenuus</i>	0.301*	Loch Leven	13.3	66;68	4	Bottrell <i>et al</i> (1976)
	0.510*	Eglwys Nynnydd	1.01	39;40	4	George (1974)
Total cyclopoids	0.224 (0.201*)	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
	0.416 (0.852*)	Tjeukemeer	21.47	20	7	present study
<i>Eurytemora affinis</i>	1.087	Lake Mikolajskie	4.6	15;16	4	Bottrell <i>et al</i> (1976)
	0.202*	Tjeukemeer	21.47	20	30	present study
Total copepods	0.233	Lake George	250	20	11	Bottrell <i>et al</i> (1976)
	0.187	Lake Mikolajskie	4.6	15;16	4	Bottrell <i>et al</i> (1976)
Total zooplankton						

6. References

- Beattie, D.M.: 1978, 'Chironomid populations in Tjeukemeer', Ph.D. Thesis Univ. Leiden, The Netherlands, pp.150.
- Beattie, D.M., Bromley, H.J., Chambers, M., Goldspink, R., Vijverberg, J., Zalingen, N.P. van, and Golterman, H.L.: 1972, 'Limnological studies on Tjeukemeer — a typical Dutch polder reservoir', in: 'Productivity Problems of Freshwaters', Proc. IBP-UNESCO Symposium on Productivity Problems of Freshwaters (Ed. by Z. Kajak and A. Hillbricht-Ilkowska), pp.421-447, Kazimierz Dolny, Poland, 1970.
- Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig, A., Kurasawa, H., Larsson, P. and Weglenska, T.: 1976, 'A review of some problems in zooplankton production studies', *Norw. J. Zool.* **24**, 419-456.
- Bromley, H.J.: 1970, 'A study of the zooplankton of Tjeukemeer', M.Sc. Thesis Univ. Liverpool, pp.216.
- Cassie, R.M.: 1959, 'Microdistribution of plankton', *New Zealand J. Sci.* **2**, 398-409.
- Cassie, R.M.: 1962, 'Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms', *J. Anim. Ecol.* **31**, 65-92.
- Cassie, R.M.: 1967, 'Principal component analysis of the zooplankton of Lake Maggiore', *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **21**, 129-144.
- Cassie, R.M. and Michael, A.D.: 'Fauna and sediments of an intertidal mud flat: a multivariate analysis', *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* **2**, 1-23.
- Colebrook, J.M.: 1960, 'Some observations of zooplankton swarms in Windemere', *J. Anim. Ecol.* **29**, 241-242.
- Costa, R.R. and Cummins, K.W.: 1969, 'Diurnal vertical migration patterns of *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea: Cladocera) in a shallow eutrophic reservoir', *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **54**, 533-541.
- Dumont, H.J.: 1967, 'A five day study of patchiness in *Bosmina coregoni* (Baird) in a shallow eutrophic lake', *Mem. Ist. Idrobiol.* **22**, 81-103.
- George, D.G.: 1974, 'Dispersion patterns in the zooplankton populations of a eutrophic reservoir', *J. Anim. Ecol.* **43**, 537-551.
- George, D.G. and Edwards, R.W.: 1973, '*Daphnia* distribution within Langmuir circulations', *Limnol. Oceanogr.* **6**, 356-364.
- George, D.G. and Edward, R.W.: 1976, 'The effect of wind on the distribution of chlorophyll-a and crustacean plankton in a shallow eutrophic reservoir', *J. Appl. Ecol.*, **13**, 667-690.
- Golterman, H.L. (Ed.): 1971, '*Methods for chemical analysis of freshwaters*', IBP Handbook No.8, third edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- Golterman, H.L.: 1974a, 'De biologische productie van het Tjeukemeer, deel 1, primaire en secundaire productie', *Vakbl. v. Biol.* **54**, 112-116.
- Golterman, H.L.: 1974b, 'De biologische productie van het Tjeukemeer, deel 2, tertiaire productie', *Vakbl. v. Biol.* **54**, 136-139.
- Golterman, H.L.: 1975, '*Physiological Limnology, an approach to the physiology of lake ecosystems*', Elsevier Scientific Publ. Comp., Amsterdam and Oxford, pp. 489.
- Haan, H. de: 1972, 'Some structural and ecological studies on soluble humic compounds from Tjeukemeer', *Verh. Int. Ver. Limnol.* **18**, 685-695.
- Haan, H. de: 1975, '*Limnologische aspecten van humus verbindingen in het Tjeukemeer*', Ph.D. Thesis Univ. Groningen, The Netherlands, pp.93.
- Hughes, R.N., Peer, D.L. and Mann, K.H.: 1972, 'Multivariate analysis of benthos', *Limnol. Oceanogr.* **17**, 111-121.
- Hutchinson, G.E.: 1967, '*A Treatise on Limnology* vol.2, *Introduction to lake biology and limnoplankton*', Wiley, New York, pp.1115.
- Iwao, S. and Kuno, E.: 1971, 'An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations', in: '*Statistical Ecology*' vol.1 (Ed. by G.P. Patil), pp. 461-513, Pennsylvania State University Press.
- Klemetsen, A.: 1970, 'Plankton swarms in Lake Gjøkvatn, East Finmark', *Astarte, J. Arct. Biol.* **3**, 83-85.
- Kott, P.: 1953, 'Modified whirling apparatus for subsampling for plankton', *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **4**, 387-393.

- Lloyd, M.: 1967, 'Mean crowding', *J. Anim. Ecol.* **36**, 1-30.
- Miracle, M.R.: 1974, 'Niche structure in freshwater zooplankton: a principal component approach', *Ecology* **55**, 1306-1316.
- Vijverberg, J.: 1976, 'The effect of food quantity and quality on the growth, birth-rate and longevity of *Daphnica hyalina* Leydig', *Hydrobiologia*, **51**, 99-108.
- Vijverberg, J.: 1977, 'Population structure, life histories and abundance of copepods in Tjeukemeer, The Netherlands', *Freshwat. Biol.* **7**, 579-597.
- Vijverberg, J.: 1980, 'Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands', *Freshwat. Biol.*, **10**, 317-340.
- Vijverberg, J. and Frank, Th. H.: 1976, 'The chemical composition and energy contents of freshwater copepods and cladocerans in relation to their size', *Freshwat. Biol.* **6**, 333-345.
- Wiebe, P.H.: 1970, 'Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton', *Limnol. Oceanogr.* **15**, 205-217.
- Worthington, E.B.: 1931, 'Vertical movements of freshwater macro-plankton', *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **25**, 394-436.



IX. DE BETEKENIS VAN HET AALONDERZOEK IN HET GEHEEL VAN HET SUBSYSTEEMMODEL

1. INLEIDING

Door het onderzoek aan aal kan een beeld gegeven worden van de rol van de aal in de visfauna van het Tjeukemeer. Het Tjeukemeer is echter, net als andere meren in het Friese merengebied, in de afgelopen eeuw sterk veranderd door menselijk handelen. Deze veranderingen gaan nog steeds door en hebben en hadden grote invloed op de visfauna. Na de bespreking van deze menselijke invloed op het ecosysteem, besteed ik aandacht aan het ecologisch denkmodel waarbinnen het aalonderzoek plaats vond. Dan volgen conclusies over de rol van de aal in dit subsysteem en vervolgens een schatting van de ecologische betekenis van de sterke exploitatie waaraan de aal bloot staat.

2. VERANDERINGEN IN HET FRIESE MERENGEBIED

a. Veranderingen voor 1970

Sinds 1900 hebben in het Friese merengebied een aantal ingrijpende veranderingen plaatsgevonden die tot op heden doorwerken op het hele aquatische ecosysteem, dus ook op de visfauna. Daardoor zijn er praktisch onomkeerbare processen in werking gesteld. Het gebied waarin de Friese meren liggen, vormt een afwateringsgebied, de Friese boezem. Dit gebied is sinds 1972 3060 km² groot. Hierin liggen 140 km² water, waarvan 75% grote meren. Rondom 1820 stond in de winter vaak een groot gedeelte (1000 km²) van het omliggende weidegebied blank. In de loop van de 19-de eeuw werd door bemaling het areaal aan ondergelopen weellanden steeds kleiner. Het bleef beperkt tot zogenaamde zomerpolders en boezemlanden. Tussen 1913 en 1920 is er nog 55 km² boezemland (Zandvoort, 1966; Korf, 1973). Op het ondergelopen land konden slib- en veendeeltjes bezinken, in het toen nog relatief nutriëntarme water. Het water was helderder, er groeiden onderwaterplanten en er was veel meer snoek. Snoek paaide in deze ondergelopen boezemlanden en zomerpolders. De visfauna had bovendien meer ruimte om te foerageren; van aal (Anguilla anguilla) en baars (Perca fluviatilis) is bijvoorbeeld bekend dat zij regenwormen eten die te vinden zijn op ondergelopen land.

1901 Introductie van de snoekbaars (Stizostedion lucioperca) op verzoek van de "Vereeniging ter bevordering van de Zoetwater-visscherij in Friesland". Deze vis is inheems in Europa, oostelijk van de Elbe. In Duitsland werd de soort verplaatst naar het westen. In 1884 zaten er al snoekbaarzen in de Rijn; in 1888 werd de eerste in Nederland gevangen. Het is dus mogelijk dat ook zonder bewuste introductie in Nederland deze soort zou zijn ingeburgerd (Nijssen & De Groot, 1987). In het Friese merengebied is de snoekbaars nu de voornaamste predator op andere vis. De

inheemse, maar niet verwante, snoek (*Esox lucius*) is praktisch geheel verdwenen.

1920 Het Woudagemaal kwam in gebruik. Er bleef toen nog 26 km² boezemland over en incidenteel (drie keer tussen 1920 en 1940) liep nog een 55 km² groot gebied onder water (Zandvoort, 1966).

1932 Afsluiting IJsselmeer. Hierdoor kon in de daaropvolgende jaren in de zomer "zoet" water ingelaten worden vanuit het IJsselmeer. Spiering (*Osmerus eperlanus*) van de paaigronden uit het IJsselmeer, komt zo het Friese merengebied in, maar ook het chloride uit de Rijn.

De landbouw kon dankzij de verbeterde waterbeheersing geleidelijk worden geïntensiveerd. Niet alleen het omliggend veenweidegebied maar ook de hogere delen in oostelijk Friesland en een deel van Drenthe, wateren af op de Friese meren. De kanalisatie van de Tjonger en de Linde en de intensivering van de landbouw in deze gebieden (merendeels zandgronden), beïnvloeden de belasting met meststoffen (bijv. uit kunstmest), dus ook de waterkwaliteit in het Lage Midden van Friesland. Ontwatering leidt tot versnelde verwerking van de veenlaag. Hierbij komen nutriënten vrij. Samen met de verhoging van de veedichtheid leidt dit in perioden met een neerslagoverschot tot uitspoeling van nutriënten op het oppervlaktewater. Bij het begin van het onderzoek (1968) bleek reeds dat vooral tijdens de winter de N (totaal stikstof) en PO₄-P (totaal fosfaat) concentraties in het Tjeukemeer hoger dan in de zomer waren (De Haan en Moed, 1984). Dit wijst op de invloed van de landbouw, omdat in de winter geen IJsselmeerwater wordt ingelaten.

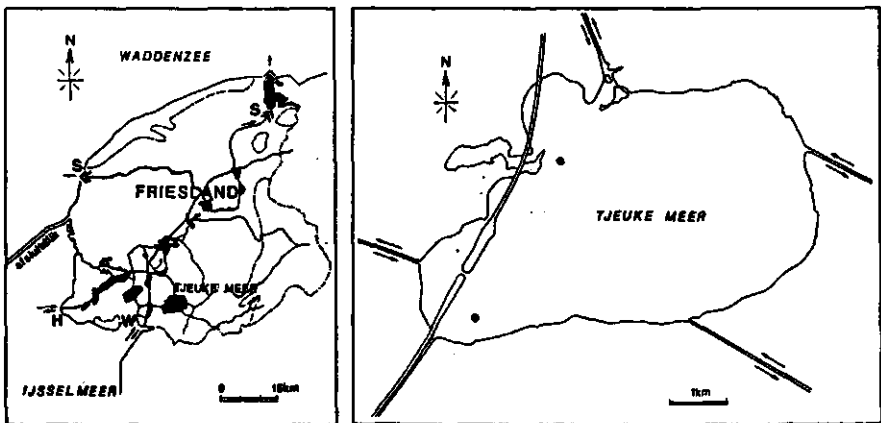


Fig. 1. Kaart van het Tjeukemeer (met monsterpunten van aalonderzoek) en de positie in de Friese boezem. De voornaamste waterbewegingen zijn aangegeven met pijltjes. H: Hooglandgemaal; W: Woudagemaal; S: voornaamste spuuisluizen.

1966-1970 Het Hooglandgemaal wordt in 1966 in werking gesteld. Dankzij de inpoldering van de Lauwerszee, de aanleg en verbetering van spuiscapaciteit aldaar en de verbreding van de verbindingen met het merengebied, kan de spuicapaciteit verhoogd worden. Het wordt dan mogelijk om het waterpeil zeer effectief en relatief goedkoop te beheersen (Korf, 1973). 's Winters blijft het water praktisch altijd binnen de 140 km² "nat" oppervlak van meren en vaarten. Boezemlanden en zomerpolders verdwijnen dus (Fig. 1).

b. Veranderingen na 1970

Een aantal veranderingen is sinds 1966 dankzij het onderzoek door het Limnologisch Instituut goed gedocumenteerd. Ondanks deze inspanning zijn er echter ook belangrijke veranderingen niet of slechts oppervlakkig geregistreerd, zoals het voorkomen van plantaardige en dierlijke organismen in de oeverzone. Een belangrijk deel van de levenscyclus van een aantal vissen (brase Abramis brama, blankvoorn Rutilus rutilus en als larve: pos Gymnocephalus cernua en baars P. fluviatilis), speelt zich af in deze oeverzone. Het visonderzoek tussen 1978-1982 heeft dit aspect verwaarloosd. Deze leemte in kennis wordt momenteel opgevuld (Mooij et al., 1987). Veranderingen die in de oeverzone zijn van grote invloed op de visfauna.

Introductie van Gammarus tigrinus

Deze Noordamerikaanse soort vlokreeft werd in 1957 in Duitsland in de Wesel uitgezet als visvoedsel. Daardoor verarmde de fauna aan ongewervelde dieren omdat deze Amerikaanse vlokreeft andere dieren wegconcurrerde. De beroeps- en pleziervisserij had er baat bij omdat de vlokreeft massaal voorkwam en een belangrijke voedselbron was voor karperachtige vissoorten en aal (Fries & Tesch, 1965). Al dan niet opzettelijk werd de soort in 1960 in Noord-Holland geïntroduceerd. De vlokreeft verbreidde zich daarna snel over Nederland. De Friese meren werden in 1966 bereikt (Chambers, 1973). In 1970-71 kwam de soort massaal voor in de rietbedden van het Tjeukemeer in dichtheden tussen de 1000-10.000 ex m⁻². De oorspronkelijk aanwezige inheemse soorten G. duebeni en G. pulex werden praktisch geheel verdrongen (Chambers, 1977). Door de strenge winter van '78-'79 werd G. tigrinus zeldzamer. Uit bemonsteringen in 1979, 1980 en 1985, op dezelfde plaatsen als in 1970 bleek dat G. tigrinus met 99% was afgenomen, en dat de oorspronkelijke soorten niet zijn teruggekomen (de Nie, 1987a; Chambers, 1987). Chambers (1987) bemonsterde ook andere Friese meren en concludeerde dat deze achteruitgang op heel Friesland betrekking heeft. Door deze verdwijning, die niet gecompenseerd wordt met een andere soort vlokreeft, ontbreekt nu een belangrijke voedselbron voor vis.

Oevervegetatie en ondergedoken waterplanten

In 1966 werd een inventarisatie gemaakt van de oeverplanten langs en in het Tjeukemeer (de Bruijn, 1967). Twee soorten fonteynkruident (onderwaterplanten), Potamogeton perfoliatus en P. lucens, kwamen "over het hele meer verspreid" voor. Chambers (1971) schatte de bedekking in 1970 op maximaal 10%. De achter-

uitgang, leidend tot de totale verdwijning vond plaats tussen 1970-1975. Een inventarisatie die in 1977 werd uitgevoerd door de Fryske Feriening foar Fjildbiology (Altenburg, 1980), vermeldt Potamogeton-soorten (P. crispus, P. pectinatus, P. lucens, P. natans) in slootjes aan de westoever van het meer. In het meer werd geen Potamogeton waargenomen.

Er bestaat een verklarend model voor de achteruitgang en het verdwijnen van waterplanten, waarbij epifyten een sleutelrol spelen (Phillips et al. 1978; Moss & Leah, 1982). De concentratie nutriënten bepaalt of er een evenwicht kan bestaan tussen de begroeiing van waterplanten met epifyten en het voortplantings-succes van de waterplanten. Bij overschrijding van een bepaalde drempelwaarde in bijvoorbeeld de PO_4 -P concentratie werkt de begroeiing met epifyten in de loop van een aantal groeiseizoenen steeds meer remmend op de groei en het voortplantingssucces van de waterplanten (van Vierssen et al., 1985). Tijdens dit proces van achteruitgang behoeft de concentratie nutriënten niet meer omhoog te gaan. In de periode 1968-1975 schommelt de PO_4 -P concentratie in het Tjeukemeer om de $0,2 \text{ mg l}^{-1}$ (De Haan & Moed, 1984).

Bij het verdwijningsproces zijn meer factoren van belang. Ongewervelde dieren die epifyten begrazen, zoals slakken en grazend kreeftachtig zoöplankton, hebben waarschijnlijk een remmende invloed op het achteruitgangproces. Via predatie op deze ongewervelden spelen vissen waarschijnlijk ook een rol (de Nie, 1987b). Daarom is geen overal geldende drempelwaarde van de PO_4 -P concentratie te noemen waarbij het achteruitgangproces begint. Kenmerkend is wel dat na de verdwijning van waterplanten het fytoplankton toeneemt (van Vierssen et al., 1985). Tussen 1969 en 1979 neemt in het Tjeukemeer de gemiddelde chlorofyl-a concentratie (als maat voor de biomassa aan fytoplankton) toe van 50 naar 150 mg m^{-3} (De Haan & Moed, 1984).

Het is aangetoond dat de vegetatie van riet (Phragmites australis) in ondiepe eutrofe meren negatief wordt beïnvloed als de NO_3 -N concentratie boven de 5 mg l^{-1} stijgt (Sukopp et al., 1975; Bornkamm & Raghi-Atri, 1978; Boar & Crook, 1984). De mechanische eigenschappen van het riet gaan dan achteruit; het wordt kwetsbaarder voor erosie door golfslag. De gemiddelde totaal N-concentratie in de winter van het Tjeukemeerwater lag tussen 1976 en 1981 op $5,2 \text{ mg l}^{-1}$ (De Haan & Moed, 1984).

Sinds 1971 is over 23% van de 3 km oeverlijn tussen Oosterzee Buren en Echten sprake van afslag, verdwijnen of degeneratie van de rietkraag. Andere delen van de Tjeukemeeroever zijn (nog) niet onderzocht. In 1987 vinden we langs 49% van de oever geen begroeiing, langs 26% redelijk ontwikkelde rietbedden, verder ijle vegetaties met mattenbies (Scirpus lacustris, 11%) en aangetast riet aan een afgeslagen meeroever (11,5%). Een rietbed (2,3% van de oeverlijn) ging duidelijk in omvang vooruit. Op enkele plaatsen tussen Oosterzee en Echten zien we een verschuiving naar kleine lisdodde, T. angustifolia, ten koste van riet (de Nie & Jansen, 1988). Deze soortverschuiving kan wijzen op verrijking van de bodem met organisch materiaal (Sukopp, 1971).

De aanwezigheid van riet, andere oeverplanten en ondergedoken waterplanten is van directe betekenis voor de overleving van een groot aantal vissoorten (de Nie, 1987b).

3. HET VISONDERZOEK AAN HET TJEUKEMEER ALS ONDERDEEL VAN ECOSYSTEEM GERICHT ONDERZOEK

a. De voedselpiramide

Het kwantitatief belang van planten blijkt als we de voedselpiramide van het Tjeukemeer beschouwen. Planten, voornamelijk algen, vormen energie in de vorm van biomassa uit de stralingsenergie van de zon (Fig. 2). Deze plantaardige biomassa wordt daarna omgezet in dierlijke biomassa. Slechts 6% van de

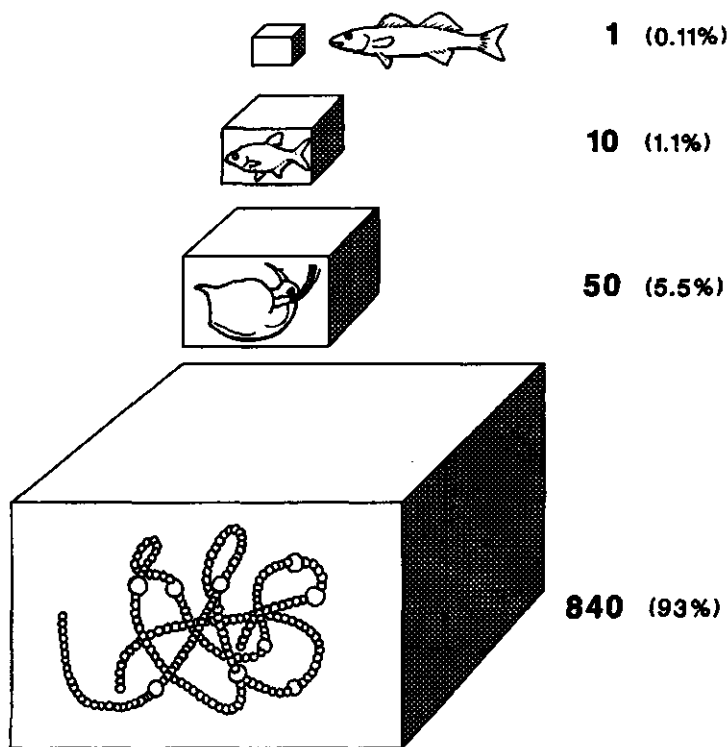


Fig. 2. De voedselpiramide van het Tjeukemeer. De produktie is uitgedrukt in grammen drooggewicht biomassa per m². Primaire producenten voornamelijk (blauw)algen, secundaire producenten voornamelijk zoöplankton (75-93%) en chironomiden (7-25%); tertiaire producenten voornamelijk O+ vis en brasem; quataire producenten voornamelijk snoekbaars (van Densen & Vijverberg, 1983).

plantaardige biomassa wordt omgezet in dierlijke. Daarna wordt met een (biologisch gezien) grote efficiëntie deze dierlijke biomassa, verder omgezet in visbiomassa. Dus zien we op de volgende etage van de voedselpiramide de nuldejaars vis (0+) samen met de brasem als belangrijkste tertiaire producenten. Deze worden weer gegeten door roofvis, de quataire producenten. Roofvis in het Tjeukemeer is voornamelijk de snoekbaars (*S. lucioperca*) (van Densen & Vijverberg, 1983), maar de aal (*A. anguilla*) doet ook mee.

Als we volgens het "voedselpiramide"-model naar het aquatisch ecosysteem kijken dan speelt de vis een relatief kleine rol (1,1 en 0,11%) en wordt de aal (*A. anguilla*) praktisch onzichtbaar. De produktie, aangenomen dat deze overeenkomt met wat er commercieel wordt gevangen (Goldspink & Banks, 1975), bedraagt dan 0,02% van de primaire produktie.

De limnologie (de bestudering van de biologische en chemische processen en structuren in het binnenwater) in Nederland heeft zich waarschijnlijk om deze redenen in het verleden nauwelijks met vis bemoeid. Zij concentreerde zich op het fytoplankton, op biochemische processen (bijvoorbeeld afbraak van biomassa) en op de populatiedynamica van ongewervelde dieren.

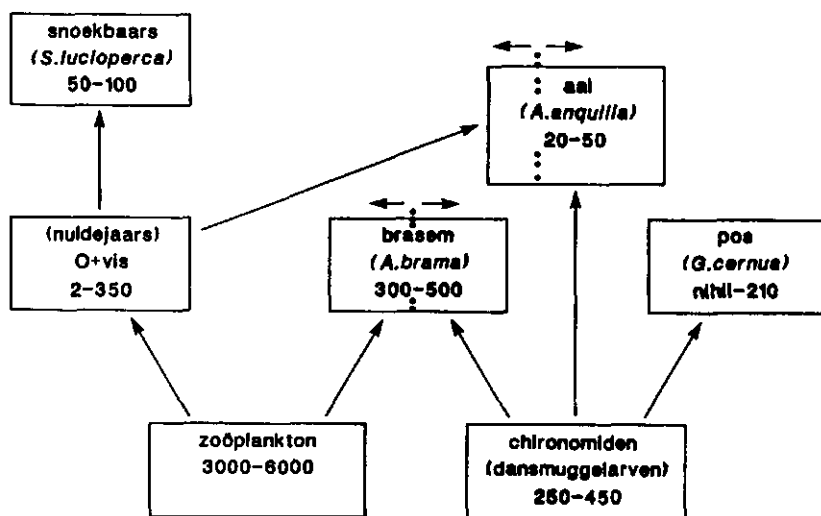


Fig. 3. Het schema van het subsysteemmodel. Iedere pijl geeft weer welk organisme als voedsel dient voor het volgende. Brasem en aal hebben beide twee voedselbronnen. Als er veel 0+vis is, verschuift het dieet van de brasem naar de chironomiden en dat van (grote) aal naar de 0+vis. Voor de diverse vissoorten zijn de bestandsschattingen voor zoöplankton en chironomiden de produktieschattingen aangegeven in kg versgewicht per ha (van Densen & Vijverberg, 1983).

Ecologisch gezien zijn er nauwe relaties tussen het zoöplankton en het fytoplankton. Het onderzoek hiernaar, het begrazingsonderzoek van het Limnologisch Instituut, concentreerde zich echter in het plasje Vechten (Gulati, 1976). Een van de redenen hiervoor was, dat het hypertrofe water van het Tjeukemeer zich minder goed leende voor dit type speurwerk. Verder bleek dat de populatiedynamica van Daphnia spec. uit het zoöplankton redelijk kon worden bestudeerd, door te kijken naar relaties van Daphnia binnen het voedselweb van de dierlijke organismen. Het fytoplankton was (is) immers in overvloed aanwezig en werd geacht geen regulerende invloed op het zoöplankton uit te oefenen. Het zoöplanktononderzoek werd daardoor een onderdeel van het visonderzoek.

b. Het subsysteem vis en ongewervelde dieren

De ecologie heeft een zeer complexe structuur als onderzoeksobject. In het Tjeukemeer probeerden we de veranderingen te beschrijven en te verklaren in het gedrag van vispopulaties in samenhang met hun invloed op ongewervelde dieren. Om praktische redenen is het goed om vooronderstellingen over dit gedrag te formuleren als een stelsel van eenvoudige relaties. In 1978 zijn daarom de mogelijke interacties tussen de meest voorkomende dieren en diergroepen in het Tjeukemeer ondergebracht in een eenvoudig schema. De nadere invulling van dit schema, het subsysteemmodel (Vijverberg & van Densen, 1984) was het doel van het vijf-jaren project waarvan het onderzoek aan aal deel uitmaakte.

Alle dierlijke organismen in het Tjeukemeer zijn verdeeld over 7 hoofdcomponenten (Fig. 3). Sommige componenten bestaan daarom uit een verzameling diersoorten. De groep 0+ vis bestaat uit jonge spieringen (O. eperlanus), maar ook uit baars (P. fluviatilis), snoekbaars (S. lucioperca), pos (G. cernua), brasem (A. brama), blankvoorn (R. rutilus) en kolblei (Blicca bjoerkna). Chironomiden vormen meer dan 90% van de biomassa van voedselorganismen op de bodem. Het zoöplankton bestaat uit protozoën (eencellige dieren), rotiferen (raderdiertjes) en crustaceën (kreeftachtigen). Rotiferen zijn kwantitatief alleen gedurende een korte periode in het voorjaar van belang, daarna domineren vooral de (kreeftachtige) cladoceren met 80-85% van de (meer-cellige) zoöplankton biomassa (Vijverberg & van Densen, 1984). Protozoën zijn in het Tjeukemeer nooit bestudeerd of gekwantificeerd.

Rol van aal volgens subsysteem model

Lange tijd was het zeer de vraag of gewervelde dieren, zoals vissen, wel in staat waren om de populatiedichtheid van chironomidelarven te beïnvloeden (discussie zie Ten Winkel, 1987). Het bewijs hiervoor uit het Tjeukemeeronderzoek was in feite indirect. De verandering in dieet bij de brasem viel samen met de achteruitgang in biomassa van de chironomiden. Deze achteruitgang viel ook samen met een daling in het aandeel van chironomiden in het dieet van de aal A. anguilla. (Fig. 3, 4 en 6 blz. 83 e.v.). Ten Winkel (1987) heeft in de Maarsseveense Plas overtuigend aangetoond dat brasem de dichtheid van chironomiden die groter zijn dan 4 mm effectief kan verlagen.

Uit het aalonderzoek bleek dat voor alen kleiner dan 250 mm bodemvoedsel (chironomiden) altijd belangrijk is. De kleinste aal die vis kan eten is 200 mm, maar aal van deze grootte tot aan 340 mm, ondervindt in de loop van de zomer en herfst beperkingen in de bekgrootte. Omdat een groot gedeelte (30-70%) van de aalpopulatie uit een gemiddeld groot Nederlands meer kleiner is dan 250 mm, blijft de beschikbaarheid van bodemvoedsel van groot belang. Zonder voldoende bodemvoedsel is groei onmogelijk.

De aal, mits groter dan 340 mm in het vroege voorjaar en bij een lengte van minimaal 200 mm in juli, heeft een rol als vispredator. Het aandeel van het aalbestand (ca. 40 kg ha⁻¹) in de vispredatie is een factor 4 kleiner dan dat van de snoekbaars (S. lucioperca, in 1982 100 kg ha⁻¹). De snoekbaars is voor 100% van vis afhankelijk, bij de aalpopulatie varieert de fractie vis in het dieet tussen 0 en 97%. De snoekbaars is een vis van het open water, terwijl relatief grote aal zich ophoudt aan de meeroever. Aal is trager dan snoekbaars en richt zich op trage (slapende?) en/of kleine vis. Aal gaat over op predatie op vis als de dichtheden zeer hoog zijn. Dus naast het kwantitatieve verschil is er ook een kwalitatief verschil in de vispredatie door snoekbaars en aal.

c. Aanbevelingen voor verder onderzoek

Het subsysteemmodel (Fig. 3) is een grove benadering. Er kunnen talloze verfijningen worden aangebracht. Lammens et al. (1987) heeft naast de brasem (A. brama) ook de kolblei (B. bjoerkna) en de blankvoorn (R. rutilus) in het onderzoek opgenomen. Verder is gewerkt aan baars (P. fluviatilis) en pos (G. cernua). Er bestaan veel meer relaties tussen en binnen de componenten. Ten Winkel (1987) heeft bijvoorbeeld aangetoond dat in de Maarsseveense Plas de watermijten van het genus Hygrobatas door hun predatie op larven, de populatiedichtheid van chironomiden kunnen reguleren. Dit type onderzoek, naar het effect van prooi-predator of parasiet-gastheerrelatie tussen ongewervelden, is in het Tjeukemeer nauwelijks uitgevoerd.

Het voorkomen van de zoetwatermosselen, die in 1979 in het dieet van de aal een grote rol speelden, is niet onderzocht. Mijn indruk was dat levende zoetwatermosselen als bijvangst in de trawl in 1980 en 1981 plotseling verdwenen waren. Onderzoek hiernaar is gewenst.

De relaties van het subsysteemmodel "vis" hebben betrekking op 6% van de biomassa-productie in het Tjeukemeer. De rest blijft buiten beeld. De componenten die 94% van de biomassa produceren zoals algen, oever- en waterplanten komen in het subsysteemmodel niet voor. Gelukkig bestaan er nu weer plannen om het onderzoek aan de begrazing door zoöplankton van fytoplankton opnieuw te starten (Vijverberg, mond. meded.).

Interacties van autotrofe organismen met ongewervelden en vissen zijn in de praktijk te formuleren als onderwerp van onderzoek. Hierbij kan gedacht worden aan de populatiesamenstelling, verblijfstijd en intraspecifieke interactie (zoals territoriumgedrag) bij aal in verschillende biotopen in het meer. Hierbij kan biotoopafhankelijk foerageergedrag bestudeerd worden. Verder

zou meer aandacht besteed moeten worden aan de populatiedynamica van slakken en andere grazende (week)dieren. De begrazing door macrofauna op epifyten is van groot belang voor ondergedoken waterplanten (Richter, 1986; de Nis, 1987b). De vestiging van waterplanten wordt waarschijnlijk verhinderd door de grote hoeveelheden zand en modder die de brasem verplaatst bij het zoeken naar chironomidenlarven. Daarbij kan functioneel morfologisch onderzoek naar de werking van het voedselopname apparaat van brasem, meer inzicht verschaffen in de ecologische rol in het hele ecosysteem.

Het ecologisch onderzoek aan aal is tot nog toe sterk gerelateerd aan visserijkundig onderzoek op het niveau van de populatie. In hoofdstuk II en V heb ik duidelijk gemaakt dat studies aan het gedrag van aal belangrijk kunnen zijn bij de interpretatie van de ecologische rol. De aal is weliswaar zeer flexibel in zijn voedselkeuze, maar zijn mogelijkheden worden ethologisch (territoriaal gedrag) en morfologisch beperkt. Nader functioneel morfologisch onderzoek is gewenst naar de mogelijkheden en beperkingen die de aal heeft bij het foerageren in de bodem of bij predatie op grotere prooien zoals vis en grote ongewervelden. Net als bij brasem geldt dat dit soort spuurwerk het meest oplevert, als het wordt uitgevoerd in combinatie met ecologisch/visserijkundig onderzoek.

4. VISSERIJ EN CONCURRENTIE VAN AAL MET ANDERE VIS

De visserij op aal en de predatie door andere zoogdieren en door visetende vogels was geen onderwerp van studie van het aalonderzoek. Echter, de invloed van de visserij op de populatiesamenstelling van de aal in grote wateren in Nederland is aanzienlijk en heeft waarschijnlijk een belangrijk ecologische effect. Tesch (1986) pleit voor verlaging van de visserijdruk op aal. Hij stelt vast dat de ouderpopulatie die paait in de Sargossazee op zorgwekkende wijze in grootte afneemt. Hij suggereert dat het tijd is om de aal op de rode lijst van bedreigde diersoorten te zetten. Voor de Noord- en Westeuropese landen ziet hij een taak om meer alen de gelegenheid te geven de Sargossazee te bereiken.

Reeds aan het einde van de 50-er jaren gaat de gemiddelde lengte van mannelijke schieraal uit het IJsselmeer omlaag. Vóór 1957 ligt de modus bij 365 mm (Deelder, 1957), de lengte-frequentie verdeling lijkt dan op een normaalcurve. In 1957 ligt de modus bij 320 mm; het gemiddelde is dan 335 mm (Deelder & de Veen, 1958). Tot 1965 ligt de modale waarde rondom 300 mm. Daarna volgen de verdelingen geen eentoppige normaalcurven meer. De modale waarden bevinden zich tussen 320 en 430. Tussen 1978 en 1985 is de curve min of meer tweetoppig met een modus bij ca. 300 mm en een bij 410 mm (W. Dekker, ongepubl. data). De waarden voor de modus tussen 1957 en 1965 in het IJsselmeer behoren tot de laagste van Europa (Vøllestad & Jonsson, 1986). Zij wijzen op overexploitatie in Nederland. De onduidelijke toppen bij ca. 400 mm zijn waarschijnlijk de bijdragen aan de schieraalpopulatie uit andere gebieden in het stroomgebied van de Rijn. Naarmate de hoeveelheden lange aal uit Nederland kleiner worden, is de

bijdrage uit andere landen op het totaal beter als topje zichtbaar.

In het Tjeukemeer is in 1980 het percentage alen boven de maat van 280 mm ca. 26% van het aantal in de vangst. We nemen aan dat het aalbestand dan 44 kg ha^{-1} is (de Nie, 1987a), dat zijn ca. 1400 ex ha^{-1} . In de smalle oeverzone vinden we een andere populatiesamenstelling. Deze schat ik op 6 kg per 100 m oeverlijn, met een gemiddeld gewicht per aal van 46 g. (op grond van enkele incidenteel uitgevoerde electro bevissingen). Het percentage maatse alen is hier 58%, dus $0,58 \times 6/0,046 = 76 \text{ ex}/100 \text{ m}$. Het meer is 2140 ha groot, de oeverlijn is 21,2 km lang. Per 100 m oeverlijn is er 10 ha open water in het Tjeukemeer.

De visvangst met fuiken beperkt zich van de oeverzone tot ca. 100 m het meer in, dus op 1 van de 10 ha. In dit gebied, dat aan de oeverzone grenst, bevinden zich 360 (26% van 1400 ex in het open water) + 76 (oeverlijn) = 435 maatse alen. Door Goldspink & Banks (1975) werd de visserijopbrengst geschat op 7 kg ha^{-1} voor het hele Tjeukemeer. Maar de vangst vindt plaats in een zone die 10% van het meer uitmaakt, daarom is de visserijdruk daar 70 kg ha^{-1} . Maatse aal weegt ca. 75 g (per ex.) dus $70/0,075 = 933 \text{ ex}$. worden gevangen. Stel dat per seizoen 6 keer op een plek gevist wordt, dan is de vangkans per aal per keer $(933/6)/435 = 0,35$. Omdat de oeverzone een voedselrijk habitat vormt en omdat er genoeg aal overblijft in 9 van de 10 beschouwde hectaren, is er waarschijnlijk een voortdurende trek naar de oeverzone. Hiervoor bestaan aanwijzingen uit het voedselonderzoek (Hoofdstuk IV). Leeggeviste oevergedeelten van het meer worden opgevuld. Dit blijkt tevens uit de populatiesamenstelling: ondanks de visserij op maatse aal, overheersen hier relatief grote alen. In het open water zijn relatief meer kleine alen.

Het percentage alen dat na een seizoen niet gevangen is, dus een heel seizoen een eigen plekje heeft in de oeverzone, bedraagt:

$$(1 - 0,35)^6 = 0,0754$$

dus 7,5%.

In Fig. 4 is schematisch weergegeven hoe de lengte-frequentie curve van wegtrekkende aal verandert onder invloed van steeds hogere visserijmortaliteit. Bij alleen natuurlijke mortaliteit is het percentage (aantal) wegtrekkende aal 34%, met een modus bij 335 mm. Bij toenemende visserijmortaliteit neemt de waarde van de modus af en daalt het percentage (van het aantal) wegtrekkende alen. Echter, het model bevat nog veel versimpelingen en moet daarom meer als schema dan als realistische beschrijving van de mechanismen worden beschouwd.

Grote alen hebben een meer gevarieerde voedselkeuze; zij kunnen overschakelen op schelpdieren of jonge vis. Het is bekend dat de aal zich kan specialiseren in het vreten van kuit in de paaitijd. Grotere, waarschijnlijk vrouwelijke, aal van meer dan 500 mm lengte kan zich zelfs ontwikkelen tot predator op paarijpe karperachtige vis zoals blankvoorn (*R. rutilus*) (Diamond & Brown, 1984). Herrmann (1967) meldt een achteruitgang in de

vangsten van zeelt (*Tinca tinca*) in wateren waar de opbrengsten aan aal kunstmatig worden verhoogd door uitzetting van glas- en pootaal. Daarentegen wordt een toename in het zeeltbestand waargenomen, indien intensief in de oeverzone op aal wordt gevestigd. Waarschijnlijk kan de aal dus een merkbare invloed uitoefenen op de populatiedichtheid van karperachtige vissoorten.

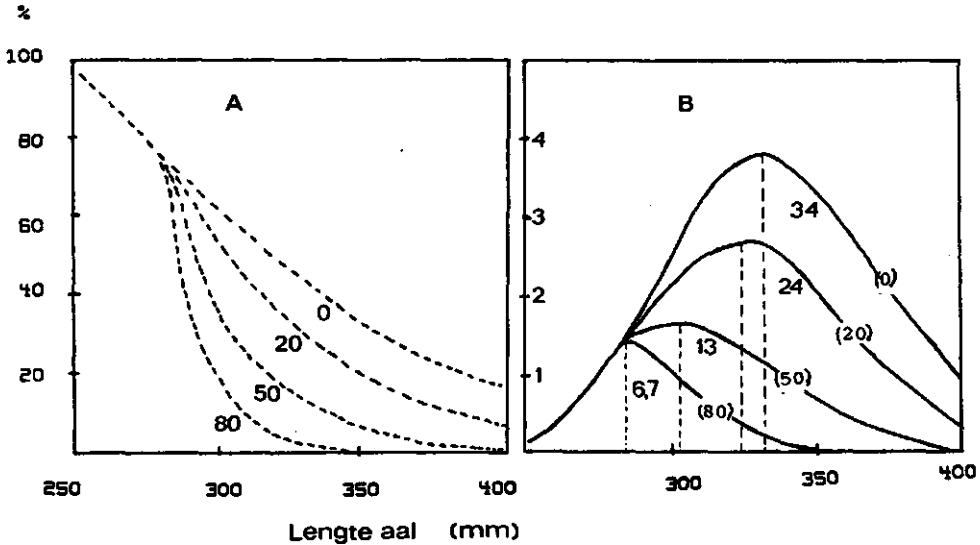


Fig. 4. Schema van de verandering in lengte-frequentie verdeling van overblijvende (A) en wegtrekkende (mannelijke) aal (B) bij geen, 20%, 50% en 80% visserijmortaliteit. In B staan de percentages van de aantallen aal die wegtrekken. (Resultaat van eenvoudige wiskundige simulatie van de groei met 30 mm per jaar. 100% is denkbeeldige groep van individuen van 250 mm lengte. Na 5 jaar wordt de 400 mm bereikt. De natuurlijke mortaliteit is gesteld op 20%, aflopend als (wortel-)functie van het gewicht naar 10% per jaar; daarna wordt de fractie die wegtrekt berekent en in mindering gebracht volgens een normaalcurve met gemiddelde 350 mm en standaardafwijking 38 mm).

Er zijn aanwijzingen dat grote aal zich territoriaal gedraagt en kleine aal weert uit zijn directe omgeving. Bij een geringere visserijdruk zal dus de populatiesamenstelling van de aal in de oeverzone zeer sterk kunnen veranderen en daarmee de dieetsamenstelling van deze populatie. Zolang de populatie uit relatief kleine aal (<340 mm) bestaat, worden er voornamelijk ongewervelde dieren gegeten. Als deze ongewervelde dieren schaars worden, heeft de aal in het voorjaar en najaar en in jaren met weinig 0+ vis, geen alternatief. Dan wordt de predatiedruk op ongewervelden dus relatief hoog en de aalgroei slecht.

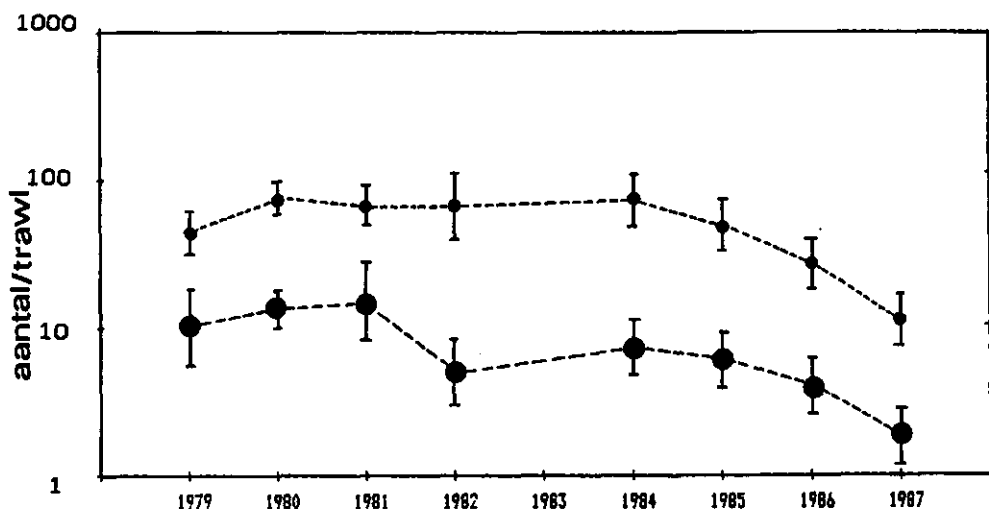


Fig. 5. Verloop van het gemiddeld aantal aalen per trawlvangst (20 min.) in het Tjeukemeer. Bovenste lijn aalen <300 mm; onderste lijn aalen >300 mm. Standaarddeviatie aangegeven. Met dank aan Eddy Lammens voor ongepubl. geg. na 1983.

Inmiddels loopt het gemiddeld aantal aalen per vangst (Fig. 5) in het Tjeukemeer (en elders) terug. In hoofdstuk II is al gewezen op de slechte intrek van glasaal en het optreden van de parasitische nematode *Anquillicola crassa*. De aantalsvermindering van kleine (ondermaatse) aal gaat in een hoger tempo dan die van de ondermaatse aal. Dit is een aanwijzing dat de oorzaak van de vermindering vooral ligt bij de slechte intrek.

De brasem en andere karperachtige vis in het Tjeukemeer wordt nauwelijks bevist. We hebben aangetoond dat brasem de

voedselomstandigheden voor aal verslechtert (zie hoofdstuk VII). Herrmann (1967) toonde aan dat in Sleeswijk-Holstein wateren met een (kunstmatig verkregen) hoge opbrengst aan karper (Cyprinus carpio), een lage aalopbrengst hebben. Hij suggereert dat dit eveneens samenhangt met voedselconcurrentie.

Lammens (1982) onderzocht de vruchtbaarheid (fecunditeit) van brasem in het Tjeukemeer. Op grond hiervan, gebruikmakend van een bestandsschatting uit 1980 (Lammens et al., 1985), kan worden berekend dat de brasempopulatie in het voorjaar ca. 7 kg kuit per ha (9 miljoen eieren ha⁻¹) produceert. Aangenomen dat dit wordt afgezet in de 21 km lange oeverzone, is dit gemiddeld 70 kg kuit per 100 m oeverzone. Als de hele aalpopulatie uit de 100 m brede en lange oeverzone (50 kg ha⁻¹) hierop zou gaan prederen met een dagelijkse voedselopname van 2% van het lichaamsgewicht, zijn 70 dagen nodig om alles te consumeren. Wellicht is het zinvol onderzoek te verrichten naar vormen van biomanipulatie met het predatiegedrag van aal als middel om de brasempopulatie te reguleren. Echter, Herrmann (1967) vermeldt dat kunstmatige verhoging van het aalbestand als middel om de brasempopulatie te verkleinen, geen effect heeft.

Verder waarschuwt Tesch (1986) in een review over concurrentie tussen aal en andere vissoorten voor verhoging van het aalbestand in wateren met kleine, economisch onbelangrijke vissoorten. Een aantal soorten hiervan komt voor in door eutrofiëring bedreigde milieus; dit zijn elrits (Phoxinus phoxinus), riviergrondel (Gobio gobio), kleine modderkruiper (Cobitis taenia) en biermpje (Noemacheilus barbatulus). De populaties van deze vissoorten kunnen door aal worden gedecimeerd (Zie ook Schmidt, 1984).

Manipulaties met de hoeveelheid vis door middel van visserij, uitdunning of uitzetting kunnen dus onvoorziene gevolgen hebben. Immers, de visfauna vormt geen geïsoleerd deel van het aquatisch ecosysteem, maar is een kwantitatief klein onderdeel van de biologische processen en structuren onder water (zie sectie 3a). Visstandbeheer moet daarom zijn ingebed in een visie op het hele ecosysteem; het moet onderdeel zijn van een beleid dat allereerst gericht is op verbetering van de waterkwaliteit en bescherming van natuurlijke waarden. Hierbij valt te denken aan een zorgvuldiger beheer van de oevers, het terugdringen van de nutriëntenbelasting en aan onderzoek naar de mogelijkheden om de ondergedoken waterplanten (Richter, 1986; de Nie, 1987b) en macrofauna terug te krijgen. Zodoende komt er meer beschutting voor vis en ontstaat er een grotere diversiteit in het voedselaanbod.

Verder valt te verwachten dat er steeds grotere biotechnologische vorderingen worden gemaakt bij de kweek en het vettemen van aal. Dan wordt het mogelijk dat een omvangrijk deel van de markt door mestrijen wordt bediend. De commerciële exploitatie van natuurlijke aalpopulaties wordt dan steeds minder noodzakelijk en/of aantrekkelijk.

Literatuur

- ALTENBURG W. (Red.), 1980. Het Tjeukemeer/ De Tsjoekemar. F.F.F. Rapport nr. 10 (Fryske Feriening foar Fjildbiology).
- BOAR, R.R. & CROOK, C.E., 1985. Investigations into the causes of reedswamp regression in the Norfolk Broads. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22:2916-2919.
- BORNKAMM, R. & RAGHI-ATRI, F., 1978. Wachstum und Inhaltstoffe von Schilf bei abgestuften Gaben von Stickstoff, Phosphor und Bor. Verh. der Gesellschaft für Oekologie 1978:3661-3667.
- BRUIN, N. DE, 1967. Onderzoek naar de vegetatie van hogere planten langs de oever en in het Tjeukemeer, verricht in de zomer van 1966. Intern rapport Limnologisch Instituut.
- CHAMBERLAIN, M.R., 1971. Studies on the littoral fauna of Tjeukemeer. Ph.D. Thesis Liverpool 281 p.
- CHAMBERS, M.R., 1973. Notes on the gammarid fauna of the Frisian lake district following the invasion of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* (Sexton). Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 3:1-6
- CHAMBERS, M.R., 1977. The population ecology of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the reed beds of the Tjeukemeer. Hydrobiologia 53:155-164.
- CHAMBERS, M.R., 1987 The status of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* (Sexton, 1939) in Friesland twenty five years after its introduction into the Netherlands. Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 11:65-68.
- DEHAAN, H & MOED, J.R., 1984. Phosphorus, nitrogen and chlorophyll-a concentrations in a typical Dutch polder lake, Tjeukemeer, in relation to its water regime between 1968 and 1982. Wat. Sci. Tech. 17:733-743.
- DEELDER, C.L., 1957. On the growth of eels in the IJsselmeer. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 23(1):83-88.
- DEELDER C.L. & DE VEEN, J.F. 1958. A calculation on the fishing intensity of the eel trawl on the IJsselmeer. Arch. Néerl. de Zool. 13:461-471.
- DENSEN, W.L.T. VAN & VIJVERBERG, J., 1983. De rol van de vis in het voedselweb van het Tjeukemeer. In: Parma, S., Emden, H.M. van, & Castelein, J. (eds.). Oecologie van meren en plassen PUDOC Wageningen 157 p.
- DIAMOND, M. & BROWN, A.F., 1984. Predation by the eel on the eggs and spawning population of the roach. Fish. Mgmt. 15:71-73.

FRIES, G. & TESCH, F-W., 1965. Der Einfluß des Massenvorkommens von *Gammarus tigrinus* auf Fisch und niedere Tierwelt in der Weser. Arch. FischWiss. 16:133-150.

GOLDSPIK, C.R. & BANKS, J.W., 1975. A description of the Tjeukemeer fishery with a note upon yield statistics between 1964 and 1970. J. Fish Biol. 7:687-708.

GULATI, R.D., 1976. Studies on the food, grazing and metabolism of a filter feeder community of zooplankton in the lakes Vechten and Tjeukemeer (Abstract). Hydrobiol. Bull. 10:3-9.

HERRMANN, G. 1967., Die Aalwirtschaft des Landes Schleswig-Holstein. Arch. FischWiss. 18:405-424.

KORF, J.F., 1973. Ons water II. Het water van Friesland. Tijdschrift Kon. Ned. Heidemij 84:103-126.

LAMMENS, E.H.R.R., 1982. Growth, condition and gonad development of bream (*A brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95:311-320.

LAMMENS, E.H.R.R., NIE, H.W. de, VIJVERBERG, J. & DENSEN, W.L.T. van, 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42:1342-1351.

LAMMENS, E.H.R.R., GEURTSSEN, J. & MCGILLAVRY, 1987. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*) and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lakes. Proc. V-th Congress of European Ichthyologists (Stockholm) 1053-1062.

MOOIJ, W. M. et al., 1987. In: Progress report 1986 of the Limnological Institute. Parma, S. Gulati, R.D. & Salomé, B.Z. (eds.). K.N.A.W.-Amsterdam 55 p.

MOSS, B. & LEAH, R.T., 1982. Changes in the ecosystem of a guantrophic and brackish shallow lake in Eastern England: potential problems in its restoration. Int. Revue ges. Hydrobiol. 67:625-659.

NIE, H.W. de, 1987a. Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). Arch. Hydrobiol. 109(3):421-443.

NIE, H.W. DE, 1987b. The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations. EIFAC/CECPI Occasional paper 19, Rome/Den Haag, 52 p.

NIE, H.W. DE, & JANSSEN, A.E. 1988. De achteruitgang van de ceervervegetatie van het Tjeukemeer tussen Oosterzee (Buren) en Echten. Intern rapport Limnologisch Instituut

- NIJSSSEN, H. & GROOT, S.J. DE, 1987. De vissen van Nederland. Stichting KNNV/Pirola Schoorl 223 p.
- PHILLIPS, G.L., EMINSON, D. & MOSS, B., 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquat. Bot.* 4:103-126.
- RICHTER, A.F., 1986. Biomanipulation and its feasibility for water quality management in shallow eutrophic water bodies in the Netherlands. *Hydrobiol. Bull.* 20:165-172.
- SCHMIDT, G.W., 1984. Fische in geschützten Gewässern? -Theoretische Überlegungen und praktische Hinweise zur Fischbesiedlung von künstlichen Gewässern in Naturschutzgebieten sowie von Teichen für den Fischartenschutz und für die Fütterung fischfressender Vögel. *Natur und Landschaft* 59:487-491.
- SUKOPP, H., 1971. Effects of man especially recreational activities, on littoral macrophytes. *Hidrobiologia* 12:331-340.
- SUKOPP, H., MARKSTEIN, B. & TREPL, L., 1975. Röhrichte unter intensivem Großstadteinfluß. *Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl.* 34:371 - 385.
- TESCH, F-W., 1986. Der Aal als Konkurrent von anderen Fischarten und von Krebsen. *Oesterreichs Fischerei* 39:5-20.
- VIJVERBERG, J. & DENSEN, W.L.T. VAN, 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer, The Netherlands. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:891-896.
- VØLLESTAD, L.A. & JONSSON, B., 1986. Life-history characteristics of the European eel, *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115:864-871.
- VIERSSEN, W. VAN, HOOTSMANS, M.J.M. & VERMAAT, J.E., 1985. Waterplanten: bondgenoten bij het waterkwaliteitsbeheer? Een visie op de toekomst van het beheer van waterplantenvegetaties. *H₂O* (18):122-126.
- WINKEL, E.H. TEN, 1987. Chironomid larvae and their foodweb relations in the littoral zone of lake Maarsseveen. Proefschrift Universiteit van Amsterdam. 145 p.
- ZANDVOORT, H. 1966. Het beheer van Frieslands boezem I & II. *De Ingenieur* 78:B9-B17 & B19-B26.

Dit proefskrift beskriuwt it fretten, it foerazjearjen en de groei fan de iel (Anquilla anguilla). It ûndersyk waard útfierd yn 'e Tsjúkemar (21 km²) yn Fryslân. Dizze mar is sûnt 1966 it wichtichste objekt fan stúdzje fan it Tsjúkemarlaboratoarium van it Limnologysk Ynstitút fan de Koninklijke Akademie van Wetenschappen. De "Akademie" betelle it ûndersyk nei de iel.

De ielpopulaasje yn 'e mar bestiet benammen út frij lytse ieltsjes mei in lingte tusken de 150 en 300 mm. Iel lytser as 120 mm is lykwols krap. It persintaazje iel "boppe de maat" (grutter as 280 mm) sit tusken de 7 en 30 % (sjoch haadstik IV).

De iel, en syn lingte makket hjirby gjin sprút út, fret it leafst bisten sûnder bonken dy't grutter binne as 7 mm en tahâlde oan de oerflakte fan de marboaiem. Dit binne de poppen en de lêste stadia fan de larven fan de dûnsmiggen (chironomiden) Chironomus plumosus, Einfeldia carbonaria en Glyptotendipes pallens, en de fliekreeft Gammarus tigrinus (sjoch haadstik III en IV).

Ut ûndersyk dat dien is yn akwariums, docht bliken dat de iel swierrichheden hat mei it finen en fangen fan de larven fan dûnsmiggen dy't yn de boaiem ferskûl socht ha (sjoch haadstik V).

Yn 1979 binne farskwettermoksels ek fan belang as fretten. Yn 1980 en 1981 giet iel fanôf in lingte fan 200 mm oer op it fretten fan spjirring (Osmerus eperlanus). Omdat de spjirring folle hurder groeit as de bek fan de iel, kin iel dy't lytser is as 340 mm yn 'e rin fan de simmer en hjerst gjin spjirring mear frette (sjoch haadstik IV en VII).

De groei fan de iel waard ûndersocht mei help fan it ôflêzen fan jierringen fan otolithen (gehoarstientsjes) en troch "cohort analysis" (in wiskundich/statistyske technyk). De groei van de <250 mm iel komt op 16 oant 33 mm jiers. Iel dy't 250-400 mm lang wie, groeit hurder: oant 43 mm jiers (sjoch haadstik VI).

By 't maitiid en simmerdeis komt der yn 'e Fryske marren wetter út 'e Iselmar. Dit wurdt der ynlitten troch de spuislûzen by de Lemmer en Starum. Sa komt de spjirring ek yn 'e marren telâne. It tal spjirring hinget bot ôf fan hoe't it waar is en is sadwaande o sa hinne en wer.

Ut eardere stúdzjes die bliken dat de spjirring in protte ynfloed hat op it tal en de grutte fan Daphnia (in wetterflie) yn it soöplankton. Daphnia makket ek in wichtich part út fan it fretten fan de gruttere brazem (Abramis brama). Yn 1980 en 1981 as der gâns spjirring yn de Tsjúkemar komt, is der net folle Daphnia foar de brazem. In fiks part fan de brazem populaasje skeakelt oer op in dieet fan dûnsmiggen. De dûnsmiggen wurde dan oereksploitearre.

De lytse iel groeit mar min omdat der net te folle fretten te finen is op de boaiem fan de mar. Yn 1981 begjint sels frij lytse iel spjirring te fretten. Dit oerstappen op in oar dieet komt troch de konkurrinsje mei de brazem om it boaiemfretten (sjoch haadstik VII).

As lêste wurdt de rol fan de iel yn it ekosysteem fan 'e Tsjúkemar bepraat. Hjirby wurdt suggerearre dat oare faktoren, njonken de konkurrinsje om dûnsmiggen, in rol spylje by it tebek rinnen fan de iel en it foarút gean fan de brazem. Der wurde suggestjes dien foar fierder ûndersyk. Fierders wurdt fêststeld dat de ielpopulaasje yn 'e Tsjúkemar, mar ek op oare plakken yn Nederlân en de rest fan NW-Europa tebek rint en dat dêrom in oanpast behear needsaaklik is (sjoch haadstik IX).

SUMMARY

This thesis describes the food, foraging and growth of the eel (Anquilla anguilla). Attention is paid to the abundance and distribution of the food organisms and the feeding and growth of other fish species. The investigations were carried out in the Tjeukemeer (21 km²) in the northern part of the Netherlands. This lake is the main object of study of the Tjeukemeer laboratory, part of the Limnological Institute of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. The Royal Academy funded the research on eel, the Ministry of Health and the Environment funded the zooplankton research.

The Tjeukemeer is a shallow (1-2 m), turbid (Secchi-disc 0.30 - 0.40 m), hypertrophic lake. It is part of a system of canals and reservoirs (lakes) receiving surplus water in late autumn, winter and early spring from a watershed covering 3060 km². Via this system the water is drained into the Waddensea or pumped into the IJsselmeer. When during spring and summer the evaporation exceeds precipitation, the whole system is drained with water from the IJsselmeer. These inputs have great impact on the physico-chemical conditions, but also on the fish fauna of the lakes. The smelt (Osmerus eperlanus) immigrates passively from the IJsselmeer as a massive flow of larvae. This immigration is dependent on weather conditions, therefore the abundance of the smelt is highly variable.

The shoreline of the Tjeukemeer is poorly developed, the emergent vegetation covers 0.5% of the surface; since the early 1970s the submerged aquatic vegetation is greatly reduced and now virtually absent.

The eel population in the Tjeukemeer, like in other large Dutch lakes, is heavily exploited. The population is dominated by small eels between 200 and 300 mm. Eels smaller than 120 mm are scarce. The proportion of eels larger than 300 mm ranges between 7 and 30% of the catch.

Irrespectively their body length, the eels prefer as food invertebrates, at least 7 mm large, living on the water bottom surface. In the Tjeukemeer the larvae (later instars) and pupae of the chironomids Chironomus plumosus, Einfeldia carbonaria and Glyptotendipes pallens, and the amphipod Gammarus tigrinus are most frequently consumed.

In 1979 larger bivalve mollusks are of secondary importance in the eel diet, while in 1980 and 1981 the >200 mm eels can switch to predation on smelt (O. eperlanus). Eels smaller than 340 mm become gape-limited in predation on smelt because the smelt grows faster than the eel mouth.

The searching and catching behaviour of small eels foraging on chironomids was investigated in aquaria. The feeding efficiency, expressed as the time interval between finding and swallowing the larva, rapidly decreases when larvae are burrowed in the substrate. The eel has no preference for pupae, if larvae and pupae are offered in the same way, i.e. both easily available for the eels.

In the stomach contents of the eels from the lake the proportion of pupae in the total chironomid biomass is 60-90%. The preference for pupae is explained by the availability of pupae, in comparison with the chironomid larvae, which are often deeply burrowed in the bottom substrate.

The growth of eel was investigated by means of otolith readings and cohort analysis. The otoliths from 905 eels were sawn and polished or manually ground to determine the age by counting winter rings. The growth of <250 mm eel amounts 16 to 33 mm per year. The 250-400 mm eels grow faster, up to 43 mm per year. The length-frequency distributions of the eel are used for cohort analysis to check the accuracy of the conclusions about growth. This analysis validated the results of the otolith readings.

Earlier studies on fish and zooplankton showed the great impact of the predation by smelt on the density of the Daphnia, in the crustacean zooplankton. Daphnia also is an important part of the diet of larger bream (A. brama). In 1980 and 1981, when the smelt population increases, the zooplankton is hardly available to the bream. A large part of the bream population switches to a diet of chironomids. The chironomid population becomes overexploited.

The overexploitation of the chironomids caused bad feeding conditions for eels confined to prey on invertebrates. The low growth rate of small eels is explained by these feeding conditions. We observe that even small eels start to prey on smelt in 1980 and 1981, but become gape-limited. Larger eels (>340 mm) show a better growth when feeding on fish.

The effects of the inputs of water from other origins in the Tjeukemeer on the horizontal distribution of crustacean zooplankton were studied. Only during short periods in summer, the population densities appeared to be influenced by the inflow of water from the IJsselmeer. In periods with a precipitation surplus (autumn and winter) the zooplankton community was "diluted" by the inflow of surplus water from the watershed. The influence on the rest of the aquatic fauna of the lake was only slight.

Patchiness in the zooplankton distribution occurs in the Tjeukemeer due to inhomogeneities in physico-chemical parameters. However, the lake is shallow and strongly influenced by wind-induced turbulence. The zooplankton appears to be more homogenous than in other lakes elsewhere in Europe. These lakes were often deeper or contained more sheltered parts.

In the last chapter the role of the eel in the ecosystem is discussed. Although competition between eel and bream for food (chironomids) occurs, it is suggested that changes in the vegetation and nutrient loading of the lake and the heavy commercial exploitation of the eel population have a negative influence on the amount of eel, while the bream is favoured by the effects of eutrophication.

DANKWOORD

Een woord van dank aan prof. dr. Jan Osse, die me aanmoedigde om mijn werk aan aal af te ronden en vooral het laatste jaar mij intensief begeleidde. In een verder verleden dank ik dr. Han Golterman die me gewijs maakte in de limnologie en de basis legde voor limnologisch georiënteerd visonderzoek. Koos Vijverberg dank ik voor de begeleiding van het zoöplanktononderzoek en de manier waarop hij de werkgroep leidde gedurende het vijfjarenplan waaraan ik een stukje kon meedoen. Wim van Densen en Eddy Lammens dank ik voor de produktieve samenwerking, stimulerende discussies en hun commentaar op manuscripten. Sikko Parma dank ik voor zijn zorg om dit onderzoek met een promotie af te ronden.

Waardevolle bijdragen in de vorm van praktisch werk, adviezen of suggesties leverden verder: Klaas Baarda, Prof. dr. Kees Bakker, Hans Bakker, Ad Bijlard, Ben Brouwer, dr. C.L. Deelder, Willem Dekker, dr. Ramesh Gulati, Theo Frank, Gerard ter Heerdt, Huub Hermans, W. Heermans, Hans Hoogveld, Aafje Landman, Sytze Landmeter, Alexis Raat en Adeë Schoon.

Verder was het onderzoek onmogelijk geweest zonder de steun van de schippers Bertus Lemsma en Koos Swart. De laatste en Peter MacGillavry worden daarbij bedankt voor hun aandeel in het meten, tellen, wegen en prepareren.

Wim Valen, die het omslag ontwierp, wordt samen met de heer K. Boekhorst bedankt voor het tekenwerk.

Douwe Kootstra dank ik voor de vertaling in het Fries van de samenvatting en, samen met Romkje Bosma, voor het redigeren en toegankelijker maken van de Nederlandse teksten.

Tot slot dank ik mijn partner Annelies Jansen voor het kritisch nalezen van alle manuscripten en de morele en materiële steun gedurende de tijd dat ik dit werk af maakte.

CURRICULUM VITAE

Henrik de Nie werd geboren in Voorburg op 4 december 1946. Studeerde van 1967 tot 1975 biologie in Leiden. Werkte als studentassistent op het Instituut voor Theoretische biologie. Deed doctoraalexamen met hoofdvak dierecologie, bijvakken limnologie en biomathematica. Was tussen 1974 en 1978 werkzaam als onderzoeker naar het effect van opwarming van Bergumermeerwater op het zoöplankton. Dit onderzoek werd gefinancierd door het Ministerie van Volksgezondheid en Milieuhygiëne en uitgevoerd vanuit het Tjeukemeerlaboratorium van het Limnologisch Instituut van de Koninklijke Academie van Wetenschappen. Na afronding van dit werk kreeg hij een tijdelijk contract voor een deeltijdbaan (50%, samen met Eddy Lammens) eveneens bij het Tjeukemeerlaboratorium, als onderzoeker aan aal.

Reisde na afloop van dit contract enige maanden door Azië en Australië en bekeek daar zeer rijkgeschakeerde ecosystemen. Kwam terug en is nu op free lance basis werkzaam met literatuuronderzoek, wetenschapsjournalistiek en onderwijs.

Overige publicaties:

H.L.Golterman, J.Voerman & H.W.de Nie, 1980. Fosfaatbelasting van het Tjeukemeer. H_2O (Tijdschrift voor watervoorziening en afvalwaterbehandeling) 6:116-121.

H.W.de Nie, 1982. Effects of thermal effluents from the Bergum Power Station on the zooplankton in the Bergumermeer. *Hydrobiologia* 95:337-349.

H.W.de Nie & J.Vijverberg, 1985. The accuracy of population density estimates of copepods and cladocerans, using data from Tjeukemeer (The Netherlands) as an example. *Hydrobiologia* 124:3-11.

Henrik W. de Nie, 1987 The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations. EIFAC/CECPI Occasional paper No. 19, 52 p.

In meer populair/wetenschappelijk en journalistieke genre gepubliceerd in *Natura* (over botulisme), het *Vakblad voor Biologen* (referaat over limnologie en visserijbiologie), *Huid en Haar* (wolven in Scandinavië), *NRC-Handelsblad* (reisbeschrijvingen en een recensie), *Limosa* (zangvogelinventarisatie), *Vogeljaar* (boomvalken en gegevensverwerking), *Bulletin voor het onderwijs in de biologie* (recensies) en *Argus* (visfaunabescherming en pleziervisserij).

COLOFON

Dit proefschrift is gedrukt in opdracht van de auteur, bij Krips Repro BV Meppel op 80 grs. houtvrij offset papier. Het omslag is gemaakt door W.J.A. Valen; de overige illustraties werden vervaardigd door K. Boekhorst, W.J.A. Valen en de auteur.

De tekst is deels getypt m.b.v. een HP-laserprinter van de afd. Tropische Veehouderij van de Landbouwniversiteit.

Wageningen, februari 1988.