

**INTERACTIONS BETWEEN FISHES  
AND THE STRUCTURE OF FISH COMMUNITIES  
IN DUTCH SHALLOW, EUTROPHIC LAKES**

**BIBLIOTHEEK  
DER  
LANDBOUWHOOGESCHOOL  
WAGENINGEN**



0000 0174 3653

610951

Promotor: dr. J.W.M. Osse, hoogleraar algemene dierkunde  
Co-promotor: drs. W.L.T. van Densen, universitair docent met betrekking tot visserijkunde en visbeheer

NN082019 1099

Eddy Lammens

# INTERACTIONS BETWEEN FISHES AND THE STRUCTURE OF FISH COMMUNITIES IN DUTCH SHALLOW, EUTROPHIC LAKES

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 31 oktober 1986  
des namiddags te vier uur in de aula  
van de Landbouwuniversiteit te Wageningen

/SN=242065

## STELLINGEN

1. De verschuiving in de samenstelling van visbestanden als gevolg van eutrofiëring is voor een groot gedeelte terug te voeren op een verschuiving in de efficiëntie waarmee de beschikbare voedselbronnen benut kunnen worden door zowel roofvissen als prooivis (dit proefschrift).
2. De afwezigheid van een professionele snoekbaarsvisserij in Friesland en de grote spieringstand in het IJsselmeer leidt niet alleen tot een zeer grote snoekbaarsstand in de Friese meren, maar ook tot een sterk verhoogde brasemstand (dit proefschrift).
3. Het beheer van één populatie houdt in dat (onwillekeurig) meerdere populaties beheerd worden (dit proefschrift).
4. Populatiedynamica, zoals beschreven in vele handboeken (Ricker 1975), wordt een stuk betrekkelijker wanneer populaties als onderdelen van gemeenschappen worden beschouwd (May 1984).
5. Het belang van het IJsselmeer als rui- en foerageerplaats voor futen en zaagbekken (Piersma 1985, Platteeuw 1982) zou aanzienlijk gereduceerd worden door het verdwijnen van de snoekbaarsvisserij hier.
6. Oogst modellen in de visserij hebben slechts een beperkte waarde omdat recruteringsmechanismen in relatie tot de eigen en andere ouderpopulaties onvoldoende bekend zijn. Optima van oogst en recruttering liggen hoogstwaarschijnlijk samen (Ricker 1975, May 1984).
7. De functie van kraamkamers als opgroeiplaats voor jonge vis is niet bepaald door hun geschiktheid als foerageerplaats maar veeleer als bescherming tegen predatoren (Werner et al. 1983a,b).
8. De grote variatie in voedselselectie en habitatkeuze binnen een bepaalde diersoort is grotendeels voorstellbaar door optimaal-foerageer gedrag en predatierisico (Werner & Hall 1974, 1976, Werner 1983b).
9. Abiotische factoren vormen de voorwaarde voor de potentiële aanwezigheid van bepaalde soorten, hun interacties bepalen hoeveel er werkelijk aanwezig zijn en de opbouw van de gemeenschap die ze vormen (Brooks & Dodson 1965, Zaret 1980, Strong et al. 1984).
10. Men realiseert zich vaak onvoldoende dat modellen en theorieën slechts schimmen van de werkelijkheid zijn waaraan tot in het oneindige gesleuteld moet worden via testbare hypotheses (Popper 1963).
11. Het verdient aanbeveling stellingen zo te formuleren dat ze ook werkelijk aangevallen kunnen worden.

DICHTER  
LANDROUW  
WAGENHANGER

12. Het gezegde 'als 'n vis in 't water' schetst de positie van de vis te rooskleurig.

#### Literatuurreferenties

- Brooks, J. L. and S. L. Dodson, 1965. Predation, body-size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- May, R. M. (ed.). 1984. Exploitation of marine communities. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. Tokyo..
- Piersma, T. 1985. Biometrie, conditie en rui van futen (Podiceps cristatus) in het IJsselmeer gebied. RIJP Rapport 1985-27 abv.
- Platteeuw, M. 1982. Voedselöcologie van Grote Zaagbekken Mergus merganser en Middelste Zaagbekken Mergus senator in het IJsselmeergebied. Doctoraalverslag Zool. Lab. RUG & Rijksdienst IJsselmeerpolders.
- Popper, K.R. 1963. Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge. Harper and Row, N.Y.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin 191 Fish. Res. Bd Canada*. Ottawa.
- Strong D. R., Jr., D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle., eds. 1984. Ecological communities: conceptual issues and evidence. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Werner, E. E. & D.J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the blue-gill sunfish (Lepomis macrochirus). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Werner, E. E. and D. J. Hall, 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science* 191: 404-06.
- Werner, E. E., G. C. Mittelbach, D. J. Hall and J. F. Gilliam. 1983 a. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64: 1525-1539.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam., D. J. Hall. and G. G. Mittelbach. 1983 b. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- Zaret, T. M. 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven and London.

Stellingen behorend bij het proefschrift 'Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow eutrophic lakes'.

Eddy Lammens, 31 oktober 1986.

**Voor Adee  
en Joost**

INHOUDSOPGAVE:

Inleiding . . . . .	1
Samenvatting . . . . .	11
Summary . . . . .	14
Growth, condition and gonad development of bream ( <u>Abramis brama</u> ) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 311-320 . . . . .	17
A comparison between the feeding of white bream ( <u>Blicca björkna</u> ) and bream ( <u>Abramis brama</u> ). Verhandlungen der Internationale Vereinigung Limnologie 22: 886-890 . . . . .	27
A test of a model for planktivorous filter feeding by bream <u>Abramis brama</u> . Environmental Biology of Fishes 13: 288-296 . . . . .	32
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 and Aquatic Sciences 42: 1342-1351 . . . . .	40
Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream <u>Abramis brama</u> , roach <u>Rutilus rutilus</u> and white bream <u>Blicca björkna</u> in hypertrophic lakes. Proceedings of the V Congress of European Ichthyologists Stockholm. in press. . . . .	50
Hoe vissen samenleven. Gelijknamige titel van voordracht gehouden op het Biologische Raad Symposium 'Als 'n vis in 't water', 1 november 1985. Verschijnt als hoofdstuk in gelijknamige boek bij PUDOC, Wageningen. . . . .	65
The role of predation in the community structure of fish and zooplankton in Dutch hypertrophic lakes, a comparative study. . . . .	82
Dankwoord . . . . .	99
Curriculum vitae . . . . .	100

## INLEIDING

### De voorgeschiedenis

In 1969 werd in het kader van het I.B.P. (Internationaal Biologisch Programma) het Tjeukemeer uitgekozen als representant van ondiepe laaglandmeren in delta gebieden en werd daardoor object voor produktieonderzoek. Het I.B.P. had zich als voornaamste doel gesteld produkties van ecosystemen te meten en te kijken hoe deze produktie per ecosysteem over het voedselweb verdeeld werd. Produktie was gedefinieerd als de hoeveelheid per tijdseenheid aangemaakte organische stof onafhankelijk van het feit of deze in dezelfde periode wel of niet verdween door consumptie of wat voor reden dan ook. In het Tjeukemeer Laboratorium van het Limnologisch Instituut werd dit bepaald voor algen, watervlooien, muggelarven, vlokreeften en vis, in de veronderstelling dat op deze manier het ecosysteem redelijk beschreven werd. Het was niet de bedoeling van het I.B.P. om mechanismen te beschrijven maar een idee te geven van de produktie van elk van deze groepen. Voor zover het de visproduktie betrof heeft Chris Goldspink dit gedaan voor brasem, blankvoorn en kolblei, die in ieder geval toen de belangrijkste vissoorten waren naast spiering, snoekbaars en aal. Voor zover het om produktie schattingen ging leek grotendeels aan de doelstellingen van het I.B.P. beantwoord, hoewel vooral jonge vis om vangtechnische redenen buiten beschouwing gelaten waren.

Uit een literatuuronderzoek van Wim van Densen kwam naar voren dat het grootste deel van de visproduktie bepaald werd in het eerste levensjaar (0+ groep). Voor de meeste wateren bleek te gelden dat meer dan 50% van de totale visproduktie door deze groep bepaald werd en de vraag was in hoeverre dit ook gold voor het Tjeukemeer, waar jonge vis niet eerder in het onderzoek betrokken was vanwege de ontoereikende vangstmethoden. Bovendien zou volgens de literatuur de toekomstige jaarklassterkte al in het eerste jaar bepaald worden en kon deze groep de produktie en samenstelling van het zooplankton (watervlooien) sterk beïnvloeden. Een studie naar de produktie van deze groep in het Tjeukemeer en de factoren die de variatie daarin van jaar tot jaar bepaalden leek voor de hand te liggen.

Het daartoe geformuleerde project werd gehonoreerd door BION en uitgevoerd door Wim van Densen in de periode 1975-1978. In dit onderzoek werd in eerste instantie veel aandacht besteed aan het ontwikkelen van methoden voor de bemonstering van deze vis (in een lengte categorie van 5 tot 100 mm.) vooral in het open water. De belangrijkste soorten in deze categorie waren spiering, snoekbaars en baars, en in mindere mate blankvoorn, brasem en pos. Het verschil in produktie en samenstelling bleek van jaar tot jaar zeer groot en wordt zowel door biologische als niet-biologische factoren veroorzaakt. Zeer belangrijke niet-biologische factoren zijn temperatuur, wind en waterbeweging anders dan door wind veroorzaakt en daarmee samenhangend zuurstofgehalte, de belangrijkste biologische factoren zijn voedsel en predatie.

Het meest opmerkelijke was het grote verschil in soortsamenstelling van jonge en oude vis. Het duidelijkst komt dit tot uiting in de spiering- en brasempopulatie. Hoewel spiering vijf jaar oud kan worden, vind je in Tjeukemeer slechts één of hooguit twee jaarklassen. Spiering ouder dan twee jaar krijgt blijkbaar geen kans om te overleven. Brasem daarentegen is in de eerste jaren ondervertegenwoordigd in het open water, d.w.z. de hoeveelheid oude brasem kan niet verklaard worden uit de jongere jaarklassen en moet dus grotendeels elders vandaan komen, bv. uit de ondiepe littoriale gebieden. De andere soorten houden het midden tussen deze beide extremen. De opbouw van de uiteindelijke visgemeenschap zoals die aangetroffen wordt in het open

water is dus zeker geen directe afspiegeling van wat er als jonge vis aanwezig is. In de meeste jaren vormt spiering het grootste gedeelte van de vis in zijn eerste levensjaar, maar soms zijn er ook grote hoeveelheden baars en snoekbaars. Brasem is in het eerste jaar bijna nooit overheersend en blankvoorn nooit, althans niet in het Tjeukemeer. De oudere vis bestaat grotendeels uit brasem, snoekbaars en aal en slechts geringe hoeveelheden spiering, baars, blankvoorn, kolblei en pos. Van alle vissoorten worden alleen brasem en snoekbaars dominant in het open water, de overige soorten worden opgegeten of verdwijnen naar veiliger oorden of verdwijnen om andere redenen.

Dat een bepaalde vissoort op een bepaald moment in zijn leven geen kans krijgt om een plaats te bezetten in een ecosysteem kan meerdere oorzaken hebben: 1. het geschikte voedsel is niet aanwezig als gevolg van voedselconcurrentie; 2. de vis wordt opgegeten of weggevangen (predatie); 3. het risico is te groot vanwege de aanwezigheid van predatoren; 4. de omgeving is niet geschikt gezien de temperatuur, zuurstofspanning en/of waterbeweging. De invloed die deze processen op de structuur van de visgemeenschap uitoefenden kon alleen kon alleen bepaald worden door de oudere vis in het onderzoek te betrekken, d.w.z. vooral brasem, snoekbaars en aal. Mijn aanvankelijke deel in dit geïntegreerde onderzoek was de rol van de cypriniden brasem, blankvoorn en kolblei in dit subecosysteem van vis en voedselorganismen.

#### Het onderzoek

In 1979 werd dit onderzoek naar de rol van vooral competitie en predatie in de opbouw van de visgemeenschap gestart. De eerste jaren waren onderzoektechnisch gezien zeer gunstig omdat in deze jaren de recruteringsextrem was. Uit het onderzoek van Wim van Densen werd toen ook voor het eerst duidelijk dat het grootste deel van de spiering in het Tjeukemeer afkomstig is uit het IJsselmeer. Elk voorjaar wordt ten behoeve van de waterpeilbeheersing voor de landbouw water ingelaten vanuit het IJsselmeer en stromen larven passief het Friese meren gebied binnen. Het voorjaar van 1979 was koud en nat met als gevolg dat het peil in het Tjeukemeer te hoog was om water in te laten. Dat jaar was er nauwelijks spiering, terwijl de recruteringsdruk op het zoöplankton was, werd deze uitgeoefend door de oudere vis, d.w.z. vnl. brasem. In dit jaar werd het zoöplankton uitzonderlijk groot en vormde het hoofdbestanddeel van het voedsel voor brasem. In dit jaar was de conditie van alle brasem lengteklassen bizar goed, terwijl die van snoekbaars snel achteruit ging. Opmerkelijk en tot nu sterk onderschat was het grote belang van zoöplankton voor niet alleen de jonge maar ook de oudere brasem. Het is een dwaze gedachte dat deze vissen die morfologisch beter uitgerust zijn om op bodemvoedsel te foerageren, vnl. zoöplankton eten. Dit geldt te meer daar uit de literatuur bekend is dat brasem bij uitstek muggelarven eet die 1-2 cm diep in de bodem leven. Het meeste voedselonderzoek aan brasem is gedaan in minder eutrofe omstandigheden dan welke gelden in het Tjeukemeer. Dit meer is door de omringende landbouw- en woongebieden zo voedselrijk geworden dat de hoeveelheid zoöplankton in dit meer (en vele andere Friese meren) vele malen groter is dan vroeger en efficiënt door brasem opgenomen kan worden in perioden dat de samenstelling geschikt is.

In tegenstelling tot 1979 was de recruteringsextrem in 1980 en 1981 uitzonderlijk goed voor praktisch alle vissoorten, vooral spiering, die de vangst aan jonge vis meestal volkomen domineert. Deze spiering heeft paaigronden in het noord-oostelijk gedeelte van het IJsselmeer. De hier

geboren larven worden met de stroom meegevoerd als het IJsselmeerwater de Friese boezem binnenstroomt. In 1980 en 1981 gebeurde dit zeer massaal, waarbij in 1980 ook grote hoeveelheden baarslarven meegevoerd werden. Omdat dit grote bestand aan jonge vis geheel planktivoor was veroorzaakte dit een zeer grote predatiedruk op het zoöplankton. De samenstelling hiervan veranderde ten opzichte van het vorige jaar. Dit had vooral betrekking op de grootte-samenstelling van de verschillende soorten en in wat mindere mate op hun aantalen. Het kwam het duidelijkste tot uiting in de grootte van Daphnia hyalina, Bosmina coregoni en die van cyclopoïde copepoden. De kleinere soorten werden in veel mindere mate beïnvloed. Het gevolg van deze verandering in de groottesamenstelling van het zoöplankton was dat het niet meer opgenomen werd door brasem groter dan 30 cm, terwijl die in gewicht een zeer groot deel van het totale brasem bestand uitmaakt. Blijkbaar was het niet meer efficiënt om nog langer op deze voedselsoort te foerageren. Deze brasem lengteklassen schakelden grotendeels over op muggelarven, terwijl de wat kleinere brasem een veel groter aandeel benthische cladoceren in hun voedselpakket opnamen. Vooral de grotere brasem ging sterk in conditie achteruit en de lengtegroei stond praktisch stil. Ook de aanmaak van kuit en hom was in deze jaren sterk verminderd.

Omdat in deze jaren gelijktijdig ook de andere vissoorten bemonsterd werden, konden er dwars verbanden gelegd worden naar de snoekbaars en de aalpopulatie. Uit het onderzoek van Wim van Densen bleek dat snoekbaars bij het ruime voedselaanbod van spiering in 1980 en 1981 geheel herstelde van zijn zeer slechte conditie in het voorafgaande jaar. Het aalononderzoek van Henrik de Nie liet zien dat aal kleiner dan 30 cm net als brasem groter dan 30 cm in 1980 en 1981 sterk in conditie achteruitging, terwijl de grotere aal het beter deed dan in 1979. Blijkbaar is de brasempopulatie te groot om onderhouden te kunnen worden door de productie van muggelarven. Als bij extreme predatiedruk van planktivore vis het zoöplankton wegvalt voor het grootste deel van de brasempopulatie dan is de laatste gedwongen muggelarven te eten. Het gevolg is dat deze snel overgeëxploiteerd zijn en ook niet meer voldoende zijn voor het deel van de aalpopulatie kleiner dan 30 cm. Omdat deze nog te klein zijn efficiënt vis te eten kunnen ze niet profiteren van de grote hoeveelheid vis in tegenstelling tot de grote aal en uiteraard snoekbaars.

Deze geïntegreerde aanpak van het onderzoek toont aan dat het functioneren van de afzonderlijke vispopulatie niet begrepen kan worden zonder dat ze in verband met de overige populaties gebracht worden. De duidelijke interacties tussen de vispopulaties tonnen aan dat de structuur in de visgemeenschap niet zomaar willekeurig is, maar dat biologische factoren in de vorm van competitie en predatie sterk bepalend zijn voor de opbouw van gemeenschappen. De niet biologische factoren zoals temperatuur, zuurstofgehalte, pH, waterbeweging en andere chemische en fysische factoren bepalen op het niveau van de populatie of een soort überhaupt wel of niet kan voorkomen. Nu drong zich de vraag op waarom vooral brasem en snoekbaars zo dominant zijn in het Tjeukemeer en blankvoorn, kolblei, pos en baars nauwelijks kans krijgen zich te ontwikkelen. In hoeverre is dit het gevolg van competitie en predatie?

#### De rol van competitie

Al snel werden een aantal hoofdzaken duidelijk, nl. dat het zoöplankton alleen beschikbaar is voor het oudere deel van de brasempopulatie als de groottesamenstelling en de dichtheid voldoende zijn. Dit is echter alleen het geval wanneer de efficiëntere planktivore vis afwezig is, m.a.w. in aanwezigheid van jonge vis is er qua voedsel relatief

weinig ruimte voor het oudere deel van de brasempopulatie. In een relatief stabiele populatie met altijd veel jonge vis zal de hoeveelheid grotere brasem beperkt zijn en grotendeels afhankelijk van de muggelarvenpopulatie. In een situatie met betrekkelijk weinig jonge vis zal een groot deel van het zoöplankton beschikbaar zijn voor grotere brasem en een grotere brasempopulatie toelaten.

De nuances in de verschuivingen van het zoöplankton als gevolg van predatiedruk hangen sterk af van het verschil in voedselselectiviteit van de verschillende soorten wat op zijn beurt weer sterk samenhangt met de functionele morfologie van de onderscheiden soorten. De verschillen tussen de soorten hebben vooral betrekking op de algemene lichaamsform, maar vooral op die structuren die met de voedselopname te maken hebben zoals de bekopening, de uitstulpbaarheid van de bek, de vorm van de kieuwfilters en de grootte van de keelstanden.

Binnen de drie soorten cypriniden brasem, blankvoorn en kolblei verschuift de selectiviteit ten aanzien van het zoöplankton naar de grotere soorten naarmate de vis groter wordt. Bij kolblei gebeurt dit het snelst, bij brasem gaat de verschuiving heel geleidelijk. Brasem van 35 cm heeft ongeveer dezelfde selectiviteit als een kolblei van 15-20 cm en blankvoorn van 20-25 cm. De beide laatste soorten hebben veel moeite met het opnemen van snel bewegende copepoden, brasem heeft er minder moeite mee maar doet het ook niet erg efficiënt. Binnen deze drie soorten cypriniden kan brasem ook bij een grotere lengte het zoöplankton goed benutten. De overige zoöplankton etende soorten zoals spiering, jonge baars en snoekbaars zijn bij eenzelfde lengte nog selectiever en zijn veel efficiënter in het opnemen van snelbewegende copepoden. In het eerste jaar waarin een lengte van hooguit 7 cm bereikt wordt is de invloed op de grootte-samenstelling van het zoöplankton door de laatste drie vissoorten veel rigoreuzer dan die van de eerste drie zolang de afmeting van het zoöplankton niet beperkend is.

Deze selectiviteit heeft te maken met de wijze van predatie en daarmee samenhangend de functionele morfologie van de vis. De opname van dit zoöplankton gebeurt door aanzuiging van het omringende water. Dit kan gebeuren vanuit een stilstaande of zwemmende positie afhankelijk van de mogelijkheden van de betreffende vis. De soorten cypriniden hebben een relatief vrij smalle bekopening waardoor het zwemmend opnemen van prooien een stuk moeilijker is dan bij baars, snoekbaars en spiering die een veel grotere opening hebben. Brasem en in mindere mate kolblei kunnen in tegenstelling tot de overige soorten de bek uitstulpen (protrusie) en daardoor vanuit stilstaande positie een gerichte waterstroom opwekken. Bij beide vissen is deze protrusie naar beneden gericht en kan goed gebruikt worden om bodemsubstraat (met voedseldeeltjes) op te zuigen. Beide soorten kunnen dit dan ook vrij efficiënt. Dit zelfde systeem kunnen ze ook goed gebruiken om ongericht water op te zuigen en dit via hun kieuwfilter te filteren. Brasem heeft een fijner filter dan kolblei en kan dan ook relatief kleinere deeltjes vast houden. Blankvoorn kan de bek nauwelijks uitstulpen en kan ook veel minder efficiënt bodemsubstraat opnemen. De fijnheid van zijn kieuwfilter is vergelijkbaar of iets fijner dan dat van kolbei en er is weinig verschil in de opname van zoöplankton. Het specialisme van blankvoorn ligt veleer in zijn krachtig ontwikkelde keelstanden, die het hem mogelijk maken slakken en mosselen te kraken, wat kolblei slechts in geringe mate kan en brasem nauwelijks. Bovendien kan blankvoorn vegetarisch leven in tegenstelling tot de overige soorten.

Snoekbaars is bij een lengte van 5-10 cm nauwelijks meer in staat efficiënt zoöplankton < 1 mm te eten, terwijl baars het bij 15-20 cm laat afweten. Het kieuwfilter is bij deze soorten nauwelijks ontwikkeld. Spiering daarentegen heeft een zeer fijn kieuwfilter en kan zeer kleine

voedselorganismen opnemen. Omdat spiering de kans niet krijgt groot te worden in Friesland is het niet duidelijk of de opname van zoöplankton bij een grotere lengte snel beperkt is. Pos maakt als enige zeer weinig gebruik van zoöplankton en schakelt al bij een lengte van enkele centimeters over op muggelarven. Deze vis heeft net als de andere baarsachtigen een relatief grote bekopening maar kan zijn bek uitstulpen in een neerwaartse richting net als brasem en kolblei. Net als brasem is het een vrij trage vis, die zich meestal vlak boven de bodem ophoudt. Het kieuwfilter is nauwelijks ontwikkeld, maar in tegenstelling tot brasem en kolblei is deze vis in staat prooien individueel in het substraat te localiseren, mogelijk met zijn zijlijn orgaan of via reuk.

Brasem, pos en snoekbaars zijn veel minder dan blankvoorn, kolblei, baars en spiering afhankelijk van licht bij de voedselopname. De eerste foerageren voornamelijk 's nachts of in de schemering, terwijl de overige soorten bij voorkeur overdag foerageren. De grotere brasem heeft voor zijn filter feeding gedrag nauwelijks licht nodig, terwijl pos mogelijk via zijlijn of reuk zijn prooien localiseert. In tegenstelling tot snoek heeft snoekbaars een veel minder ontwikkeld zijlijnsysteem. Mogelijk is net als bij aal de reuk sterk ontwikkeld.

#### Opdeling van voedselsoorten en ruimte door competitie

De genoemde vissoorten kunnen elkaar via het voedsel beïnvloeden door een bepaalde voedselsoort zo sterk te exploiteren en zijn grootte-samenstelling zo sterk te veranderen dat een andere soort die wat minder efficiënt is, niet meer in staat is deze nog te exploiteren. In afwezigheid van predatoren (snoekbaars, grote aal, grote baars) bepaalt dit verschil in exploitatie de verhouding in dichtheden van de vissoorten en ontstaat er een opdeling van de voedselsoorten in afhankelijkheid van het specialisme van elke vissoort. Spiering is waarschijnlijk de meest efficiënte zoöplanktoneter en zal alle andere soorten snel dwingen over te stappen op alternatief voedsel. Kleine brasem zal snel overstappen naar benthische cladoceren, grotere brasem, kolblei en pos naar muggelarven, kleine snoekbaars, baars en blankvoorn naar muggepoppen die uit het bodemsubstraat naar het oppervlak opstijgen, maar de laatste vooral naar slakken en mosselen. Na het zoöplankton komen dus de muggelarven aan de beurt. Brasem, kolblei en pos zijn het beste uitgerust om deze bodemorganismen te bemachtigen. Bij gelijke lengte is kolblei efficiënter dan brasem, maar omdat brasem veel groter wordt en dan bovendien ook dieper in het substraat kan doordringen, kan de laatste efficiënter gebruik maken van deze voedselbron. Wat de positie van pos is ten opzichte van brasem is nog niet duidelijk.

Als pos en kolblei bij een gegeven muggelarvenbestand niet meer efficiënt kunnen foerageren zijn zij gedwongen naar weer nieuwe alternatieven te zoeken. Behalve voedselsoorten kan dit ook een andere ruimte zijn waar brasem geringere dichtheden heeft. Pos zou hiertoe gedwongen kunnen zijn, kolblei kan hetzelfde doen, maar kan ook overstappen naar bijvoorbeeld mosselen. Blankvoorn moet al eerder overstappen naar slakken en mosselen, maar benut deze weer veel efficiënter dan kolblei. Als baars niet kan switchen naar een dieet van vis is ook deze gedwongen een andere ruimte op zoeken waar de concurrentiekracht geringer is, bijvoorbeeld vegetatierijke gebieden, waar deze vis net als pos waarschijnlijk veel makkelijker kan manoevreren dan brasem en snoekbaars. De laatste twee mijden vegetatierijke gebieden veel meer dan de overige soorten, om redenen die nog niet duidelijk zijn. Waarschijnlijk is foerageren voor deze vissen hier veel moeilijker. Snoekbaars lijkt alleen in een open en troebele of donkere

omgeving efficiënt te foerageren, maar nauwelijks in vegetatierijk helder water in tegenstelling tot snoek. Brasem gebruikt vegetatie alleen als substraat om te paaien, maar blijft niet in dit gebied om te foerageren.

Wanneer voedsel de enige beperking is voor de verspreiding en samenstelling van vissoorten dan is de populatiestandaard van elke soort grotendeels bepaald door de te exploiteren productie van de onderscheiden voedselsoorten. Maar weinig soorten bereiken dit plafond omdat ze zelf gedurende een groot deel van hun leven bloot staan aan predatie door roofvissen (of andere predatoren). De mate waarin de eerder genoemde soorten geprudeerd worden verschilt per levensfase en per soort. Spiering, bijvoorbeeld, is een heel kwetsbare prooivis, die in de Friese meren niet eens de kans krijgt een populatie van meerdere jaarklassen op te bouwen en al in zijn eerste jaar bijna volledig door snoekbaars wordt weggegeten. Deze vis zoekt nauwelijks bescherming op, ook niet als er vegetatie aanwezig is, in tegenstelling tot de overige soorten die daar wel gebruik van maken. Soorten die langzaam groeien zoals pos, blankvoorn, baars en kolblei staan langer bloot aan predatie-gevaar en zullen daarom in gebieden met weinig schuilplaatsen en veel predatoren het eerste verdwenen zijn.

Voor de uiteindelijke samenstelling van de visgemeenschap is het dus niet voldoende te begrijpen wat het voedselspectrum van de verschillende vissoorten is en hoe efficiënt deze opgenomen worden, maar daarnaast is het belangrijk te weten wat de kwetsbaarheid is voor predatoren, en wat voor schuilmogelijkheden er zijn.

#### De rol van predatie

De snoekbaarspopulatie in het Tjeukemeer wordt sinds 1977 niet meer geëxploiteerd door beroepsvisser en heeft zich sindsdien kunnen ontwikkelen voorzover de voedselomstandigheden dat toelaten. In de periode daarvoor werd jaarlijks ongeveer 70% van de snoekbaarspopulatie > 42 cm weggevist en was de visserij meer beperkend dan de voedselomstandigheden. De periode voor de stopzetting van de visserij is voldoende gedocumenteerd om ze te kunnen vergelijken met de periode daarna. In het door beroepsvisser geëxploiteerde Beulaker Wijde en het niet-geëxploiteerde Langweerder Wielen en Morra werden soortgelijke onderzoeken opgezet. Morra was bovendien interessant vanwege een grootschalig bevissingsexperiment met zegens om de brasempopulatie te reduceren en meer ruimte te geven aan de aalpopulatie.

In alle vijf situaties was de brasempopulatie dominant, hoewel er een groot verschil was in dichtheid en samenstelling. De brasempopulatie was het omvangrijkste in die situaties waar de snoekbaars de kans kreeg zich te ontwikkelen (Tjeukemeer na 1977, Langweerder Wielen na 1977). Daar waren prooivissen in de vorm van spiering, baars, blankvoorn en pos in slechts geringe hoeveelheden aanwezig. Waar snoekbaars in veel geringere hoeveelheden voorkwam (Tjeukemeer voor 1977, Beulaker Wijde en Morra) was de prooivis-populatie veel omvangrijker en was grote brasem altijd minder talrijk. In de typische snoekbaarswateren vormden spiering en jonge brasem het grootste deel van het prooivisbestand, in Morra nam blankvoorn de plaats van spiering in. De geringe hoeveelheden spiering en snoekbaars in dit water heeft mogelijk met de aangelegen ligging van dit meer te maken, die het meer moeilijker bereikbaar maakt voor spiering. Mogelijk is de laatste essentieel voor de ontwikkeling van een grote snoekbaarspopulatie. De geringere diepte in Morra maakt het mogelijk ook minder aantrekkelijk voor snoekbaars.

#### DE ONTWIKKELING VAN DE IDEEEN ALS RODE DRAAD DOOR DE ARTIKELEN

Het eerste artikel in dit proefschrift beschrijft de brasempopulatie

in de eerste drie jaar van het onderzoek. De essentie van dit eerste verhaal is dat het verschil in groei, conditie en aanmaak van hom en kuit in deze drie jaren direct verband houdt met de beschikbaarheid en dieetaandeel van het zoöplankton. De gedachte dat een typisch bodem foeragerende vis als brasem het vooral goed doet op zoöplankton was tegenstrijdig met alle bestaande ideeën omtrent eetgedrag van brasem. Zoöplankton werd altijd beschouwd als een armoede voedsel dat alleen door brasem gegeten werd als er echt niets anders meer was. Vroeger ging deze bewering dan ook meestal wel op, omdat in die tijd de wateren niet zo voedselrijk waren, dat zoöplankton zulke hoge dichthes kon bereiken en dus een interessante voedselbron voor grote brasem zou kunnen zijn. Dat brasem zoöplankton eet was wel eerder geconstateerd, alleen de hoeveelheden en het relatieve belang waren nieuw. De eerste drie jaar lieten dit vanwege de extreme omstandigheden duidelijk zien.

Het tweede artikel gaat wat nader in op de voedselopname van brasem en vergelijkt deze met die van kolblei in dezelfde omstandigheden. Brasem en kolblei zijn sterk op elkaar gelijkende vissoorten die maar beperkt samen kunnen leven. Brasem wordt meestal in het open water aangetroffen terwijl kolblei veel meer beperkt is tot oeverbieden. Het artikel probeert aan te geven dat de voedselkeuze van beide soorten hierbij een grote rol kan spelen. Het dieet van kolblei lijkt heel sterk op dat van brasem, het belangrijkste verschil is de snelheid van verandering in relatie tot de lengte. Zoöplankton en muggelarven zijn ook voor kolblei de belangrijkste voedselorganismen, maar de efficiëntie verschilt in die zin dat kolblei al snel de kleinere zoöplanktonsoorten niet meer kan vasthouden, maar efficiënter op chironomiden foerageert. Dit verschil in opname-efficiëntie wordt gerelateerd aan de ontwikkeling van het kieuwfilter, dat bij kolblei veel grotere openingen tussen de kieuwbogen toelaat. Het nadeel is dat zoöplankton moeilijker vastgehouden wordt, het voordeel dat bij kleinere lengte makkelijker muggelarven uit het bodemsubstraat 'gezeefd' kunnen worden, omdat de substraatdeeltjes het kieuwfilter gemakkelijker kunnen passeren. De ecologische implicatie is dat een kleinere soort als kolblei in de bescherming van een vegetatierijke omgeving waar meestal minder zoöplankton aanwezig is, snel kan overschakelen op muggelarven.

Het derde artikel gaat nog wat dieper in op de planktivore voedselopname van brasem, vooral omdat deze enigszins controversieel is en ik daarom de behoefte voelde tekst en uitleg te geven over het mechanisme van deze voedselopname. Dat vrij grote vissen van 30-40 cm propvol zitten met praktisch alleen maar zoöplanktondeeltjes van 1-1.5 mm doet vermoeden dat er sprake is van een of ander filtermechanisme. Als dit werkelijk zo is dan moet dat af te leiden zijn uit de dieetsamenstelling in relatie tot het voedselaanbod. Mijn veronderstelling was dat als er sprake is van filter-feeding er aan enkele basisvooraarden voldaan moet zijn nl. 1. omdat het kieuwfilter grover wordt met toenemende lengte van de vis, kunnen steeds meer deeltjes het filter passeren en moet de gemiddelde lengte van het zoöplankton toenemen met de lengte van de vis maar moet de standaarddeviatie afnemen; 2. er moet een duidelijke positieve relatie zijn met de gemiddelde lengte en standaarddeviatie van het aanbod-zoöplankton; 3. er is geen verband met de dichtheid. Deze drie voorwaarden voor filter-feeding konden getest worden met de gegevens van darminhouden van de afgelopen jaren in relatie tot het aanbod van zoöplankton dat tegelijkertijd was gemonsterd. Ongeveer 70% van de totale variatie in het opgenomen zoöplankton kon verklaard worden door de lengte van de vis en het aanbod van het zoöplankton. Voor de grotere brasem kon geen verband met de dichtheid van

het zoöplankton gevonden worden. Voor de grotere vis lijkt filter-feeding heel aannemelijk, alhoewel er nog een extra bron van variatie is, die waarschijnlijk vooral te maken heeft met een zekere afstelling of instelling van het kieuwfilter. Voor vis < 15 cm kan filter-feeding op Daphnia hyalina verworpen worden en leek een combinatie van filter-feeding en particulate feeding (een gekozen deeltje per hap) of alleen particulate feeding meer aannemelijk.

Het vierde artikel beschouwt drie vispopulaties (brasem, aal en spiering) in relatie tot elkaar en in relatie tot het zoöplankton en de chironomiden in een periode van 5 jaar. Brasem en spiering tonen in deze periode een duidelijke competitieve interactie via het zoöplankton in het nadeel van (vooral grote) brasem. Brasem is bij een succesvolle recruteringsperiode een gedwongen vnl. muggelarven te exploiteren, die een belangrijk onderdeel zijn in het dieet van aal. Door de overexploitatie van muggelarven door brasem gaat de conditie van vooral kleine alen achteruit, die nog weinig efficiënt vis kunnen eten. De grote alen daarentegen hebben nu meer vis beschikbaar en gaan erop vooruit. De essentie van het artikel is dat competitieve interacties een wezenlijk bestanddeel uitmaken van de gemeenschapsstructuur en de gemeenschap een bepaald patroon kunnen geven. Daarnaast zijn de variaties die optreden als gevolg van niet te voorspellende temperatuursinvloeden aanzienlijk, vooral vanwege de invloed op de recruteringsperiode. De nadruk komt te liggen op competitie en de rol daarvan op de verdeling van de voedselbronnen, maar ook wordt de aandacht gevestigd op het belang van predatie naast competitie in het structureren van de gemeenschap. Het onderzoek is een goed voorbeeld van teamwerk, waarin onderlinge afstemming van onderzoekprogramma's zeer ver is doorgevoerd.

In het vijfde artikel worden waarnemingen aan de voedselopname van brasem, blankvoorn en kolblei in verband gebracht met de functionele morfologie van het voedselopname-apparaat en met de wijze waarop deze soorten samen kunnen leven. De waarnemingen zijn gedaan in verschillende veldsituaties en onder experimentele omstandigheden in aquaria. In het dieet van alle drie soorten speelt zoöplankton een vrij belangrijke rol, vooral bij exemplaren kleiner dan 15 cm. Bij de grotere exemplaren treedt vanaf deze lengte een differentiatie op tussen de soorten. Kolblei gaat vnl. over op muggelarven, blankvoorn op slakjes en mosselen, terwijl brasem bij deze lengte overschakelt naar benthische cladoceren of bij een grotere lengte naar muggelarven. Deze overschakeling is niet nodig wanneer het zoöplankton talrijk en groot genoeg is. Valt dit om wat voor reden dan ook weg, dan komt het specialisme in de vis tot uiting. In experimentele omstandigheden bleek dat blankvoorn de laagste opname-efficiëntie van muggelarven heeft en kolblei de hoogste uitgaande van gelijke lengtes. Omdat brasem echter veel groter wordt dan kolblei en dan ook veel dieper kan graven dan kolblei, verliest de laatste het op populatieneveau. Hoewel er ten aanzien van slakken geen experimenten gedaan zijn, is duidelijk zowel uit de ontwikkeling van de keeltanden als de dieetanalyses dat blankvoorn het meest efficiënt is ten aanzien van deze voedselorganismen. Het betekent dat kolblei ten aanzien van de belangrijkste voedselsoorten aan het kortste eind trekt. Als in een gemeenschap predatoren een zeer geringe rol spelen, betekent dit dat de ruimte voor brasem het grootst is en voor kolblei het kleinste. Dit geldt uiteraard voor de zeer eutrofe meren van dit moment. Voor de minder voedselrijke wateren waarin zoöplankton een veel geringere rol speelt, vegetatie belangrijker is en waarin visuele predatie belangrijk wordt door de grote helderheid, is het patroon van de visfauna als gevolg van competitie en predatie natuurlijk geheel anders.

Het zesde artikel is geschreven in het kader van het Biologische Raad Symposium "Als 'n vis in 't water" en behandelt de opbouw van zoetwater-visgemeenschappen in Nederland en maakt vergelijkingen met gemeenschappen in Amerika en Africa. Algemene biologische mechanismen van belang bij de opbouw van gemeenschappen worden behandeld en toegelicht aan de hand van de Nederlandse situatie. Binnen de randvoorwaarden die noodzakelijk zijn voor het bestaan zoals temperatuur, zuurstof, zoutgehalte en paaimogelijkheden, bepalen competitie (ofwel concurrentie) en predatie de uiteindelijke structuur tenzij de abiotische factoren zo overheersend zijn dat de biologische interacties in het niet vallen. In het verlengde van de biologische interacties wordt een sprong gemaakt naar evolutaire ontwikkeling van soorten. Competitie en predatie kunnen een sturende invloed hebben omdat dit processen zijn waarbij selectieve overleving een rol speelt en daardoor selectie op het genotype plaatsvindt.

In het zevende en laatste artikel is de rol van predatie door roofvis, met name snoekbaars, op waarde geschat door situaties te vergelijken waarin de roofvis verschillend geëxploiteerd wordt. Vijftien jaar vangstgegevens van de verschillende vissoorten in het Tjeukemeer worden geanalyseerd met betrekking tot de periode waarin snoekbaars wel en niet geëxploiteerd is. Deze gegevens worden vergeleken met enkele andere meren waar sinds 1983 eveneens onderzoek wordt gedaan. Langweerder Wielen en Morra worden sinds 1977 zoals alle andere Friese meren niet meer bevist, en zijn daarom vergelijkbaar met Tjeukemeer na 1977. Beulaker Wijde wordt nog steeds door beroepsvisserij met staande netten geëxploiteerd en is daarom vergelijkbaar met Tjeukemeer voor 1977. De meest directe invloed van de toename van predatie door snoekbaars was de sterke afname van de kleinere en/of langzaam groeiende vissoorten, zoals blankvoorn, baars, pos en spiering. Tegelijkertijd was te zien dat de grootte ontwikkeling van Daphnia hyalina, Bosmina coregoni en cyclopoid copepoden in wateren of perioden met een grote snoekbaarspredatie veel gunstiger werd als gevolg van de geringere predatielidruk op deze organismen door de afname van jonge vis, vooral spiering. Brasem > 30 cm nam sterk toe in biomassa, omdat de visserijdruk op deze soort nihil werd en zijn voedselomstandigheden beter werden. Bovendien is deze vis het minst gevoelig voor predatie door snoekbaars. In de situaties met een sterk beviste snoekbaarspopulatie werd de brasempopulatie voornamelijk gedragen door muggelarven vanwege de onbeschikbaarheid van zoöplankton gedurende het grootste gedeelte van het jaar, terwijl het aandeel van Daphnia hyalina in de onbeviste situatie groot was.

In deze zeven artikelen zijn de sleutelwoorden competitie en predatie, die beide staan voor een proces van eten en gegeten worden. Dit proces verschilt wanneer de gehele infrastructuur anders wordt, d.w.z. wanneer helderheid van het water en vegetatie sterk veranderen, is het aanbod van voedselorganismen en de wijze van eten en gegeten worden anders en komen ook de verhoudingen geheel anders te liggen. Dat betekent dat een visgemeenschap in een constellatie van veel minder eutrofe omstandigheden er geheel anders uitziet. Ditzelfde geldt voor mariene, en brakke wateren. Maar dit laat onverlet dat de structuur binnen zo'n gemeenschap heel sterk bepaald kan zijn door de interacties tussen de verschillende organismen en dus een deterministisch karakter heeft. In zeer instabiele milieus lijken alleen fysische en chemische factoren een rol te spelen en kan een dergelijk web van interacties zich nauwelijks ontwikkelen. De hoogste organisatievorm is dan die van een populatie.

## Betekenis van de kennis van visgemeenschappen in zeer eutrofe wateren.

De kennis omtrent de opbouw van visgemeenschappen in zeer eutrofe omstandigheden leert niet alleen iets over vis en eutrofiëring maar vooral over mechanismen hoe gemeenschappen of ecosystemen in het algemeen opgebouwd zijn door interacties tussen de populaties. Het laat in dit geval duidelijk zien dat de dominantie van brasem in een troebele eutrofe omgeving een logisch gevolg is van voedselbeschikbaarheid voor deze vis en kwetsbaarheid van deze vis voor predatoren. Dit betekent dat wanneer er ten aanzien van eutrofe wateren weinig of geen beheer gevoerd wordt brasem sterk domineert en weinig ruimte laat voor overige vissoorten. Een gewenste andere soortsamenstelling in sterk eutroof water betekent dan in ieder geval een selectieve verwijdering van brasem en het aanbrengen van een kunstmatige structuur in het water om schuilplaatsen te creëren voor vis en macrofauna. Steeds opnieuw uitzetten van andere vissoorten zal weinig effect sorteren omdat er nu eenmaal weinig plaats is voor andere vissoorten. Voor een effectief visfaunabeheer is het zeker de moeite waard om van dit proefschrift kennis te nemen.

NOOT: Alle literatuur die van belang is voor dit onderzoek is te vinden aan het einde van elk afzonderlijk artikel.

## SAMENVATTING

In dit proefschrift wordt de opbouw van visgemeenschappen in het Tjeukemeer en enkele andere zeer eutrofe meren in de omgeving beschreven en in verband gebracht met de wijze waarop deze vissen met elkaar interacteren in de vorm van competitie en predatie. Het onderzoek bestrijkt de periode 1979-1985 in het Tjeukemeer met aanvullende, minder gedetailleerde gegevens uit de periode 1971-1978. De meeste nadruk ligt op de cypriniden (karperachtigen), waarvan brasem Abramis brama, blankvoorn Rutilus rutilus en kolblei Blicca bjoerkna in deze wateren de belangrijkste vertegenwoordigers zijn. Omdat brasem het meest succesvol is in deze meren en altijd gemakkelijk te bemonsteren, heeft deze vis in de eerste jaren van het onderzoek de meeste aandacht gekregen en zijn er van daaruit verbanden gelegd naar de andere vissoorten. Het belangrijkste kenmerk van deze zeer eutrofe systemen is de geringe zichtdiepte als gevolg van sterke algenbloei en de zeer geringe hoeveelheid drijvende en ondergedoken hogere waterplanten.

Brasem staat bekend als een typische bodemvis, die voornamelijk van bodemvoedsel afhankelijk is en alleen zoöplankton eet als een soort noodrantssoen. Het was dan ook een verrassing te constateren dat zoöplankton een groot deel van het menu uitmaakt vooral in die periodes dat brasem relatief goed groeit, een zeer goede conditie laat zien en bovendien de meeste en grootste eieren produceert. Dit geldt in ieder geval in het Tjeukemeer, waar eerder muggelarven een noodrantssoen vormen, omdat ze alleen in jaren wanneer de groei praktisch stilstaat, de conditie sterk achteruit gaat en de ontwikkeling van eieren sterk verminderd het belangrijkste onderdeel van het menu vormen. De keuze van brasem voor zoöplankton of muggelarven was duidelijk gekoppeld aan de beschikbaarheid van vooral zoöplankton. Het was snel duidelijk dat als het zoöplankton permanent niet beschikbaar zou zijn voor de brasempopulatie, de laatste een veel geringere omvang zou kunnen hebben vanwege de geringe produktie aan muggelarven.

De beschikbaarheid van zoöplankton voor brasem had vooral betrekking op de groottesamenstelling en dichtheid van één van de grootste watervlooien, Daphnia hyalina. Uit het onderzoek van Wim van Densen en Koos Vlijverberg bleek dat vooral de samenstelling van de Daphnia hyalina populatie beïnvloed werd door de mate waarin deze soort weggegeten werd door vooral jonge spiering, die in Tjeukemeer in zeer grote hoeveelheden kan voorkomen. Doordat deze vis constant de grootste exemplaren van het zoöplankton wegeet, wordt de groottesamenstelling sterk beïnvloed door de hoeveelheid spiering. Omdat de hoeveelheid van de laatste soort sterk kan variëren is ook de samenstelling en daarmee de beschikbaarheid van het zoöplankton voor de brasempopulatie variabel. Met andere woorden er is een sterke concurrentie tussen spiering en brasem wanneer de eerste talrijk is. De brasempopulatie is vrij stabiel omdat deze uit ruim 15 jaarklassen bestaat, die schommelingen in produktiesucces redelijk weten te bufferen. De spieringpopulatie daarentegen bestaat uit slechts een jaarklas of in het uiterste geval uit tijdelijk twee jaarklassen, waarvan bijna alles afkomstig is uit het IJsselmeer. Hier worden deze vissen geboren en als larven passief met het ingelaten IJsselmeerwater getransporteerd naar het gehele Friese boezemsysteem dat in de zomer op peil gehouden moet worden ten behoeve van de landbouw.

Het wisselend succes van de spiering recruterend werkte sterk door in het gehele systeem en bleek ook de aalpopulatie te beïnvloeden via de brasempopulatie. Uit het onderzoek van Henrik de Nie was gebleken dat de conditie van alen < 30 cm sterk achteruit ging, wanneer brasem voornamelijk foerageerde op muggelarven en deze aal overschakelde op vis. De grotere alen profiteerden direct van een betere recruterend van spiering, omdat zij wel

in staat zijn deze vis efficiënt op te nemen. In een periode dat er nauwelijks prooivis aanwezig was en brasem vnl. op zoöplankton foerageerde, werd de beschikbaarheid van muggen weer groter voor aal omdat muggelarven kans kregen groter te worden en het popstadium te bereiken. In dit laatste stadium komen de verpoppende muggelarven hoog in het bodemsubstraat te zitten en zijn ze een makkelijke prooi voor de alen. Het grootste deel van het dieet van deze alen bestaat dan ook niet zozeer uit de larven maar uit de poppen van muggen. De grotere alen die door beroepsvisser 'vreeters' genoemd worden eten behalve vis ook mosselen vooral in perioden dat vis nauwelijks beschikbaar is.

Dat grote brasem van 30-40 cm met een bekopening van 2-3 cm redelijk efficiënt grof zoöplankton bleek te kunnen eten kon eigenlijk alleen maar betekenen dat meerdere deeltjes tegelijk opgenomen werden en er sprake was van een vorm van filter-feeding. Op basis van de darmanalyses (cypriniden hebben geen maag) kon afgeleid worden dat een dergelijk mechanisme heel aannemelijk was, omdat de volgende voorwaarden niet verworpen hoefden te worden: 1. met een toename in de lengte van de vis neemt de gemiddelde lengte van voedseldeeltjes toe en de standaarddeviatie neemt af, aannemende dat met toenemende lengte van de vis het kieuwfilter grover wordt en steeds minder kleine deeltjes vast kan houden; 2. er is een positief verband tussen de gemiddelde lengte en standaarddeviatie van de gegeten deeltjes aan de ene kant en die in het meer aan de andere kant; 3. er is geen verband tussen de gegeten groottesamenstelling van het zoöplankton met de dichtheid van het zoöplankton in het meer. Ongeveer 70% van de totale variatie kon door deze variabelen verklaard worden. Het basis principe voor filter-feeding kon alleen voor individuen < 15 cm foeragerend op Daphnia hyalina verworpen worden. Omdat het voor deze grootte-klassen vaak voordeliger zal zijn de grotere deeltjes één voor één te selecteren is er wel een verband met de dichtheid. De rest van de variatie die niet verklaard kon worden heeft er waarschijnlijk mee te maken dat de vis de 'maaswijdte' van het kieuwfilter enigszins kan instellen.

Een vergelijking van de drie verschillende cypriniden liet een duidelijk verschil zien in dieet en efficiëntie van voedselopname wat te relativeren was aan de functionele morfologie van vooral het voedselopnameapparaat. Ten aanzien van zoöplankton blijkt brasem veel kleinere exemplaren vast te kunnen houden dan beide andere soorten. Dit verschil treedt pas aan het licht bij een lengte groter dan 10 cm, waarbij de openingen in het kieuwfilter-apparaat groot genoeg zijn om de kleinste soorten door te laten. Het kieuwfilter van brasem is in vergelijking met de overige soorten veel fijner, terwijl de kieuwfilters van kolblei en blankvoorn elkaar niet veel ontlopen. De selectiviteit van de planktivore voedselopname van deze drie soorten vanaf een lengte van 10 cm lijkt vooral samen te hangen met de bouw van dit filter. Voor de opname van benthische organismen is dit kieuwfilter in zoverre van belang dat bodemdeeltjes het kunnen verstoppen, wanneer ze samen met de organismen opgezogen worden.

Kolblei heeft de meest efficiënte opname in vergelijking met de overige soorten van een gelijke lengte. Blankvoorn is het minst efficiënt wat voornamelijk samenhangt met de stand van zijn bek. Brasem en kolblei kunnen de bek neerwaarts uitstulpen (protrusie) en de naar beneden gerichte protrusie maakt dat het opzuigen van bodemsubstraat in een praktisch horizontale positie kan gebeuren. Met toenemende lengte neemt de efficiëntie van brasem toe, niet alleen omdat het bodemsubstraat gemakkelijker het kieuwfilter passeert, maar vooral ook omdat dieper gefoerageerd kan worden. Omdat brasem veel groter wordt dan kolblei betekent dit dat op populatienniveau de efficiëntie van brasem groter is dan die van kolblei. De specialiteit van blankvoorn ligt vooral op het vlak van harde voedselorganismen zoals slakken en mosselen, die met de sterke keel-

tanden gemakkelijk gekraakt kunnen worden. Ook vegetatie is geen probleem. Brasem is hier nauwelijks toe in staat, alleen de grootste exemplaren hebben voldoende kracht om mosselen te kraken. Kolblei heeft minder moeite met mosselen (vooral driehoeksmosselen), maar kan nauwelijks slakken kraken.

Op basis van de voedselopname-efficiëntie van deze drie soorten in eutrofe omstandigheden is brasem onmiskenbaar het beste uitgerust, vanwege de goede benutting van zowel zoöplankton als chironomiden, terwijl er voor blankvoorn vnl. slakken en mosselen overblijven en mogelijk vegetatie. Kolblei is het meest flexibel, maar het minste efficiënt in vergelijking tot brasem en blankvoorn. Dit geldt uiteraard vnl. in sterk eutrofe systemen, waarbij zoöplankton en chironomiden sterk domineren als voedselsoorten. In heldere vegetatierijke wateren met weinig zoöplankton, veel vegetatie en macrofauna komt brasem in een veel zwakkere positie en wordt de rol van beide andere soorten veel groter.

Voedsel is echter niet het enige dat telt voor de verspreiding van deze soorten aangezien zij zelf ook weer prooien zijn voor roofvissen en te maken hebben met predatie-kansen. De belangrijkste predatoren zijn snoekbaars en paling > 30 cm, terwijl baars (en zeker snoek) te weinig voorkomt om een belangrijke invloed te hebben op de prooipopulaties. Snoekbaars is een typische lichtschuw open water vis, die zich in tegenstelling tot snoek in ondiepe heldere vegetatierijke wateren niet thuis voelt, maar het wel uitstekend doet in open troebel water. Dit heeft vermoedelijk zowel met voortplanting als met wijze van foerageren te maken. Prooivissen van snoekbaars zijn in eerste instantie vissen < 20 cm die vnl. in het open water voorkomen, d.w.z. vooral spiering en jonge snoekbaars, en in wat mindere mate pos, baars, blankvoorn, jonge kolblei en brasem, die in de littoriale gebieden geboren worden en geleidelijk naar het open water trekken. Uit vergelijkend onderzoek van situaties waar snoekbaars wel en niet bevist werd, bleek dat een verschil in samenstelling van de snoekbaars-populatie doorwerkte in de grootte en samenstelling van de prooipopulatie en dus ook in de groottesamenstelling van de zoöplanktonpopulatie. Wanneer de snoekbaarspopulatie werd bevist, waren de spiering, baars, pos en blankvoornpopulatie relatief groot en die van grote brasem klein; in een onbeviste situatie was het precies andersom. Predatie werkt in dit geval positief uit voor de brasempopulatie van vooral grote exemplaren, doordat de competitiedruk van de kleine exemplaren wegvalt en de grote brasem zelf geringe predatierisico's heeft.

In de zeer eutrofe systemen lijkt brasem zowel als gevolg van competitie als predatie dominant te zijn. Brasem is daarmee een symptoom van deze systemen geworden net zoals blauwalgen dit zijn. Deze studie geeft duidelijke aanwijzingen waarom juist brasem zo succesvol geworden is in een proces van biologische interacties. De studie laat zien hoe belangrijk het is het oecosysteem als geheel te beschouwen, omdat van daaruit het functioneren van populaties of individuen veel beter begrepen kan worden dan in een autoecologische studie. Verder laat deze systeemstudie zien dat voor de structuur van de gemeenschap competitie en predatie veel belangrijker zijn dan abiotische factoren. Doordat competitie en predatie direct een selectiedruk uitoefenen op de fitness van individuen is de sprong van ecologie naar evolutie of soortvorming in het algemeen niet zo groot.

## SUMMARY

This thesis describes the structure of fish communities in Tjeukemeer ( $21 \text{ km}^2$ ) and some other surrounding very eutrophic lakes and emphasizes the interactions of the fishes with each other and their food organisms (predation and (exploitative) competition). It is a compilation of seven articles which appeared in international journals in the field of limnology and ecology and it was performed at the Limnological Institute of the Royal Dutch Academy of Sciences. Most data are collected in the period 1979-1985 and some less detailed data from the period 1971-1978 are used too. Most emphasis is put on the cyprinids, of which bream Abramis brama, roach Rutilus rutilus and white bream Blicca björkna are the most important representatives and of which bream is most successful. In the first years of the study most emphasis was put on bream and gradually the other species were involved in the study in an attempt to understand the success of bream.

Since these lakes are very turbid (secchi-disc 30-40 cm) and shallow (1.0-2.0 m), trawling is a very successfull fishing method. Moreover since floating and submerged plants are not present the lake is very homogenous in structure. As a consequence sampling zooplankton and chironomids can more easily be done than in a structured environment where zooplankton and macrofauna is strongly clustered. Therefore food organismen could be monitored with relatively little effort simultaneously with fishing.

Bream is known as a typical benthivorous fish dependent on organisms living in the sediments and only occasionally feeding on zooplankton during very lean periods. Therefore it was a great surprise to find out that in those periods when condition, growth and gonad development were good the diet of bream was largely composed of zooplankton (Lammens 1982). In years when chironomids were the main food item growth stopped, condition deteriorated and gonad development was poor. The choice for zooplankton or chironomids was clearly related with the availability of the first, which can develop huge populations in these shallow hypertrophic lakes. If only dependent on the chironomids the bream population would be much smaller, because of the low chironomid production.

The availability of zooplankton for bream was related to the size composition and density of particularly Daphnia hyalina. Former studies of Wim van Densen and Koos Vijverberg demonstrated the great impact of smelt Osmerus eperlanus predation on the composition of the Daphnia hyalina population. Because this fish continuously selects the largest individuals within the zooplankton and can retain very small specimens it can affect the composition considerably. However, since the size of the smelt population can vary considerably, the composition of the zooplankton population and its availability for the bream population varies too and competition between smelt and bream is not permanent. The large variation in the smelt population is caused by the great predation pressure on this fish, which allows only one to two yearclasses and by the varying yearly recruitment which is largely dependent on the hydrological input from lake IJsselmeer. The bream population is rather stable as it is composed of about 15 yearclasses, which can buffer the yearly fluctuations in recruitment.

The varying success in smelt recruitment caused niche shifts in the other fish populations (Lammens et al. 1985). When the smelt population was abundant, the zooplankton was hardly available for the bream population. Smaller bream largely switched to benthic cladocerans and the larger ones to chironomids. The condition of particularly larger bream deteriorated and the chironomid population was overexploited. Consequently eel < 30 cm had to switch to fish and its condition deteriorated too, as the loss of chironomids could not be compensated for by the prey-fish smelt. The much

more efficient piscivorous larger eel and pike-perch showed a good condition on a diet of mainly smelt. When the smelt recruitment was poor, zooplankton was available for bream, and chironomids for small eel, whereas the larger eel switched largely to molluscs and pike-perch to small cyprinids and percids.

Bream in the length range 30-40 cm with a mouth opening of 20-30 mm consumes rather efficiently zooplankton in the length range 1-2 mm. It seemed not very probable that these particles are consumed one by one, but some sort of filter-feeding was hypothesized. Relating the gut contents of different size classes of bream to the size composition and density of Daphnia hyalina and Bosmina coregoni it could be inferred that this mechanism is very probable (Lammens 1985). Three conditions had to be fulfilled: 1. since the openings between the gill-rakers increase with increasing fish length, the average length of the food organisms has to increase, and their standard deviation has to decrease in relation to the length of the fish, 2. the average length and standard deviation of the food organisms in the gut are positively related with those in the lake, 3. the average length and standard deviation of consumed zooplankton is not related with the density of food organisms in the lake. The mechanism of filter-feeding could only be rejected for the small bream feeding on Daphnia hyalina. Length classes smaller than 15-20 cm probably combine filter and particulate feeding or only act as particulate feeders. About 70% of the total variation in average length and standard deviation could be explained by these variables. The rest variation may probably be explained by some regulation of the distance between the gill-arches during filter feeding.

Bream, roach and white bream showed a clear difference in diet and efficiency of feeding, which could be related to the functional morphology of the head (Lammens 1984, Lammens et al. 1986). Comparing similar length classes the efficiency for zooplankton is highest for bream > 10 cm and almost the same for roach and white bream > 10 cm. This was clearly related to the structure of the gill-raker basket, which shows the smallest openings in bream. However, this fine structure of the basket in bream obstructs in the small specimens the easy passage of bottom substrate particles when feeding on chironomid larvae in the sediments. Benthivorous feeding is therefore more efficiently done by white bream comparing similar length classes. However, bream is more efficient on the population level since it reaches a much larger size than white bream and can dig much deeper in the sediments. Roach has the lowest efficiency for benthivorous feeding, which is not related to its gill-raker basket but to the very limited protrusibility of the upper jaw in contrast to bream and white bream. The latter two can protrude the upper jaw downward and forage more easily than roach. The latter is more specialized in hard to crush food such as snails, mussels and vegetation, which can easily be handled by the strong pharyngeal teeth. Only the largest bream can handle some mussels, as can white bream at a somewhat smaller length, but only roach can handle snails.

However, apart from the feeding efficiency of each of these species, the predation risks of each species is also important in structuring the fish community. These three fish species are on their turn prey-fish for predatory-fish and have to evaluate their predation-risks when foraging. The most important predators are pike-perch and eel > 30 cm, whereas perch and pike have a much too low density to have any impact on the prey-populations. Pike-perch is a typical light-avoiding open water fish in contrast to pike which is a typical representative of clear, shallow and vegetation rich waterbodies. Prey-fishes are in the first place fishes < 20 cm living in the open water area, that is, smelt and small pike-perch, whereas ruffe, perch and all small cyprinids are born in the littoral region and migrate

gradually to the open water area. Comparative study of situations with and without a pike-perch gill-net fishery showed a difference in composition of the prey populations and of zooplankton. (Lammens et al. in prep.). The size of the smelt, perch, ruffe and roach population was inversely related to the pike-perch population, whereas that of bream, in particular the larger specimens, was positively correlated to the pike-perch population and white bream was intermediate showing hardly any change. So predation seemed to stimulate the (for predation invulnerable) bream population as the competition pressure with the small prey-fish was largely reduced. Therefore a very eutrophic condition is profitable for bream from both the competitive and predation point of view.

In eutrophic conditions with relatively large amounts of zooplankton and chironomids bream seems best equipped to cope the food conditions. If only limited amounts of snails, molluscs and vegetation are present, the populations of roach and white bream will only be composed of small specimens. In less eutrophic systems with clear water, much vegetation, little zooplankton and relatively much macrofauna the role of bream will be more limited. Here alert visual feeders such as roach and perch are much more important, moreover the vegetation offers sufficient refugia for these small fishes.

# Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer

E. H. R. R. Lammens

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

**Keywords:** bream, growth, condition, fecundity, zooplankton, chironomids

## Abstract

The bream (*Abramis brama* L.) population of Tjeukemeer was studied for three successive years. The growth, condition, gonad development, diet and feeding conditions of the fish are described. Food competition for two years with the then abundant young planktivorous smelt (*Osmerus eperlanus*) and perch (*Perca fluviatilis*) resulted in a decreased growth rate, condition and gonad development of the larger bream. The biomass of chironomids was too small in relation to that of the zooplankton to be important for the bream population, although they were eaten more efficiently.

## Introduction

This study is part of a larger study on the population structure and feeding ecology of bream (*Abramis brama* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.) and white bream (*Blicca björkna* L.), which are the most important cyprinids in Tjeukemeer. Of these three species, bream is dominant in biomass and occurs both in the open water and in the littoral zone, while the other two species are restricted to the littoral zone. Also, in relation to the other species, the bream is dominant in Tjeukemeer.

The growth of the bream in Tjeukemeer was first studied by Goldspink (1978). Compared with other waters (Backiel & Zawisza 1968; Cazemier 1975), the growth rates of the bream in this lake were medium to poor (e.g. 400–500 g after 9 years). The food of the bream in this lake was first examined by Hazelzet (1972) who found that bream in the open water depended largely on zooplankton and in the inshore zone on chironomids. The latter finding is in accordance with the distribution of the chironomids, which are mainly restricted to the 100 m inshore zone (Beattie 1982). Other studies on bream (Laskar 1948; Cazemier 1975) showed the impor-

tance of chironomid larvae for good growth. In Tjeukemeer this food source is scarce.

This paper describes the growth, condition and gonad development of bream in relation to its feeding conditions and diet in three successive years (1979 to 1981).

## Study area

Tjeukemeer is a shallow (mean depth 1.5 m), eutrophic, freshwater lake with a surface area of 21.0 km<sup>2</sup>. The littoral zone is poorly developed, the index of development ( $D_1$ ) (Hutchinson 1957) being 1.25. The lake is part of an interconnected system of water bodies, the Friesian 'boezem', which act as water reservoirs for the surrounding polders (Beattie *et al.* 1978). The hydrology is described in this volume by Leenen (1982).

## Materials and methods

Fish were caught at least once a month at five sites in the lake, with a 5 m small meshed (5.5 mm cod end) trawl. In this way the three variables of time, site and size could be considered properly.

The total catch per date was less than 0.05% of the total population. The length of all individuals was measured in forklength to the nearest 0.5 cm and length-frequency distributions were constructed. On each sampling occasion the forklength (cm), weight (g), sex and gonad weight of 100–200 fishes were determined and the relationships between length and weight, and weight and gonad weight were determined. Both relationships were regarded as power functions:

$$W = aL^b \quad (1)$$

$$W_{\text{gon}} = cW^d \quad (2)$$

in which  $W$  = weight,  $L$  = length,  $W_{\text{gon}}$  = gonad weight and  $a$ ,  $b$ ,  $c$  and  $d$  are constants, calculated using the geometrical mean functional regression after Ricker (1973).

The age was determined using both scales and finrays. Scales were taken between the pelvic and dorsal fin, just above the lateral line, and finrays were taken from the dorsal fin. The average length was calculated in spring and autumn for each year class; thus the seasonal growth could be calculated.

The guts of 25 fish of the most abundant size class, namely 25–30 cm, were collected from the five sites on each sampling date. Gut contents were lumped per site, preserved in 4% formalin, and the qualitative food composition determined. From each site and date three subsamples of the lumped gut contents were analysed: the food organisms were identified, counted and measured. The calorific values of the food organisms were calculated by using the relationships given by Vijverberg & Frank (1976) and Vijverberg (unpubl.) for zooplankton and chironomid larvae, respectively. For chironomids, 1 g fresh weight was assumed to represent 1 kcal (Winberg *et al.* 1971).

In spring 1980 and 1981 the ovaries from three length classes were collected and preserved in modified Gilson fluid (Bagenal 1968) and subsampled with the whirling apparatus of Kott (1953).

## Results

### Length and age composition

The length composition of the bream population changed most in 1979 (Fig. 1); the whole length-fre-

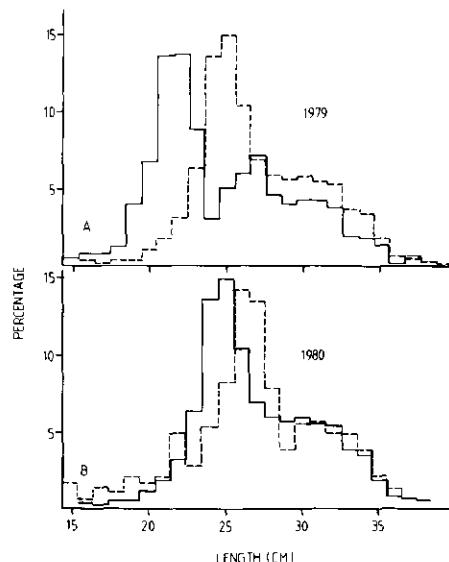


Fig. 1. A: Length-frequency distributions in the Tjeukemeer during 1979 of bream larger than 15 cm in spring (straight line) and autumn (broken line). B: Length-frequency distributions in the Tjeukemeer of bream larger than 15 cm in autumn 1979 (straight line) and autumn 1980 (broken line).

quency distribution shifted to the right and the average size of bream increased a few centimetres. In 1980 only the left part of the length-frequency distribution shifted to the right, while the right part did not change. The frequency distribution data are based on catches in April and May (969 fishes) and September and October 1979 (996 fishes), and September and October 1980 (773 fishes). These dates were chosen because no growth occurs during the winter months.

The population was dominated by the year-classes of 1975, 1973 and 1970, which contributed about 75% to the total population (Table 1). The first strong year-class after 1975 was formed in 1979 (not shown in figures and tables). As a consequence there is a large gap in the left part of the length-frequency distribution. The 1975 year-class is easy to follow in the L-F distribution of 1979 and 1980, but the 1973 and 1970 year-classes were indistinguishable in 1980.

Table 1. Average length (cm) of the most abundant year-classes in spring 1979 and autumn of 1979 and 1980, and their relative part in the population in 1980.

	1976	1975	1974	1973	1972	1971	1970	1969 and older
Spring 1979		21.1	24.1	26.7	28.8		31.1	33.4
Autumn 1979	18.1	24.4	26.7	28.6	30.4		32.3	34.2
Autumn 1980	22.1	26.3	28.0	29.4			32.2	34.4
Percentage 1980	3	52	6	15	5	2	10	7

### Condition

The condition of bream, expressed as the total weight at a certain length class, was better in 1979, for both males and females (Fig. 2) than in the subsequent two years. This applies particularly to the larger bream, whose condition had deteriorated since spring 1980. The 25–30 cm bream had a similar condition only in the early summers of the three years.

Since condition is related to both sex and size (LeCren 1951), it was considered for each separately. The weights were calculated using the length-weight relationship (Eq. 1). The females almost always weighed more than the males, except just after spawning when the females weighed less, and in the summer of 1981 when there was hardly any difference. The weights of the immature males and females ( $\leq 25$  cm) were similar (Fig. 2). Both sexes recovered very fast after spawning in 1979, but did not do so in 1980 and 1981.

The deteriorating condition of the larger bream is

reflected in the coefficient 'b' of Eq. 1, which became steadily smaller in the course of the three years (Table 2). After spawning it was always higher than 3 in 1979, lower than 3 in 1981 and had values both below and above 3 in 1980.

### Growth

In 1979 all year-classes increased in length (Fig. 3A) while in 1980 this was true only for those with

Table 2. The average values and standard deviations of the constants 'b' and ' $\ln a$ ' in Eq. (1) for males and females in the three successive years.

Year	b	$s_b$	$\ln a$	$s_{\ln a}$
July 1979–May 1980	♀ 3.22	0.09	-10.10	0.54
	♂ 3.09	0.10	- 9.41	0.58
July 1980–May 1981	♀ 3.05	0.08	- 9.07	0.47
	♂ 2.98	0.07	- 8.65	0.36
June 1981–Oct. 1981	♀ 2.80	0.04	- 7.58	0.23
	♂ 2.86	0.06	- 7.92	0.35

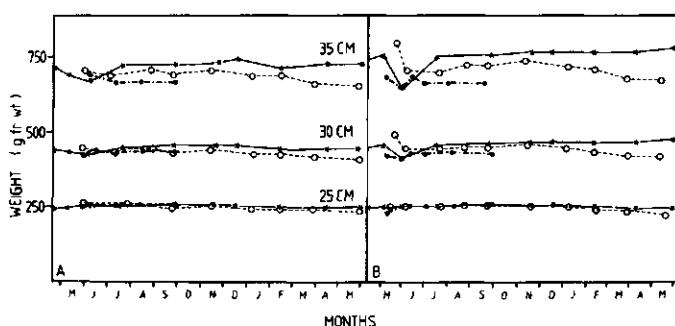


Fig. 2. The total individual weight in g fr wt of three length classes of bream in the course of 1979 (straight line), 1980 (dashed line) and 1981 (dash-dotted line). A = males, B = females.

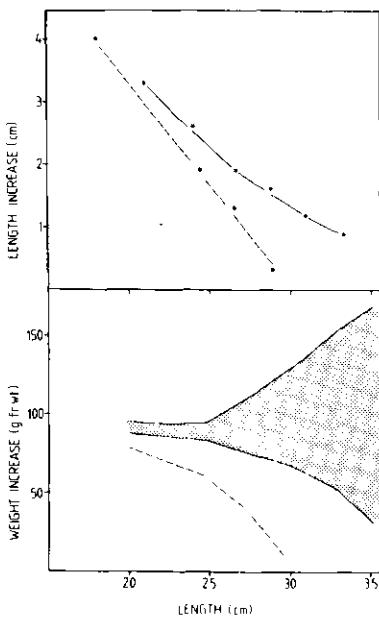


Fig. 3. A: The length increase (cm) of different year-classes of bream per year in 1979 and 1980. The length increase of each year-class is plotted against its length at the beginning of the growing season in 1979 (straight line) and 1980 (broken line). B: The weight increase (g fr wt) of different year-classes of bream per year in 1979 (straight line) and 1980 (broken line). The weight increase of each year-class is plotted against its length at the beginning of the growing season. For 1979 this weight increase is differentiated into weight increase due to condition recovery and that due to length increase.

an average length smaller than 30 cm. This seasonal growth is also reflected in the change of the length-frequency distribution (Fig. 1).

So, the growth of the younger year-classes in 1980 was less affected than that of the older ones. If the seasonal length increase for all length classes had been reduced to the same extent in 1980, the quotient of the length increase of comparable length classes in 1979 and 1980 would have been the same for all length classes. This quotient is slightly higher than 1 for 20 cm bream but very much higher for 30 cm bream (Fig. 3A). These quotients become greater when weight increase is considered (Fig. 3B) instead of length increase, because then condition recovery is also taken into account. It is clear that

even when length increase is small, the weight increase of a mature bream due to condition recovery is considerable.

No distinction was made between the sexes since the growth rates did not differ.

#### Gonad development

The length at which 50% of the fishes matured in that length class was for the males 24.7 cm in 1979, 25.7 cm in 1980 and 25.0 cm in 1981 (Fig. 4A); for females these figures were 26.8, 27.5 and 26.0 cm (Fig. 4B) respectively. This implies a poor recruitment to the mature part of the population in 1980 and a strong recruitment in 1981.

The gonad development of both sexes in these years started in late summer and was interrupted in the winter months (Fig. 5). The gonad weights were higher in 1979 than in 1980. This difference continued until spawning time.

The relationship between the gonad weight and the total weight of the fish was described by a power function (Eq. 2). The constant  $d$  in this function is nearly 2 in both years (Table 3), implying that the gonads increase relatively more in weight than the total weight with increasing size. Another power

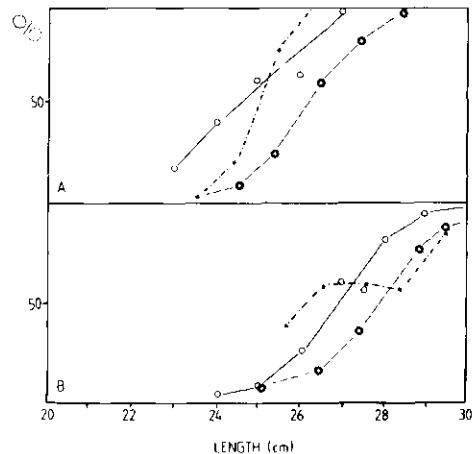


Fig. 4. The maturity ogives of the bream in 1979 (straight line), 1980 (dashed line) and 1981 (dash-dotted line). The percentage mature bream per cm length class are indicated. A = males, B = females.

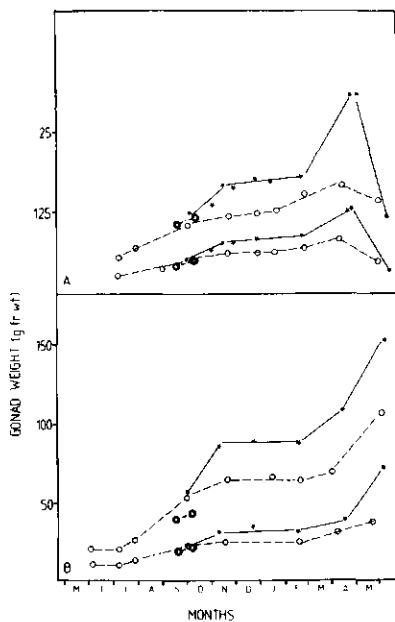


Fig. 5. The gonad weights (g fr wt) of two length classes (30 and 35 cm) of bream in the course of 1979 (straight line), 1980 (dashed line) and 1981 (dash-dotted line). A = males, B = females.

function arises relating gonad weight to length:

$$W_{\text{gon}} = c a^d L^{bd} \quad (3)$$

with the same symbols as used for Eqs. (1) and (2). In 1980 the power  $bd$  was lower than in 1979. This

Table 3. The average values and standard deviations of the constants 'd' and 'ln c' in Eq. (2) for males and females in two successive years.

Year	d	$s_d$	ln c	$s_{\ln c}$
Sept. 1979-May 1980	♀ 1.95	0.15	-8.37	-1.23
	♂ 1.59	0.16	-6.63	-1.36
Sept. 1980-May 1981	♀ 1.92	0.11	-8.14	-1.05
	♂ 1.46	0.08	-5.73	-0.71

Table 4. Absolute fecundity and number of eggs per gram roe of bream for three size classes in spring 1980 and 1981. Absolute fecundity is expressed as total number of eggs per fish.

Size (cm)	Absolute fecundity		Number of eggs per gram roe	
	15-4-80	1-4-81	15-4-80	1-4-81
30	54 210	63 863	1 390	2 021
32.5	96 447	95 273	1 323	1 989
35	158 037	141 360	1 226	1 950

means that the gonad weight of the larger individuals was more affected than that of the smaller ones.

Although the gonad weights clearly differed, the absolute fecundity per length class seemed to be less affected (Table 4). The total number of eggs of the smaller individuals was slightly (although not significantly) higher in spring 1981 than in 1980, while the reverse applied to the larger ones. The lower weight per individual egg in 1981 together with an almost unchanged fecundity (Table 4) explains the lower gonad weight.

The development of the gonads was accompanied by a decreasing weight of the somatic tissue (Fig. 6). The somatic weight of the males is almost

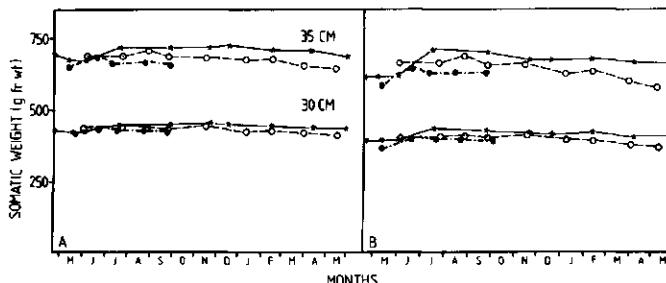


Fig. 6. The somatic weights (g fr wt) of two length classes (30 and 35 cm) of bream in the course of 1979 (straight line), 1980 (dashed line) and 1981 (dash-dotted line). A = males, B = females.

Table 5. Food composition (%) based on energy content of food organisms for the 25–30 cm length class during the growing seasons of 1979 and 1980.

	1979				1980			
	June	July	Aug.	Sept.	June	July	Aug.	Sept.
<i>Daphnia hyalina</i>	89	2	20	38	62	10	10	3
Copepoda	9	36	22	45	1	7	10	28
<i>Bosmina coregoni</i>		1	1	6	2	3	4	3
<i>Alona</i> sp.			3	3			2	5
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	2	27	8	3	35	42	43	29
<i>Cryptochironomus</i> sp.								
<i>Einfeldia</i> sp.			34	46	5		38	31
<i>Procladius</i> sp.								32

always higher than that of the females, which is probably related to their relatively low gonad weight. Even though the mature individuals did not increase in weight in 1980, they were still able to form gonads at the expense of somatic tissue formed the year before.

#### Food

The most important food organisms for the 25–30 cm length class were small crustaceans and chironomids (Table 5). Their relative significance, however, differed from 1979 to 1980. In 1979 zooplankton made up the largest part of the diet (65%), while in 1980 chironomids did so (62%).

Comparing the average biomass composition of the food organisms of the standing stock (Table 6) with that found in the guts of bream (Table 5), among the zooplankton larger *Daphnia* were preferred and among the chironomids the smaller *Cladotanytarsus*.

Because these figures apply to the 25–30 cm size

class from sites in the open water and the influence of size and site is not considered here (Lammens, in prep.), these figures are biased. This length class is, however, the most abundant and the open water represents approximately 90% of the total surface area.

The average biomass of zooplankton and chironomids differed greatly in both 1979 and 1980. In both years the biomass of zooplankton was from one to two orders of magnitude higher than that of chironomids. The difference between the biomasses of zooplankton in both years was less, by a factor 3. So although the biomass of chironomids is much lower, its share in the diet of this size class of bream is relatively great, in 1980 even greater than that of zooplankton.

As the consumption must have been higher in 1979 than in 1980 because of the better growth in that year (Fig. 3), the diets in these years cannot be compared directly. If consumption in 1979 were twice as great as in 1980, the amount of consumed chironomids in both years would be similar, while

Table 6. Average standing stock biomass (kcal m<sup>-2</sup>) of the relevant food organisms of the bream during the growing seasons of 1979 and 1980. For *Daphnia hyalina* only the average lengths are also included.

	1979				1980			
	June	July	Aug.	Sept.	June	July	Aug.	Sept.
<i>Daphnia hyalina</i>	21.6	2.1	2.9	5.8	8.6	0.3	0.6	0.3
Average lengths (mm)	1.10	1.22	1.07	1.04	1.09	0.74	0.74	0.64
Copepoda	1.5	2.8	6.2	4.8	2.0	1.4	2.7	1.1
<i>Bosmina coregoni</i>	0.2	0.2	0.3	0.4	0.5	0.9	0.9	0.3
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	0.05	0.09	0.06	0.03	0.05	0.08	0.06	
<i>Cryptochironomus</i> sp.		0.09	0.03	0.01	0.15	0.04	0.13	0.02
<i>Einfeldia</i> sp.			0.28	2.59	0.51	0.01	0.14	0.69

the amount of zooplankton consumed in 1979 would be four times that consumed in 1980. If weight increase is taken as a measure of consumption above maintenance level, then Fig. 3B is a good illustration of this relative consumption in 1979 and 1980.

## Discussion

In 1979 and 1980 the feeding conditions for the bream differed both qualitatively and quantitatively, especially with respect to the availability of zooplankton. In 1979 the numbers of large *Daphnia* and copepods were high throughout the year, while in 1980 the larger zooplankton species reached high densities only in June (Table 6). The standing stock biomass of the chironomids was very low in both years.

The high standing stock of zooplankton in 1979 largely determined condition, growth and gonad development in that year, while in 1980 consumption of zooplankton was much less, which could not be compensated for by chironomids. As a result, condition, growth and gonad development of the larger bream decreased.

The number and size of the zooplankton species in these years were largely influenced by the amount of 0+ fish: in 1980 a large amount of 0+ fish recruited and depressed by size selective feeding (Van Densen, in prep.) the size and numbers of *Daphnia*. Only the smaller fish were able to handle the small zooplankton and eat sufficient quantities to restore condition and grow in length. In 1979 there was hardly any recruitment of 0+ fish, and the large daphnids particularly were present in high numbers. They were consumed by the larger bream, who could recover quickly after spawning and maintain a stable condition. In 1980 and 1981 they were not able to do so.

The dependence of fish on zooplankton in certain periods and places was also found for another large cyprinid, the carp (*Cyprinus carpio* L.) (Fanget 1972). Especially in early and late summer when the zooplankton was abundant it was eaten in large amounts; the small particles seem to be mechanically sieved by the gill-rakers (Uribe-Zamora 1975).

The influence of the feeding situation on condition, growth and gonad development was differentiated into size classes. The larger bream, in particu-

lar, deteriorated in condition, growth was retarded, and eggs were smaller. This was reflected in the values of  $b$  and  $bd$  (Eqs. 1 and 3), both of which decreased constantly after spawning in 1980.

Because of this relation of size and sex with condition, a distinction was made between the sexes as well as between the size classes, making use of Eq. (1), calculated by the geometrical mean functional regression. LeCren (1951) pointed out the limitations of the conventional condition factors, while Ricker (1973) showed the limitations of the generally used predictive regression.

The condition recovery and growth in length proved to be related: only after condition recovery was realized did length growth occur. Therefore it is likely that growth in length starts at the moment the condition reaches a certain level, which level was not reached by bream >30 cm in 1981. Geyer (1939) studied the growth and condition of cyprinids in 5 Ostholtsteinian lakes. Although the growth rates of fish in those lakes differed, he could not find differences in condition. Only one lake deviated from the general picture with a deteriorated bream condition. Therefore, Geyer stated that the condition is independent of growth rate; in the one deviating lake the food conditions were deteriorated as a result of a very successful reproduction and consequent overcrowding. A similar situation prevailed in Tjeukemeer in both 1980 and 1981.

This phenomenon has consequences for the length-weight relationship: only the growing individuals satisfy this relationship. If fishes with a deteriorated condition are also included, the log-transformed values of length and weight cease to be linear. If the larger individuals have a deteriorated condition, their weight will be overestimated. The curve will be linear for the fishes with a stable condition and will bow at the size where condition deteriorates. A calculated line will overestimate the extremes while the middle part will be underestimated. In Fig. 7 three curves are drawn which show these effects. In this study only fishes larger than 20 cm are considered. Although this relationship is not linear, the straight line used fits very well because most data are in the short interval 25–35 cm. If small fishes are also considered the deviation is much greater (Fig. 7).

Not only were the condition and growth influenced by the feeding conditions, but also the gonad development. The gonad development starts at the

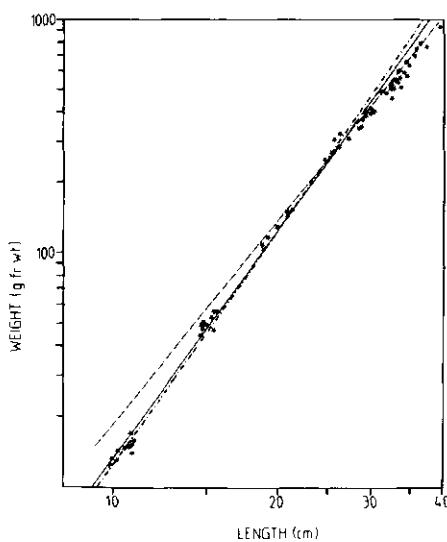


Fig. 7. The total weights of female bream caught on 30-9-1981 are plotted against their lengths on a double log scale. Three lines were calculated: for 10-40 cm (straight line), for 10-25 cm (dashed-dotted line) and for 25-40 cm (dashed line).

end of July and is interrupted during the winter months. During this process the somatic weight decreases. In 1979 somatic tissue was formed in June and July and partly transformed to gonad tissue thereafter. In 1980, however, there was hardly any condition recovery, so the development of gonads took place at the expense of somatic tissue formed in the preceding year and consequently broke into the reserves.

Volodin (1979) showed that foraging conditions influenced the gonad development. In ponds where bream competed with yearling carp, condition decreased severely and yolk formation in most fish failed and an increased mortality was noticed, while non-competing bream in a different pond increased in condition and matured normally. The deterioration of the condition in Tjeukemeer resulted in a worse gonad development in 1980 and 1981 than in 1979. Yolk formation, however, still occurred. Ivlev (1961) found that yearling bream did not die until they lost 30% of their weight. The larger bream in Tjeukemeer had lost 15% of their original weight in late summer of 1981. If for this size class the same

value of 30% holds, increased mortality is not to be expected until the end of 1982, if the competition for zooplankton continues.

In the literature several cases have been reported on the relation between fish fecundity and feeding conditions. Fecundity has received much attention from Russian workers who regard it as one of the most important responses to feeding conditions. Absolute fecundity and egg weight of bream in relation to size and for different years are given by Kuznetsov (1977), Tsyplakov (1969) and Vasilchenko (1970). These studies show that when growth was retarded, bream matured at a smaller length and the egg weight decreased. Absolute fecundity increased for the smaller bream, while that of the larger bream decreased. In Tjeukemeer the egg weight and absolute fecundity changed in the same way, although the latter changed only slightly. The size at which the bream matured was larger in 1980 than in 1979. This is in contradiction with the above-mentioned studies. The extensive study of Alm (1959), in which he relates maturity to size and age, also contradicts these findings. In 1981, however, the bream matured at a smaller size than in 1979. The reason for this difference is not clear.

A few studies have been made concerning the relation between the food supply and the growth of bream. The most extensive comparative study was made in the Ostholtsteinian lakes in Germany (Lundbeck 1926; Geyer 1939; Laskar 1948). Another comparative study (Cazemier 1975) related growth to food supply. Both studies show that if the chironomid standing stock exceeds  $20 \text{ g fr wt m}^{-2}$  the growth of bream is very good. In those waters bream attained a weight of 1 kg after nine years. In waters with a medium growth, e.g.  $0.5 \text{ kg}$  after nine years, the chironomid biomass amounted to  $5-20 \text{ g fr wt m}^{-2}$ . Poor growth, e.g.  $0.2 \text{ kg}$  after nine years, is associated with a standing stock of chironomids of less than  $5 \text{ g fr wt m}^{-2}$ . In this respect Tjeukemeer, with less than  $2 \text{ g fr wt m}^{-2}$  (Vijverberg, unpubl.), had extremely poor feeding conditions. The standing stock of zooplankton was, however, much higher in both years. In 1979 it amounted to  $5-20 \text{ g fr wt m}^{-2}$ ; in 1980 it was less than  $5 \text{ g fr wt m}^{-2}$ .

So, in Tjeukemeer, zooplankton was the most important food for the bream when its standing stock was more than  $5 \text{ g fr wt m}^{-2}$ . Planktivorous young fish such as smelt and perch were important competitors when their densities were high. When

the standing stock of zooplankton was less than 5 g fr wt m<sup>-2</sup>, chironomids became important although their biomass was even less than 2 g fr wt m<sup>-2</sup>. For bream, benthic feeding appears to be more efficient than planktivorous feeding. Because of its low efficiency of planktivorous feeding, bream cannot compete with other planktivorous fish, but due to its high efficiency in feeding on chironomids, it can compete strongly with other benthic feeders. It is not unlikely that the low chironomid biomass in Tjeukemeer is caused by the bream population, because every year almost the whole production of chironomids is consumed (Lammens, in prep.; Vijverberg, unpubl.), except for the large *Chironomus plumosus*. This species is almost only eaten by the eel (*Anguilla anguilla*) (de Nie 1982).

In Tjeukemeer the standing stock of the larger zooplankton species is influenced largely by the size selective predation of the planktivorous 0+ fish (van Densen, in prep.); the amount of 0+ fish in its turn varies greatly from year to year depending upon the success of larval recruitment and upon the predation by older pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). Adverse weather conditions can hamper reproduction in the lake, while heavy precipitation can depress the passive immigration of larvae (van Densen & Vijverberg 1982). As a consequence, condition, growth and gonad development of bream in Tjeukemeer are mainly dependent on the weather conditions in early summer on the one hand and on the standing stock of pikeperch on the other.

## Summary

The bream population in Tjeukemeer was sampled from 1979 to 1981 to describe growth, condition, gonad development and diet. Simultaneously, the pelagic zooplankton and the benthic chironomid larvae were sampled.

The condition, growth and gonad development of the larger bream decreased constantly during the course of the study. This was associated with a deterioration in feeding conditions as a consequence of two successive strong recruitments of young fish in 1980 and 1981. Due to the size selective predation of the young fish, the zooplankton food organisms decreased in size and were too small to be efficiently eaten by the larger bream. The chironomid population was, with a mean standing

crop of less than 2 g fr wt m<sup>-2</sup>, poorly developed and its relative contribution to the food of the bream was only important when the zooplankton biomass was very low.

## Acknowledgements

I would like to express my gratitude to all the members of the Tjeukemeer Foodchains and Production Research Group of the Limnological Institute in Oosterzee, especially Dr. J. Vijverberg and Mr. W. L. T. van Densen. I am also indebted to Prof. J. W. M. Osse from the Agricultural University of Wageningen and the students A. Bijlard, G. Hampsink and J. Stöpetie. Finally I would like to thank Dr. R. Gulati for valuable criticism, Miss M. E. McLaughlin for the improvement of the English text, and Miss A. Schoon for typing.

## References

- Alm, G., 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Inst. Freshwater Res., Drottningholm Rep. No. 40.
- Backiel, T. & Zawisza, J., 1968. Synopsis of biological data on the bream, *Abramis brama* L. FAO Fisheries Synopsis No. 36.
- Bagenal, T. B., 1968. Eggs and early life history. In: Ricker, W. E. (Ed.) I.B.P. Handbook No. 3. Methods of Assessment of Fish Production in Fresh Waters, Chap. 7. Blackwell, Oxford. 159 pp.
- Beattie, D. M., Golterman, H. L. & Vijverberg, J., 1978. An introduction to the limnology of the Friesian Lakes. Hydrobiologia 58: 49-64.
- Beattie, D. M., 1982. Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. Hydrobiologia, this volume.
- Cazemier, W. G., 1975. Onderzoek naar de oorzaken van groeiverschillen bij brasem (*Abramis brama* L.) (A study concerning the causes of differences in growth rate of bream). Visserij 28: 197-207.
- Densen, W. L. T. van (in prep.). The ecology of 0+ fish in Tjeukemeer, The Netherlands. II. Feeding behaviour.
- 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 Friesian lakes. Hydrobiologia 95: 321-336.
- Fangot, R., 1972. Contribution à l'écologie des étangs piscicoles de la Dombes: sur le régime alimentaire de la carpe à miroir, *Cyprinus carpio* L. Thèse Univ. Sci. Lyon. pp. 62, annexes.
- Geyer, F., 1939. Alter und Wachstum der wichtigsten Cypriniden Ostholsteinische Seen. Arch. Hydrobiol. 34: 543-644.
- Goldspink, C. R., 1978. The population density, growth rate and production of bream, *Abramis brama* L., in Tjeukemeer, The Netherlands. J. Fish. Biol. 13: 499-517.

- Hazelzet, J. C. A. M., 1972. The bream population of the Tjeukemeer. Internal Report (1972-3), Limnological Institute, Oosterzee, The Netherlands. 96 pp.
- Hutchinson, G. E., 1957. A Treatise on Limnology, Vol. I. Wiley, New York. 1015 pp.
- Ivlev, V. S., 1961. Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. Yale University Press, New Haven. 302 pp.
- Kott, P., 1953. Modified whirling apparatus for sub-sampling of plankton. Aust. J. mar. freshwat. Res. 4: 387-393.
- Kuznetsov, V. A., 1973. The fecundity and quality of eggs of bream (*Abramis brama* L.). J. Ichthyol. 13: 669-677.
- Lammens, E. H. R. R. (in prep.). The food and feeding of the bream (*Abramis brama*) in Tjeukemeer in relation to size, site, season and time of the day.
- Laskar, K., 1948. Die Ernährung des Brassens (*Abramis brama* L.) im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 42: 1-165.
- LeCren, E. D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch (*Perca fluviatilis* L.). J. Anim. Ecol. 20: 201-219.
- Leenen, J. D., 1982. Hydrology of Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 199-203.
- Lundbeck, J., 1926. Die bodentierwelt Norddeutscher Seen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 7: 1-473.
- 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 Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 307-310.
- Ricker, W. E., 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd Can. 30: 409-434.
- Tsyplakov, E. P., 1969. Variation in reproduction of the bream (*Abramis brama* L.) population in the Kuybyshev reservoir. J. Ichthyol. 9: 66-75.
- Uribe-Zamora, M., 1975. Selection des proies par le filtre branchial de la carpe à miroir (*Cyprinus carpio* L.). Thèse Univ. Sci. Lyon. 127 pp.
- Vasilchenko, O. N., 1970. The fecundity and the state of the gonads of common carp and bream used for breeding in the Volga Delta. J. Ichthyol. 10: 67-76.
- Vijverberg, J. & Frank, Th. H., 1976. The chemical composition and the energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. Freshwat. Biol. 6: 333-345.
- Volodin, V. M., 1979. The influence of feeding and overwintering conditions on the duration of egg resorption and the development of the next generation of oocytes in the bream, *Abramis brama*, of Rybink reservoir. J. Ichthyol. 19: 147-151.
- Winberg, G. G. (Ed.) & collaborators, 1971. Symbols, units and conversion factors in studies of freshwater productivity. I.B.P. Central Office, London. 23 pp.

# A comparison between the feeding of white bream (*Blicca björkna*) and bream (*Abramis brama*)

E. H. R. R. LAMMENS

With 4 figures and 2 tables in the text

## Introduction

Bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca björkna*) are closely related cyprinids with almost identical body forms. The distribution of these species, however, is quite different: generally bream prefers large lakes with little vegetation, while white bream is more abundant in smaller waters with dense vegetation (GOLDSPIK 1971; GEYER 1939; PREJS 1976). There is some overlap in the littoral zone of lakes. However, it is difficult to explain why white bream does not frequent the open water, and bream overgrown waters, because their spawning areas are almost identical and the food of both species is primarily composed of zooplankton and chironomids (LAMMENS 1976, 1982; PREJS 1976; HARTLEY 1947). Probably there is a mechanism which segregates both species in different habitats.

The purpose of this study is to characterize the feeding mechanisms of bream and white bream by comparing their food compositions in relation to their gill-raker systems. The differences may provide a clue whether these species can have competitive interactions, which may result in interactive segregation (NILSSON 1967). This study is part of a larger study on the interactions between fish and their food organisms in Tjeukemeer (see VIJVERBERG & VAN DENSEN 1984). The most important cyprinid species is bream (*Abramis brama*), while white bream (*Blicca björkna*) and roach (*Rutilus rutilus*) occur in much lower densities.

## Materials and methods

Bream and white bream were collected with a small meshed trawl (5.5 mm cod end) at the same sites in Tjeukemeer at least once a month in the period June—September (1979 and 1982). Tjeukemeer is a large (2150 ha), shallow (1.5 m), highly eutrophic lake in the north of the Netherlands. The length of the individuals was measured as fork length and gut contents were taken from specific length classes (10–15, 15–20 cm, etc.). Gut contents were lumped per length class and preserved in 4% formalin. Three or four subsamples were taken per sample and observed microscopically: food organisms were identified, counted and measured. The planktonic cladocerans were treated on the species level and cyclopoid copepods and chironomids as taxonomic groups because of morphological similarities within these groups. The lengths of the chironomids were reconstructed from the size of the head capsules. Energy contents were calculated using the relationships given by VIJVERBERG & FRANK (1976) and VIJVERBERG (unpubl.) for zooplankton and chironomid larvae, respectively. For chironomids 1 g ash-free dry weight was assumed to represent 5 kcal. (WINBERG et al. 1971). The gill-raker (branchio-spinal) system of 20 cm bream and white bream were described by drawing parts of the left second and third rostral gill-arches.

## Results

A comparison of the food composition of two length classes of bream and white bream revealed a difference on two levels: firstly, there was a difference in the composition of the food organisms, and secondly, within the common food organisms there was a difference in size distribution.

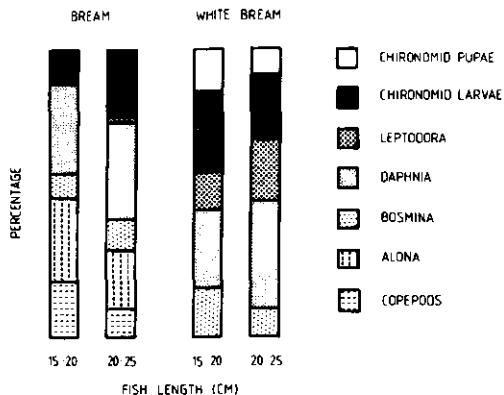


Fig. 1. Mean food composition of two length classes of bream and white bream on an energy basis, based on 10 sampling dates in the summer months of 1979 and 1982.

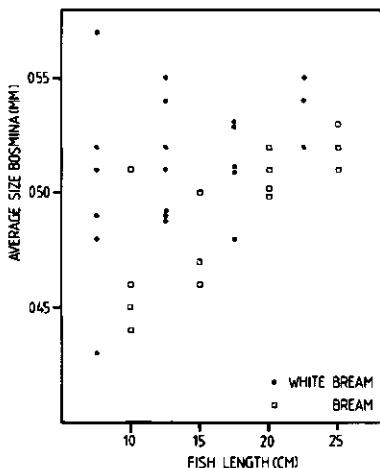


Fig. 2. Average size of consumed *B. coregoni* plotted against the size of bream and white bream.

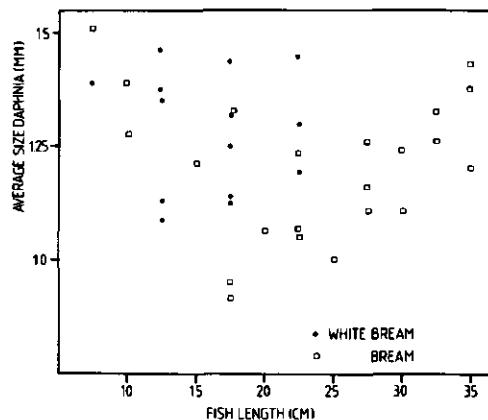


Fig. 3. Average size of consumed *D. hyalina* plotted against the size of bream and white bream.

Table 1. The proportion (%) of small (3–6 mm) and medium-sized (6–12 mm) chironomids, calculated on an energy basis, in the guts of bream and white bream.

size fish (cm)	Bream		White bream	
	small %	medium %	small %	medium %
10–15	75	25	35	65
15–20	50	50	3	97

Most important food organisms were copepods, benthic cladocerans, *Bosmina coregoni*, *Daphnia hyalina*, *Leptodora kindtii* and chironomid larvae and pupae (Fig. 1). This is a cumulative picture of 10 sampling dates in 1979 and 1982. For bream *Leptodora*

Table 2. Correlation between the average size of consumed *Bosmina coregoni* and *Daphnia hyalina* and the size of the fish (\*: significant for  $p < 0.05$ ).

	Fish species	Corr. coeff.	No. of obs.
<i>Bosmina coregoni</i>	Bream	0.774*	14
	White bream	0.321	20
<i>Daphnia hyalina</i>	Bream (> 20 cm)	0.702*	15
	Bream (< 20 cm)	-0.754*	7
	Bream (< 25 cm)	-0.627*	11
	White bream (< 25 cm)	0.087	14

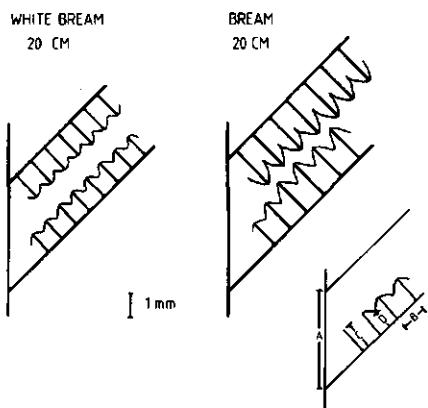


Fig. 4. Part of the branchio-spinal system of 20 cm bream and white bream. For both fishes two (half) gill-arches are shown with their spines. A: distance between the gill arches; B: distance between the brachio-spines; C—D: height of the spines; D: half width of the gill arch.

*kindtii* and chironomid pupae were unimportant, whereas benthic cladocerans and copepods were practically absent in the guts of white bream. The individual size in the latter two groups is very small and approximates 0.5 to 1 mm, while the individual size of the former two groups is an order of magnitude greater: 5 to 10 mm.

Within the common food organisms the individuals eaten by the white bream were on average larger than those eaten by bream (Figs. 2 and 3, Table 1). Relating the mean size of *B. coregoni* eaten with the size of the fish a significant positive correlation was found for bream (Table 2), but not for white bream. Doing the same for *D. hyalina*, a significant positive correlation was found for bream larger than 20 cm, but a negative one for smaller bream. No significant correlations were found for white bream (Table 2).

In comparing the branchio-spinal systems of 20 cm bream and white bream, it appeared that the space between the branchio-spines of white bream is almost twice as large as that of bream (Fig. 4). The spines of bream are three times as large as those of white bream and the matching of opposing spines is better in the bream.

### Discussion

Particulate feeding is very unlikely for bream when it feeds on *B. coregoni*, *D. hyalina*, benthic cladocerans and chironomids. Only for bream smaller than 20 cm and feeding on *D. hyalina* filter feeding is unlikely (LAMMENS in prep.). Comparing the branchio-spinal systems (Fig. 4) of both fishes it becomes obvious that white bream filter feeds less efficiently and this suggests a better interpretation of Figs. 2 and 3: when

they are smaller than 20 cm it seems more profitable for both species to select the larger *D. hyalina*. As the relative difference between the fish and the prey becomes larger filtering is more profitable, if it can be done efficiently. In the case of bream one can see a gradual switch from particulate feeding to filter feeding: the average size of the food organisms decreases to a minimum at a fish length of approximately 20 cm and then increases as the filter apparatus becomes coarser. In the case of white bream there may be the same switch, however, it is not as clear as in the case of bream, probably because the minimum size retained is too large: the smallest organisms cannot be retained, so the average size remains high and the transition from particulate feeding to filter feeding is not noticeable.

When consuming *B. coregoni*, the bream starts filter feeding at a length of 10 cm, but for the white bream it is again more difficult to show: because it cannot retain the smallest individuals it probably combines particulate and filter feeding.

When feeding on chironomids in a substrate of sand and/or mud, these organisms have to be dug up by taking both substrate and organisms into the mouth and sieving the organisms out of the substrate over the branchiospinal system. This was clearly seen in aquarium observations. Because the space between the branchio-spines of white bream is larger, the substrate particles can pass the "filter" more easily. This implies that white bream can filter feed when substrate particles are too large for bream to filter. In the latter case the substrate particles are spit out by the bream and sieved by the white bream, which feeds more efficiently in this case (unpubl. results).

If bream and white bream are dependent upon the same planktonic and benthic community, largely composed of small prey species, and if substrate particles are small, then the efficiency of feeding by bream will be greater than that of a white bream of the same size. If the community of prey species is composed of large individuals and substrate particles are large, the feeding efficiency of white bream will be larger. This might explain the dominance of bream in open water, where zooplankton is often composed of small individuals as a consequence of size-selective predation (VAN DENSEN 1982) and where the substrate is composed of very fine substrate particles in the absence of macrophytes and chironomids are small (BEATTIE 1982). In more overgrown water with less phyto- and zooplankton, and coarser substrate particles, however, the situation seems to be better for the white bream. So habitat segregation is probably largely determined by the feeding efficiencies of these species.

### Acknowledgements

The author wishes to thank the students AD BIJLARD, GEORGE HAMINSK, BERT SCHUILLENBURG and HANS VAN DER WEIJST, who analysed most of the gut contents. Further I am indebted to Dr. J. VIJVERBERG for making some of his unpublished results on zooplankton and chironomids available for me, and to W. L. T. VAN DENSEN, Dr. A. J. VAN NOORDWIJK and Miss A. SCHOON for their helpful remarks.

### References

- BEATTIE, D. M., 1982: Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. — *Hydrobiologia* 95: 287—306.  
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 Friesian lakes. — *Hydrobiologia* 95: 321—336.

- GEYER, F., 1939: Alter und Wachstum der wichtigsten Cypriniden ostholsteinischer Seen. — *Arch. Hydrobiol.* 34: 543—644.
- GOLDSPINK, C. R., 1971: Population dynamics and production of bream (*Abramis brama*) and roach (*Rutilus rutilus*) in the Tjeukemeer. — Ph. D. thesis, Univ. of Liverpool.
- HARTLEY, P. H. T., 1947: The natural history of some British freshwater fishes. — *Proc. Zool. Soc. Lond.* 117: 129—206.
- LAMMENS, E. H. R. R., 1976: Biologie van de kolblei (Biology of the white bream). — Internal report, Netherlands Inst. of Fisheries Research, IJmuiden, 18 pp.
- 1982: Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. — *Hydrobiologia* 95: 311—320.
- NILSSON, N. A., 1967: Interactive segregation between fish species. — In: *The biological basis of freshwater fish production* (S. D. GERKING, ed.): 295—313. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 520 pp.
- PREJS, A., 1976: Fishes and their feeding habits. — In: *Problems of littoral lake ecology* (ed. E. PIECZNSKA). Warsaw, 238 pp.
- VIJVERBERG, J. & FRANK, TH. H., 1976: The chemical composition and the energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. — *Freshwat. Biol.* 6: 333—345.
- VIJVERBERG, J. & VAN DENSEN, W. L. T. 1984: The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer. — *Verb. Internat. Verein. Limnol.* 22: 891—896.
- WINBERG, G. G. (ed.) et al., 1971: Symbols, units and conversion factors in studies of freshwater productivity. — I. B. P. Central Office, London, 23 pp.

Author's address:

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

# A test of a model for planktivorous filter feeding by bream *Abramis brama*

Eddy H.R.R. Lammens

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

**Keywords:** Feeding modes, Particulate feeding, *Daphnia hyalina*, *Bosmina coregoni*, Gill-raker system, Evasive behaviour, Zooplankton distribution, Tjeukemeer, Fishes, Cyprinidae

## Synopsis

The planktivorous feeding of bream, *Abramis brama* on *Daphnia hyalina* and *Bosmina coregoni* was analyzed in a stepwise regression analysis with the average size (and standard deviation) of consumed organisms as dependent variable and the size of the fish, the average size (and standard deviation) of the organisms and their density in the environment as independent variables. Three basic predictions on filter feeding were formulated and tested. It was predicted that the (average) prey size should increase with fish size, but that the standard deviation should decline. Secondly the prey size should be strongly correlated with the prey size available and thirdly the prey density should have little effect on the size selection. These hypotheses could not be rejected for bream >10 cm feeding on *B. coregoni* and for bream >20 cm feeding on *D. hyalina*. The hypotheses were not valid for smaller bream as these acted as particulate or combined filter-and particulate feeders.

## Introduction

For the last twenty years research on the feeding of fishes has emphasized planktivorous fish. Studies of Hrbáček (1961) and Brooks & Dodson (1965) stimulated this work by demonstrating the influence of fish predation on the structure of zooplankton communities. Later studies concentrated on the size selective feeding of planktivorous fish (Werner & Hall 1974, Confer & Blades 1975, O'Brien et al. 1976, Eggers 1977, Wright & O'Brien 1984). They developed models to predict the food selection at any given density and food composition of food organisms. The density, in particular, appeared very important in this selection process, because it determined the extent of the size selectivity. However, these models were developed for particulate feeders (e.g. the bluegill, *Lepomis mac-*

*rochirus*) and do not seem relevant for filter feeders.

Leong & O'Connal (1969), Durbin & Durbin (1975), Janssen (1976), Holanov & Tasch (1978), Rosen & Hales (1981), Drenner et al. (1982) and Crowder & Binkowski (1983) demonstrated the ability of several fish species to feed in different modes depending on the density and size of the organisms. Apart from particulate feeding, two modes for filter feeding were described: straining particles by swimming for several seconds with opened mouth (Durbin & Durbin 1975, Janssen 1976) and gulping or pump filter feeding by 'pumping' water through the gill raker system instead of swimming with opened mouth (Janssen 1976, Drenner et al. 1982, Holanov & Tasch 1978, Crowder & Binkowski 1983). However, because of these different feeding modes, predicting food

composition or consumption must be adjusted to the feeding mode applied and complementary models need to be developed to make a more generalized one, which includes these three feeding modes.

In this study the planktivorous feeding modes of bream, *Abramis brama*, in Tjeukemeer are deduced by relating the size distribution of consumed food organisms to the size of the fish and the size distribution and density of food organisms in the environment by way of a stepwise regression analysis. The feeding mode is deduced by testing a proposed filter feeding 'model' with these results and confirmed by laboratory observations.

#### *The hypothesis for filter feeding*

Several models have been worked out to predict the food selection of planktivorous feeders, that is for small fishes up to 15 cm, which act as particulate feeders (Werner & Hall 1974, Confer & Blades 1975, O'Brien et al. 1976, Eggers 1977, Wright & O'Brien 1984). The assumptions of these models are essentially different from a model, which would predict the selection of filter feeders. The above mentioned models are based on a visual interpretation of the prey, which is individually attacked. A filter feeding model is more concerned about the retention abilities of the gill-raker system of the fish and is only applicable when the food particles are very small (and abundant) in relation to the size of the fish. It is unlikely that a fish of 30 cm with a mouth gape of 20 mm would select prey of 0.5–1.5 mm individually, especially when one knows that these fishes also forage at night (Holovan & Tash 1978, Volkova 1973). For these fishes the handling time of the prey is not (directly) related to the size of the mouth gape, but to the retention possibilities of the gill-raker system in relation to the water current (Wright et al. 1983). Although the functioning of this apparatus is not yet known, one can imagine it has a sort of sieve function, in which larger prey are more easily retained than smaller ones and that the mesh size of this 'sieve' changes with the length of the fish and therefore the size selection of the food organisms also changes with the fish length. So the first prediction

of the model (Fig. 1) is that the average size of the retained food particles will increase with increasing fish length, because an increasing share of the smaller organisms cannot be retained and therefore the standard deviation of the retained food particles will decline with increasing fish size (Fig. 1). The second prediction is that the average size and standard deviation of the consumed organisms will be strongly correlated with that in the environment (Fig. 1). The third prediction is that the size composition is not related to the density, at least, if no clogging effect occurs in the gill-raker system. Therefore size selection can easily be described as a function of the size of the fish and the size composition in the environment. In this paper these three predictions will be tested for bream, *Abramis brama*, feeding on *Daphnia hyalina* and *Bosmina coregoni*. In a stepwise multiple regression analysis

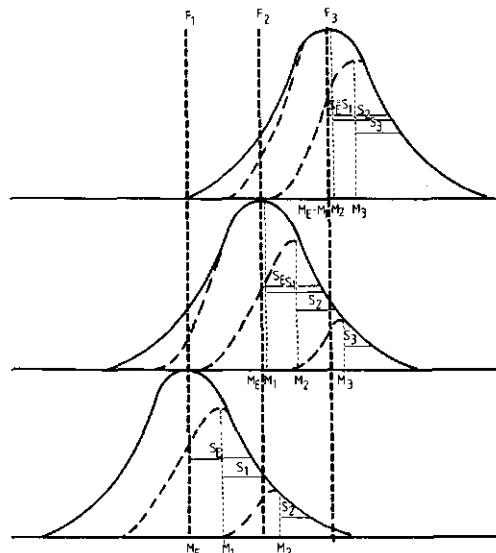


Fig. 1. Three size distributions of food organisms and the selected size distributions by three length classes of bream (broken lines). The vertical broken lines  $F_1$ ,  $F_2$  and  $F_3$  indicate the minimum size of the organisms that can be retained by these length classes ( $M$  = average size of organism in the environment ( $E$ ) and in different length classes of fishes (1, 2 and 3), and  $S$  = standard deviation of the above).

correlations will be calculated between the average size (and standard deviation) of consumed organisms as dependent variables and the size of the fish, the average size (and standard deviation) of the organisms and the density of the organisms in the environment as independent variables.

### Materials and methods

Bream and zooplankton were collected synchronously in four successive years (1979–1982) in Tjeukemeer. This lake is a shallow (mean depth 1.5 m), very eutrophic, turbid (secchi-disc 25–35 cm) fresh water lake with a surface area of 21.0 km<sup>2</sup>. Vegetation is almost absent; only in the shoreline are there some reed beds. The lake is very exposed to wind and therefore stratification of any kind is absent and zooplankton is almost homogeneously distributed (de Nie et al. 1980). The lake is part of an interconnected ‘boezem’ system, in which water is pumped from the large lake IJsselmeer in summer, and from which water is pumped out in winter to keep the water at a constant level.

#### The fish

The fish were caught with a small-mesh trawl (5.5 mm cod end) at five stations at least once a month in summer and occasionally in spring and autumn. The fork length of the individuals was measured and only fishes of definite length classes (9.5–10.5, 14.5–15.5 cm, . . . 34.5–35.5 cm) were retained. For each length class the gut contents of five fish were pooled and preserved in 4% formalin. As the contents consisted of zooplankton, they could easily be subsampled by the Kott apparatus (1953), without causing much variation. Three or four subsamples of each sample were taken and analysed microscopically: food organisms were identified, counted and measured. Because bream has pharyngeal teeth, the cladocerans were often crushed or broken in pieces, which made counting and measuring difficult. To reconstruct the real number of organisms in the subsample only heads and entire organisms were counted. Only the entire organisms were measured. For each three subsamples at

least 25–50 organisms were measured per species. The cladocerans were measured as described below. For *D. hyalina* 42 samples (210 fishes) were analysed, for *B. coregoni* 46 (230 fishes).

#### Zooplankton

Zooplankton was sampled with a 5 l Friedinger apparatus. At each station two samples were taken, one just below the water surface and the other just above the bottom. The samples were concentrated by filtration through a 120 µm mesh plankton gauze and preserved in 10% formalin. The combined sample was subsampled after Kott (1953) and species were identified, counted and measured. Cladocerans were 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.

#### Statistical procedure

A regression analysis was performed with four variables: the average consumed prey size (or standard deviation) as dependent variable and the length of the fish, the average prey size (or standard deviation) in the environment and the density of the prey as independent variables. The regression was performed stepwise: the variable with the largest F-value enters the model and the process is repeated with the remaining variables and continues until the F-values of all the variables in the models have F-values larger than the F-to-delete (95% confidence interval) and all the variables not in the model have F-values smaller than the F-to-delete, or until the tolerance value becomes too small (i.e. the matrix becomes unstable). This analysis was performed to evaluate the contribution of each of the independent variables to the total variation. As some of the independent variables (e.g. average length of food organisms and their density) may be correlated with each other, they may cause an irrelevant correlation with the dependent variable. This stepwise regression corrects for this irrelevant correlation. See for further details Enslein et al. (1977)

### Feeding behaviour observations

Bream in three different length classes (10 cm, 15–20 cm and 30–35 cm) were observed in 540 litre aquaria (180 × 60 × 50 cm) when feeding on *D. hyalina* which were collected in the Tjeukemeer. These organisms were presented in densities of 20 to 200 per litre, about the same range as is present in Tjeukemeer.

### Results

#### *Bosmina coregoni*

The variation in average size of consumed *B. coregoni* was 0.42 mm to 0.51 mm for 10 cm bream and

0.45 to 0.56 mm for 30 cm bream (Fig. 2). In the environment the average size fluctuated between 0.36 and 0.44 mm and was always smaller than that found in the guts. Most (43.6%) of the variation in size of consumed *B. coregoni* could be explained by the size of the fish and a smaller part (13.3%) by the average size in the environment (Table 1). None of the variation could be explained by the density, which fluctuated from 50–1500 individuals per litre.

The variation in the standard deviation of the consumed organisms was 0.05 to 0.11 mm, whereas that in the environment varied from 0.08 to 0.10 mm (Fig. 3). In most cases the standard deviation of consumed organisms was lower than that in the environment and the largest part (57%) of the variation could be explained by the standard devia-

**Table 1.** Stepwise regression with three independent variables: length of bream, average length of food organisms in the environment (or standard deviation) and the density of the food organisms. The dependent variable is the size of the food organisms (or standard deviation) of consumed organisms. Part. R indicates the partial correlation coefficient. % indicates the percentage which can be explained by this variable, df the degrees of freedom.

Dependent variable	Independent variable	<i>B. coregoni</i>				<i>D. hyalina</i> >20 cm				<i>D. hyalina</i> <20 cm			
		F	Part. R	%	df	F	Part. R	%	df	F	Part. R	%	df
Average length of food organisms in gut	Length of bream	30.20*	0.661*	43.6	45	28.08*	0.701*	23.6	28	17.69*	-0.814*	66.3	4
	Average length of food organisms in environment	11.68*	0.485*	13.3	44	34.52*	0.732*	53.5	29	00.0	0.0	—	9
	Density of food organisms in environment	00.06	0.042	—	43	00.34	0.109	—	27	05.29*	0.631*	13.4	10
Standard deviation of food organisms in gut	Length of bream	13.82*	-0.512*	11.2	44	11.17*	-0.541*	29.3	29	05.32*	0.589*	34.7	11
	Standard deviation of food organisms in environment	52.98*	0.755*	57.0	45	06.92*	0.459*	14.8	28	00.03	0.056	—	9
	Density of food organisms in environment	02.22	0.235	—	43	00.21	0.092	—	27	00.33	0.189	—	10

\* P<0.05

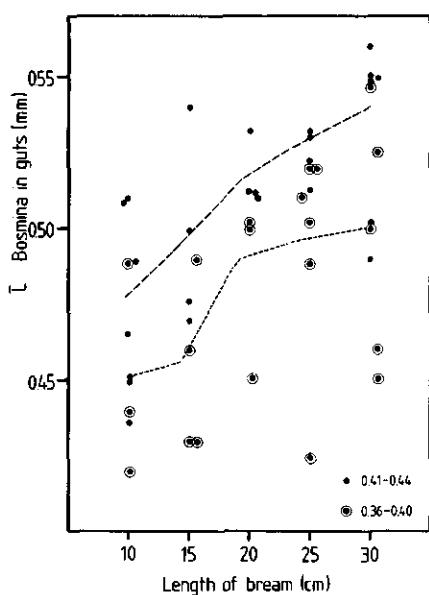


Fig. 2. The average length of consumed *Bosmina coregoni* per sampling date plotted to the size of the fish. The two different symbols indicate the approximate average size in the environment (right corner below) and curves are drawn through the average values per symbol per length class.

tion in the environment; a smaller part (11.2%) by the length of the bream (Table 1). None of the variation could be explained by the density.

Feeding on *B. coregoni* the three predictions about filter feeding could not be rejected, as all the correlations were in accordance with the postulations.

#### *Daphnia hyalina*

The variation in average size of consumed *D. hyalina* was 0.95 to 1.52 mm and that in the environment 0.90 to 1.15. The average size was lowest in the 20 cm bream and highest in the small (5 and 10 cm) and large (35 cm) bream (Fig. 4). This relation with the length is different than that for *B. coregoni* and seems to point to two different feeding mechanisms. Therefore the analysis was done separately for the size classes larger than 20 cm and those smaller than 20 cm (Table 1).

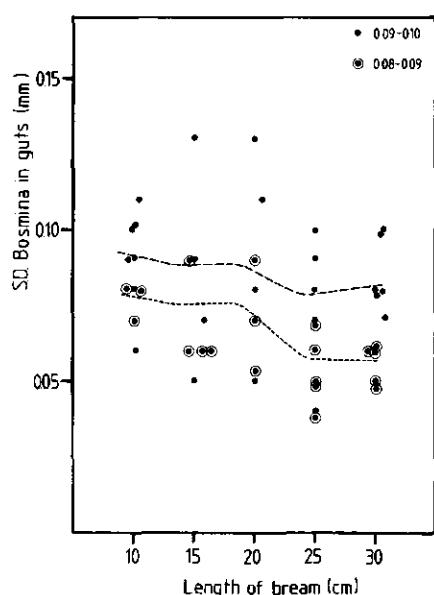


Fig. 3. The standard deviation of consumed *Bosmina coregoni* plotted to the size of the fish per sampling date. The two different symbols indicate the approximate standard deviation in the environment (right corner above) and curves are drawn through the average values per symbol per length class.

In the larger bream most of the variation (53.5%) in the average size could be explained by the average size in the environment and a smaller part (23.6%) by the length of the fish. None of the variation could be explained by the density of *D. hyalina*. The standard deviation of consumed organisms in this group varied from 0.10 to 0.30 mm, in the environment from 0.27 to 0.33 mm (Fig. 5). Here it was always higher than in the fish. Some (29.3%) of the variation could be explained by the length of the fish, some (14.8%) by the standard deviation in the environment. No correlation was found with the density, which fluctuated from 10 to 300 individuals per litre.

In the smaller fish the variation in the average size could largely (66.3%) be explained by the length of the bream and a smaller part (13.4%) could be explained by the density. No relation with the average length in the environment was found.

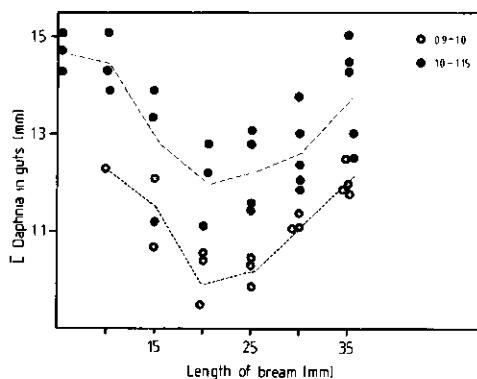


Fig. 4. The average length of consumed *Daphnia hyalina* per sampling date plotted to the size of the fish. The two different symbols indicate the approximate average size in the environment (right corner above) and curves are drawn through the average values per symbol per length class.

Regarding the standard deviation of consumed organisms in this group, most (34.7%) of the variation could be explained by the size of the fish and none by the density or standard deviation in the environment.

The three predictions about filter feeding on *D. hyalina* could not be rejected for bream larger than 20 cm. For smaller bream, however, every one of them could be rejected, because the fish acts as a particulate feeder or combines particulate and filter feeding.

#### Feeding behaviour observations

The feeding mode of the 30–35 cm bream was characterized by series' of rapid suction movements in which the premaxilla was protruded to form a sucking tube about 1.5 cm long with an opening of 2.1 cm. These movements occurred about 100–200 times per minute and were not directed towards individual prey. These series' of 'open' protrusion movements were briefly interrupted by 'closed' protrusion movement, in which the prey were probably 'handled' in the buccal cavity and swallowed. The bream moved slowly throughout the aquarium while feeding with no preference for locality.

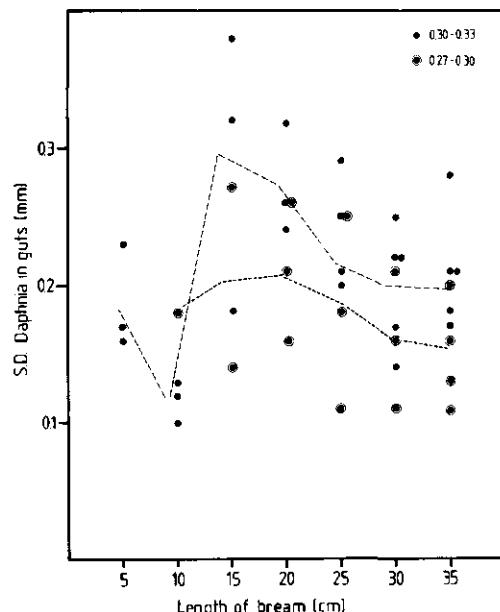


Fig. 5. The standard deviation of consumed *Daphnia hyalina* plotted to the size of the fish per sampling date. The two different symbols indicate the approximate standard deviation in the environment (right corner above) and curves are drawn through the average values per symbol per length class.

The feeding mode shown by the 15–20 cm length class was essentially the same as that of the 30–35 cm bream. The sucking tube of these fishes was about 0.8 cm long with an opening of 1.1 cm. In contrast to the larger bream these fishes also attacked prey individually, however only when the density was very low. In the smallest length class particulate feeding was very obvious, both when densities were high and low. Filter feeding occurred only at very high densities. The sucking tube of these fishes was about 0.3 cm with an opening of 0.7 cm.

#### Discussion

Planktivorous fish can be conveniently divided into particulate and filter feeders; particulate feeders catch their prey individually by suction and for each

prey a whole repertoire of locating, pursuit, attack and capture has to be followed (Eggers 1977, O'Brien 1976, Wright & O'Brien 1984). Filter feeders do not attack a particular individual, but try to collect prey by pumping water through their gill-raker system (Janssen 1976, Drenner et al. 1982, Holanov & Tash 1978, own observations on bream). Modelling the prey selection of both groups is therefore fundamentally different.

The food selection of particulate feeders on zooplankton depends largely on the search and handling time of prey (Werner & Hall 1974), the visibility of the prey (Zaret & Kerfoot 1975) and the evasive behaviour of the prey (Drenner et al. 1978, McComas & Drenner 1982, Winfield 1983). The density of food organisms determines the breadth of the diet, being narrow at high densities and broad at low densities (Eggers 1977, Confer & Blades 1975, O'Brien et al. 1976, Bartell 1982). The prey selection of filter feeders is primarily limited by the retention abilities of the filtering system rather than by the size of the mouth gape. The visual aspect is only relevant in locating patches and evasive behaviour seems of minor importance as the size of the predator is very large in comparison to the prey. Prey density does not seem relevant to the selection, only to the total amount consumed (Durbin & Durbin 1975).

In this paper these basic predictions on filter feeding could only be rejected for bream  $<20$  cm feeding on *D. hyalina*. In this test the evasive behaviour was not considered, because these clado-cerans hardly show any evasive behaviour (Drenner et al. 1978). The distribution of the zooplankton was not considered either, as the distribution of the zooplankton in Tjeukemeer is rather homogeneous because of its shallow and exposed character (de Nie et al. 1980). Vertically no differences were found, horizontally patches were found on a scale of ten to a hundred metres for all species with a difference in density of a factor of two to three. As the size composition and the density for both species were averaged over the entire lake some of the unexplained variation in the results may be caused by this.

Lastly some of the unexplained variation may occur because the fish changes the size composition

of the zooplankton in its direct environment, eating selectively and hardly swimming when eating (Uribe-Zamora 1975). Therefore the size distribution may locally deviate strongly from the average size distribution and cause some extra variation. In particular larger fish and fish foraging in schools may affect the size composition in their direct environment severely.

The filter feeding behaviour of bream in the laboratory could be described as pump filter feeding as demonstrated for the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Drenner 1982) and the thread fin shad, *Dorosoma petenense* (Holanov & Tash 1978) and is different from the filter feeding by swimming with the mouth fully agape as seen in the alewife, *Alosa pseudoharengus* (Janssen 1976), the northern anchovy, *Engraulis mordax* (Leong & O'Connell 1969) and the atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Durbin & Durbin 1975). Jansen (1976) also noticed a sort of pump filter feeding for the alewife, gulping, which seems in its description identical to 'pumping'.

All these fishes are also capable of particulate feeding depending on the light intensity (Holanov & Tash 1978, Volkova 1973) and the size distribution of the food organisms in relation to the size of the fish (Janssen 1976, Durbin 1979, Crowder & Binkowski 1983). Particulate feeding in bream could only be demonstrated at a smaller size ( $<20$  cm) and only when feeding on *D. hyalina*. This was shown by falsifying the filter feeding predictions for bream  $<20$  cm feeding on *D. hyalina*. Feeding on the smaller *B. coregoni* these predictions could not be rejected. In the laboratory this feeding behaviour dependent on the size of the fish and the size of the food organisms could be observed. In a recent article Crowder (1985) showed that the switch in feeding behaviour can be largely explained by the relative profitability of the feeding mode.

The model for filter feeding was tested using field data. Falsifying the model implied a different feeding mode of bream, i.e. particulate feeding or a combination of particulate and filter feeding. Comparing the results of the test with the feeding behaviour in the laboratory, it appeared that the predictions of the model were correct and the next step

must be to develop a model which combines particulate and filter feeding and is able to predict the size selectivity for each length class of bream at a given density and size distribution. The optimal foraging approach used by Werner & Hall (1974) and Crowder (1985) may be useful in this, but the tactical model of Wright & O'Brien (1984) less so since it has no built in switching mechanism.

### Acknowledgements

I am indebted to all the members of the working group 'Foodchain and productivity studies', in particular J. Vijverberg. Further I want to thank John Janssen, J.W.M. Osse and Ade Schoon for thoroughly criticizing the manuscript.

### References cited

- Bartell, S.M. 1982. Influence of prey abundance on size selective predation by bluegills. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111: 453-461.
- Brooks, J.L. & S.L. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Confer, J.L. & P.J. Blades. 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* 20: 571-579.
- Crowder, L.B. 1985. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Env. Biol. Fish.* 12: 57-62.
- Crowder, L.B. & F.P. Binkowski. 1983. Foraging behaviors and the interaction of alewife, *Alosa pseudoharengus* and bloater, *Coregonus hoyi*. *Env. Biol. Fish.* 8: 105-113.
- Drenner, R.W., J.R. Strickler & W.J. O'Brien. 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1370-1373.
- Drenner, R.W. 1982. Filter feeding rates of gizzard shad. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111: 210-215.
- Durbin, A.G. 1979. Food selection by plankton feeding fishes. pp. 203-218. In: R.H. Stroud & H.E. Clepper (ed.) *Predator-Prey Systems in Fisheries Management*, Sport Fishing Institute, Washington D.C.
- Durbin, A.G. & E.G. Durbin. 1975. Grazing rates of atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* as a function of particle size and concentration. *Marine Biology* 33: 265-277.
- Eggers, D.M. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58: 46-59.
- Enslein, K., A. Raiston & H. Wolf. 1977. *Statistical methods for digital computers*. John Wiley and Sons, New York. 454 pp.
- Holanov, S.H. & J.C. Tash. 1978. Particulate and filter feeding in threadfin shad, *Dorosoma petenense*, at different light intensities. *J. Fish Biol.* 13: 619-625.
- Hrbáček, J., M. Dvořáková, V. Kořínek & L. Prochazková. 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. Verein. Limnol.* 14: 192-195.
- Janssen, J. 1976. Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1972-1975.
- Kott, P. 1953. A modified whirling apparatus for subsampling of plankton. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 4: 387-393.
- Leong, R.J.H. & C.P. O'Connell. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 557-582.
- McComas, S.R. & R.W. Drenner. 1982. Species replacement in a reservoir fish community: silverside feeding mechanisms and competition. *Can. J. Fish. Aquat.* 39: 815-821.
- Nie, H.W. de, H.J. Bromley & J. Vijverberg. 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Plankt. Res.* 2: 317-334.
- O'Brien, W.J., N.A. Slade & G.L. Vinyard. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57: 1305-1310.
- Rosen, R.A. & D.C. Hales. 1981. Feeding of the paddlefish, *Polyodon spathula*. *Copeia* 1981: 441-455.
- Uribe-Zamora, M. 1975. Sélection des proies par le filtre branchial de la carpe miroir (*Cyprinus carpio* L.). Ph.D. Thesis, University of Lyon, Lyon. 127 pp.
- Volkova, L.A. 1973. The effect of light intensity on the availability of food organisms to some fishes of lake Baikal. *J. Ichthyol.* 13: 591-602.
- Werner, E.E. & D.J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Wright, D.J., W.J. O'Brien & C. Luecke. 1983. A new estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 112: 638-646.
- Wright, D.J. & W.J. O'Brien. 1984. The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (*Pomoxis annularis*). *Ecol. Monogr.* 54: 65-98.
- Zaret, T.M. & W.C. Kerfoot. 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body size selection versus visibility selection. *Ecology* 56: 232-237.

Received 23.5.1984 Accepted 28.9.1984

# 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 Fishiculture and Fisheries, Agricultural University Wageningen, Marijkeweg 40, 6709 PG, 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 chironomides, 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 chironomides 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 chironomides 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

**R**esource 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 Magnan 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 Hrbáček et al. (1961) and Brooks and Dodson (1965), and may cause niche shifts of the autochthonous fish (Nilsson 1978; Magnan 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 km<sup>2</sup>. 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 ( $\chi^2$  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-μm-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 Peterson 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 ( $\geq 30$  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

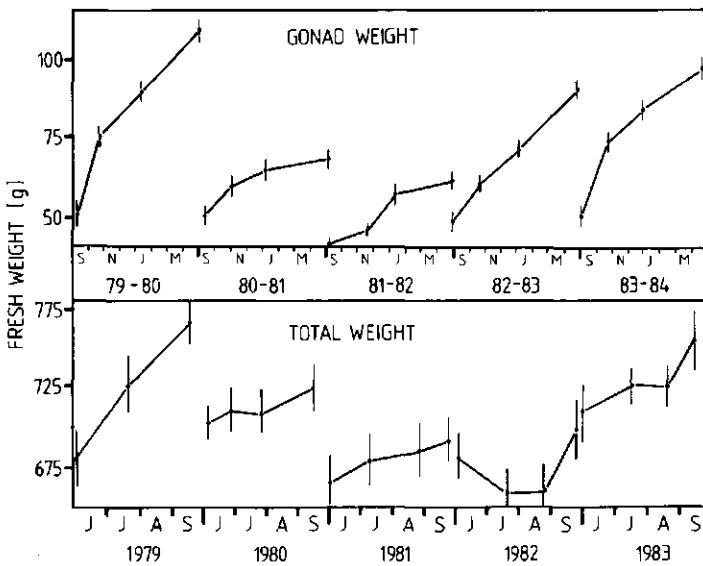


FIG. 1. Fresh weight of 35-cm female bream (with se) during the summer months of five years and gonad weight (with se) after these summer months.

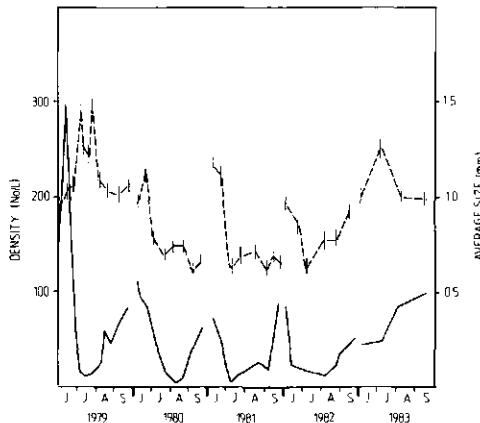


FIG. 2. Density (solid lines) and average size of *D. hyalina* (with se) (broken lines) during the summer months of five successive years.

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 ( $\geq 6$  mm), namely *Polypedilum nubeculosum*, *Enfieldia 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 ( $\geq 6$  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/m<sup>2</sup> and the biomass from 0.1 to 2.5 g fresh weight/m<sup>2</sup> (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

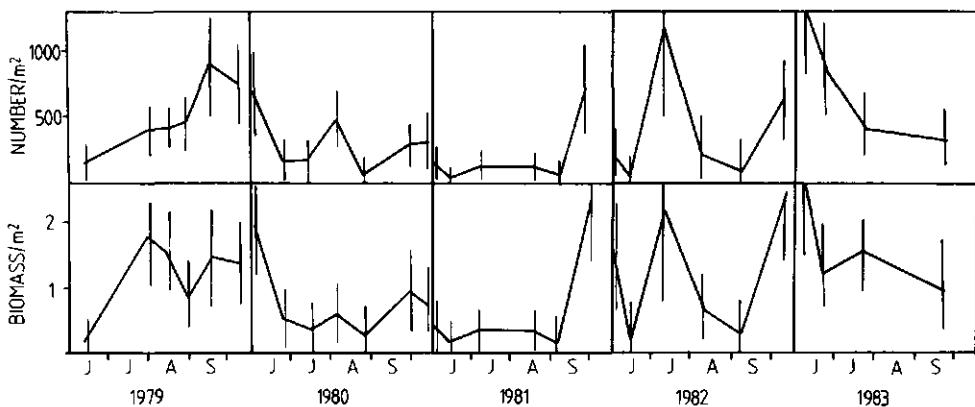


FIG. 3. Density and biomass (with SE) per square metre of chironomid larvae during the summer months of five successive years.

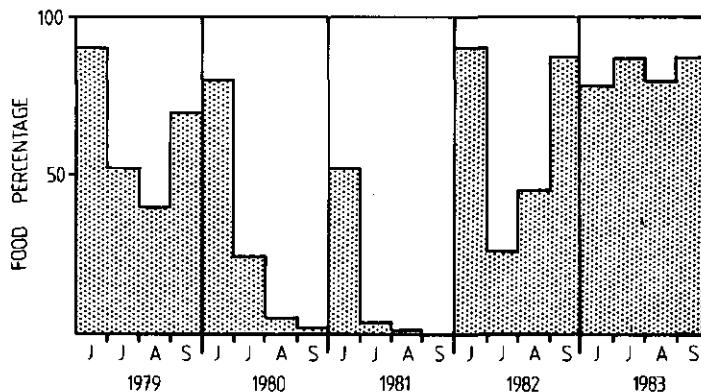


FIG. 4. Percentage food composition based on the energy contents of the food organisms of 35-cm bream during the summer months of five successive years. Stippled areas represent zooplankton; open areas represent chironomid larvae.

and chironomids, with a significant ( $\chi^2$  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

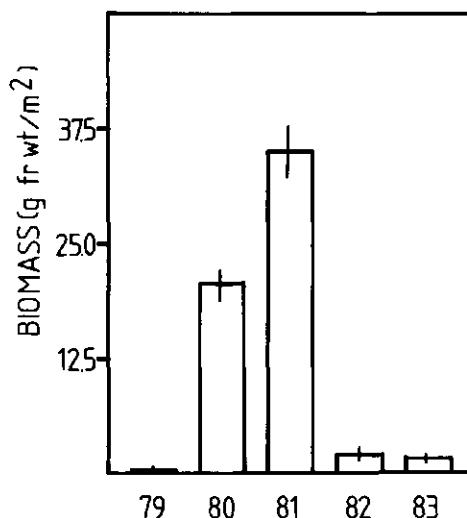


Fig. 5. Biomass of 0+ planktivorous fish (with SE) in September of five successive years.

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 ( $\chi^2$  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 ( $\chi^2$  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 ( $\chi^2$  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  $\geq 30$  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	

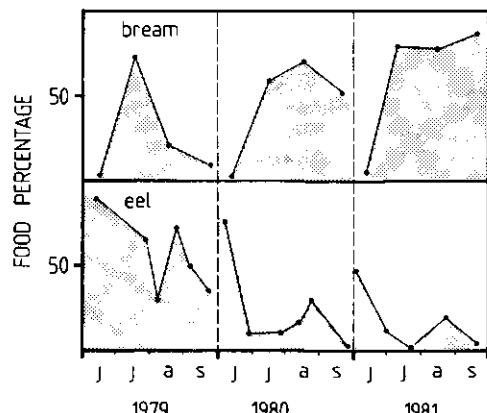


FIG. 6. Share of chironomids (stippled) based on their energy contents in the diet of the bream and eel populations. The diet is a weighted mean for both populations in the length range 15–40 cm.

response to the change in diet. The condition of eels  $\leq 30$  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
<b>Bream–eel</b>			
June	5	4	4
July	75	24	9
August	25	21	19
September	10	16	10
<b>Smelt–bream</b>			
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.  $0.16\text{--}0.2 \times 1.25 \text{ g fresh weight chironomids} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ . As the condition decreased the bream ate less per day. Otherwise it would have consumed about 50% of the total chironomid biomass daily ( $0.2\text{--}0.5 \text{ g fresh weight/m}^2$ ); 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  $0.03\text{--}0.04 \times 1.25 \text{ g fresh weight chironomids} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ . 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.

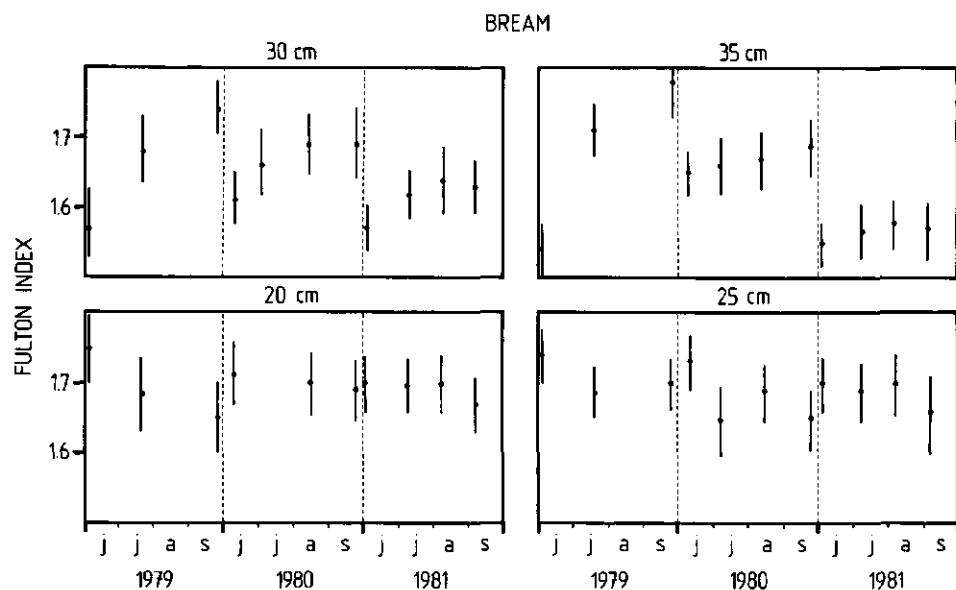


FIG. 7. Condition of four length classes of bream (with SE) in the summer months of 1979-81.

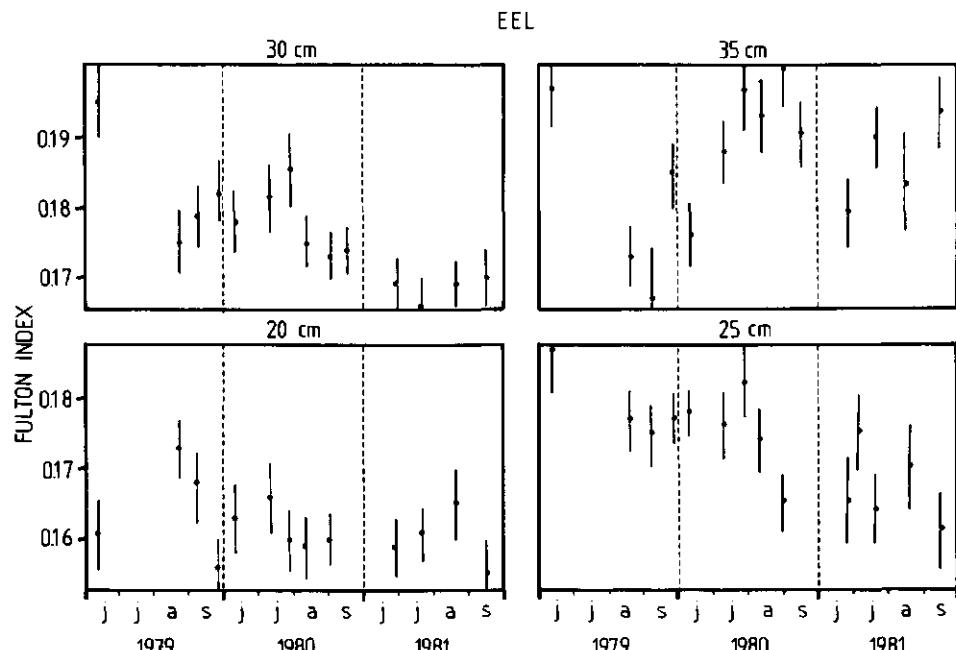


FIG. 8. Condition of four length classes of eel (with SE) in the summer months of 1979-81.

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

	Length class (cm)				
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40
<b>Bream density</b>					
1979	31±6	243±51	212±45	148±39	25±11
1980	28±7	122±29	276±52	186±45	35±13
1981	67±20	31±8	276±55	201±49	39±14
<b>Bream biomass</b>					
1979	3±1	45±9	76±16	87±23	22±10
1980	3±1	24±6	97±18	106±26	30±11
1981	6±2	6±2	95±19	112±27	32±11
<b>Eel density</b>					
1979	158±24	346±87	298±60	149±42	40±12
1980	401±68	444±93	495±109	192±58	46±14
1981	460±87	476±138	325±78	169±54	94±30
<b>Eel biomass</b>					
1979	2±1	7±2	11±2	9±2	4±1
1980	4±1	8±2	18±4	11±3	4±1
1981	4±1	9±3	11±3	10±3	9±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 ≤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; Zadorozhnya 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; Zadorozhnya 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  $\leq 30$  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 cernuus*), roach (*Rutilus rutilus*), and white bream (*Blicca björkna*) 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 Ligt, students who participated in the study. Bertus Lemstra, Koos Swart, Peter McGillavry, and Aafje Frank-Landman, team members who assisted in the field and the laboratory, and Jan Osse, Ramesh Gulati, Adee 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. GEIJN. 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. Tibany* 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-tinned eel *A. dieffenbachii*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 3: 32–63.
- CHAMBERS, M. R. 1977. The population of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the red-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. GIUSSANI. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktivorous 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 (*Anadona* 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. VUYVERBERG. 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.
- DRENNEN, R. W., F. DE NOYELLES, 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: 839–828.
- HRÁČEK, J., M. DVORÁKOVA, 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 *Abramus brama* in the water reservoir Mouslje. *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 (*Abramus brama*) and white bream (*Blicca björkna*). *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 886–890.
- . 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream, *Abramus brama*. *Environ. Biol. Fishes.* (In press)
- LASKAR, J. 1948. Die Ernährung des Brasseins (*Abramus 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* petiastes). *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.
- MACKAY, 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.
- MICHELER, G. 1967. Biologische Untersuchungen an den Aalen des Chiemsees 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.
- OPUSZYSKI, 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.
- PRES, 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. VIIVERBERG. 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.
- VIIVERBERG, 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.
- VIIVERBERG, J., AND W. L. T. VAN DENSEN. 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer. *Verh. Int. 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.
- ZADROZHNAIA, 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.

Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (Abramis brama), roach (Rutilus rutilus) and white bream (Blicca bjoerkna) in hypertrophic lakes

Eddy H.R.R. Lammens, Jan Geurzen and Peter J. McGillavry

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

#### Abstract

Lammens E.H.R.R., J. Geurzen and P.J. McGillavry. 1986. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (Abramis brama), roach (Rutilus rutilus) and white bream (Blicca björkna) in hypertrophic lakes. Proc. V Congr. europ. Ichtyol. Stockholm 1985, pp. 00-00. The diet of bream, roach and white bream was compared for different length classes and for different availabilities of food organisms. Cladocerans and copepods were important for all young fish up to a length of 10-15 cm. The larger length classes of roach and white bream gradually switched to snails and chironomids respectively, whereas bream switched to chironomids at a length of 20-30 cm, environmental conditions being the same. At comparable lengths the share of small cladocerans such as Bosmina coregoni and Alona sp. was always larger in bream, whereas the share of Daphnia hyalina, chironomids and/or molluscs was larger in roach and white bream. In the laboratory it was shown that the feeding efficiency for chironomids was inversely related to that for zooplankton in bream and white bream. The ontogenetic different shift in diet was closely related with the gill-raker system, protrusibility of the premaxilla and pharyngeal teeth. The coexistence of these fishes is discussed both in relation to their food resources and to their vulnerability to predation .

## Introduction

Most organisms change their use of resources as they grow and consequently occupy different niches during their life stages. Fishes, in particular, show several ontogenetic shifts in resource use (see Werner & Gilliam 1984 for review). If populations are size-structured, then the potential of interspecific and intraspecific resource overlap is quite great (Keast 1978, Werner 1977, Mittelbach 1984). However, in order to coexist, it is often necessary to reduce overlap and to partition resources. Size differences may help mitigate resource overlap (Hutchinson 1959, Werner 1979); if not, coexisting size structured fish populations must partition resources by habitat segregation, unless food resources are not limiting (Schoener 1974). The literature concerning the implications of size on the interactions between size structured populations is scant (but see Werner & Gilliam 1984), although fish grow from millimetres to decimetres in a period of years, when several shifts in diet and habitat occur (Werner & Gilliam 1984).

In this study we compare the resource use of three coexisting size structured populations of cyprinids, bream (Abramis brama), roach (Rutilus rutilus) and white bream (Blicca bjoerkna). Here we will describe the ontogenetic change in diet of these coexisting species under various food conditions and attempt to analyze these results in relation to their feeding efficiency and morphological characteristics. Finally we will evaluate the role of competition and predation considering the structure of the fish communities.

We would like to thank Anne van Dam, Han Smits, Bertus Lemsma Koos Swart and Aafje Frank-Landman for their assistance, and Jan Osse, Ade Schoon and two anonymous reviewers for their critical comments.

## Materials and methods

### Field work

Fish, zooplankton and chironomid larvae were collected simultaneously during 1984. The fish were caught in June, July and September with a small mesh trawl (5.5 mm cod end) at five stations in three shallow hypertrophic lakes in the Frisian lake district (Tjeukemeer 21.5 km<sup>2</sup>, Morra 2.3 km<sup>2</sup>) and in the province of Overijssel (Beulaker Wijde 18 km<sup>2</sup>). Per station 10 min. hauls were made with a trawling speed of 1 m/s. A minimum estimate of density and biomass was made using the efficiency of this net for small 0+ smelt (van Densen 1986). The length of the fishes was measured (fork length) and bream, roach and white bream of length classes 9.5-10.5,...,34.5-35.5 cm were retained for analysis. At least five fishes per length class were used for diet analysis. 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 estimated using the size of the head capsules, which are indicative for the original size of the larvae (Laskar 1948, Vijverberg, unpubl. results). Energy contents were calculated using the relationships for zooplankton (Vijverberg and Frank 1976) and for chironomid larvae (Laskar 1948 and Vijverberg unpubl. results). For chironomids 1 g ash free dry weight was assumed to represent 20.9 KJ (Winberg et al. 1971).

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. (see Nie &

Vijverberg 1985 for the accuracy). The samples were concentrated by filtering through a 120 µm mesh plankton gauze and preserved in 4% formalin. The combined sample was sub-sampled 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.

Bottom samples were taken with a modified Ekman-Birge grab (Beattie 1979) or Petterson grab, depending on the nature of the bottom substrate. In Tjeukemeer 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 the shore and similarly six samples were taken in a muddy transect at 5, 100 and 500 m from the shore. In Beulaker Wijde and Morra four sample series of each four samples were taken in a transect from the shore to the middle of the lake at 5, 100, 500, and 1000 m from the 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 afterwards 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 ( $m^2$ ) and biomass were calculated and the average density was computed by accounting for the relative area of the different bottom substrates (Beattie 1982).

#### Experimental work

The fish used in the experiments were caught in Tjeukemeer and were not used for experiments until they had been in the aquaria for at least a month and were reasonably adapted to their new environment. Three small bream were used (14-16 cm, 50-60 g), two large bream (29 and 32 cm, 400 and 540 g), three roach (17-19 cm, 90-140 g) and three white bream (20-22 cm, 160-210 g). The smaller fishes were kept together per species in 300 litres aquaria (100x60x50 cm) and the larger ones together in a 540 litres aquarium (180x60x50 cm). The fishes were fed chironomids once a day after the experiments. The water temperature was kept constant at 18°C.

The chironomids used were predominantly Chironomus plumosus with a size of 10-15 mm and a weight of 10-30 mg fr wt. These chironomids are common food for cyprinids and are present in most waters. In a few pilot experiments they were presented in a muddy substrate in which these chironomids generally live. However, as soon as the fish started feeding the water became so thick that observation was impossible. Therefore sand was chosen as substrate. The only problem with sand is that Chironomus plumosus cannot build tubes in sand in contrast to Stictochironomus sp. and Cladotanytarsus sp. However, the latter were not available in large quantities. Therefore it was necessary to burrow Chironomus plumosus in the sand, and anaesthetize them using CO<sub>2</sub> since otherwise they would immediately crawl out of the substratum. In one series of experiments the grain size of the sand was varied (< 0.15 mm, 0.15-0.25 mm, 0.25-0.35 mm, 0.35-0.42 mm, 0.42-0.50 mm, 0.5-0.6 mm, 0.7-1.0 mm and 1.0-2.0 mm) and in another the depth at which the chironomids were presented varied (1, 2, 3 cm), while temperature (18°C), number (2000/m<sup>2</sup>) and size (10-30 mg) of the chironomids were kept constant. In the latter series the grain size was kept constant (0.15-0.25 mm), in the former the depth of the chironomids was constantly 1 cm. The chironomids were presented in a tray (20x25x6 cm) during a short period of 4.5 minutes. To compare the feeding efficiencies (consumed chironomids per time unit) of the different species the efficiency was expressed per metabolic unit ( $g^{0.8}$ ), to account for the relatively decreasing energy demands with increasing size (Winberg 1956).

## Results

The most important food organisms for bream, roach and white bream in the open water zone of three lakes were zooplankton, chironomids and snails. The selectivity of zooplankton species differed per fish species and per length class. Switching from cladocerans and copepods to chironomids differed per species and was related to the proportion zooplankton/chironomids in the lake.

### Zooplankton preference

The composition of zooplankton in the diet differed significantly ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ) between fish species and length classes (Fig. 1). At comparable lengths ( $> 15$  cm) bream consumed a relatively larger proportion of small species such as Bosmina coregoni, Chydorus sphaericus and cyclopoid copepods. Only at a size of 10 cm the differences between the fish species were not significant ( $\chi^2$ -test,  $p > 0.2$ ). With increasing length the share of small organisms decreased rapidly in roach and white bream and more slowly in bream. The share of the smallest C.sphaericus decreased fastest in all fish species. It was rarely found in 20 cm roach, nor in 35 cm bream (Fig. 1). B.coregoni disappeared more slowly from the diet, whereas copepods held an intermediate position their share decreased with increasing fish length in roach and white bream, but increased in bream up to a length of 25 cm and then decreased.

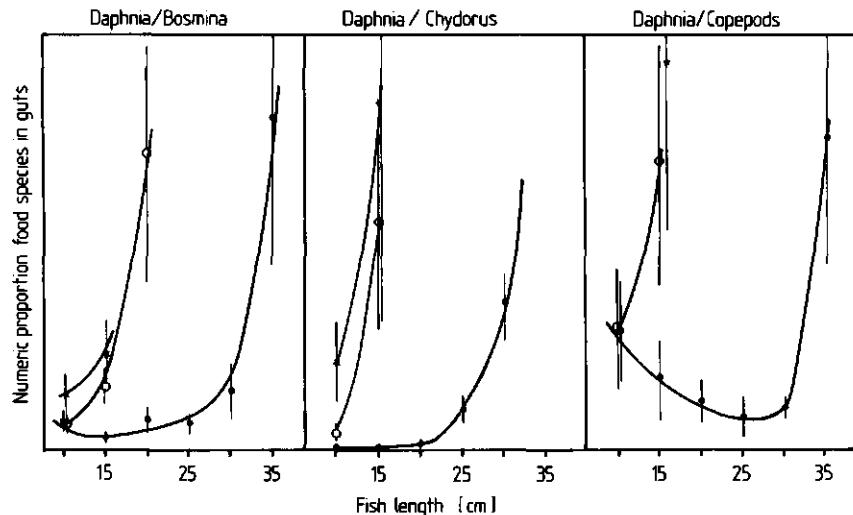


Fig. 1. Comparison of the relative proportions of D.hyalina, B.coregoni, C.sphaericus and cyclopoid copepods in different length classes of bream (●), white bream (○) and roach (\*), which were caught simultaneously. Bars indicate S.E. The horizontal lines indicate the proportions in the lake.

Observations in the laboratory showed that all species  $> 15$  cm fed on zooplankton by a sort of filter feeding, when the density was comparable to that in the lakes (Table 1): rapid suction movements were made, not directed towards individual prey. These movements could reach frequencies of more

than  $100 \cdot \text{min}^{-1}$  and have been described as gulping by Janssen (1976) and pump filter feeding by Drenner (1982). The smaller fish also acted as particulate feeders when food organisms were relatively large, but filter-fed when food organisms were small and abundant (Lammens 1985). The change in relative share of the three species of cladocerans in the guts correlated with the different retention abilities of the gill-raker-basket per species (Fig. 2). The gill-rakers in white bream and roach are much more widely spaced than that in bream, whereas the surface area of the basket in bream is much larger than in the other species. Copepods, however, were even more negatively selected than the smaller *C.sphaericus*. With increasing fish length the selectivity for copepods increased only in bream, but remained negative (Fig. 1). Only at a length larger than 25 cm the selectivity decreased. The evasive behaviour of cyclopoid copepods is probably responsible for this (Janssen 1976a, Drenner et al. 1978).

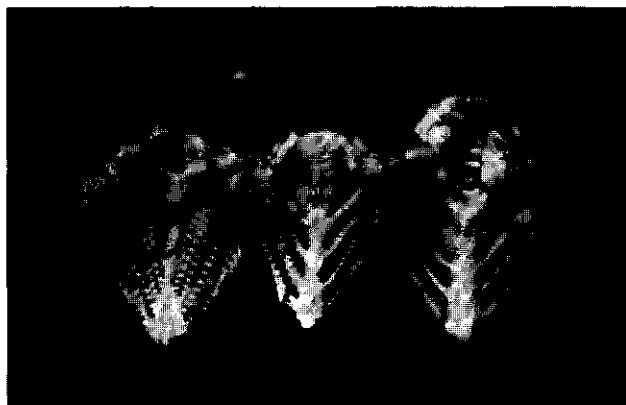


Fig. 2. Gill-raker systems of bream (left), roach (right) and white bream (fishes were 25 cm). In bream and roach pharyngeal teeth are clearly visible.

#### Switching

In all three fishes the share of cladocerans and copepods in the diet decreased with increasing fish length and gradually more chironomids and/or snails were eaten. In bream this switch to larger food organisms occurred much more slowly than in the other two fish species (Fig. 3). The larger food organisms of bream were generally chironomid larvae, that of white bream chironomid larvae, chironomid pupae and only a small amount of molluscs (*Dreissena polymorpha*). In roach, snails (*Valvata piscinalis* and *Bithynia tentaculata*) were the most important alternative food organisms and chironomid larvae and pupae played a minor role. This switching to larger food organisms ran parallel with the difference in zooplankton selectivity per fish species.

Switching was also strongly related to the proportion of zooplankton and chironomids in the lake (Fig. 4). Even in the small bream (10-20 cm) or in roach the share of chironomids was high when chironomids were abundant and zooplankton was scarce. The switch from a small to a large share of chironomids in the diet was more sigmoid than linear, that is the share in

the diet was not proportional to the share in the lake, indicating that switching between two feeding modes was not gradual.

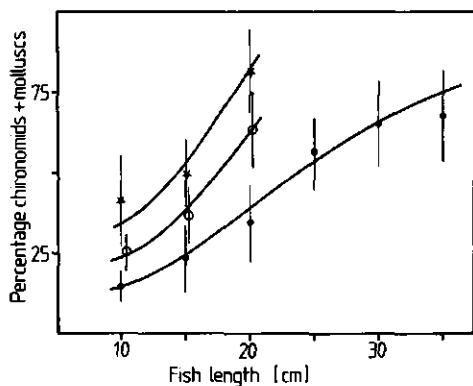


Fig. 3. The relation between the fish length and percentage of chironomids + molluscs. Bream (●), white bream (○) and roach (★) were caught simultaneously during several sampling occasions. Bars indicate S.E.

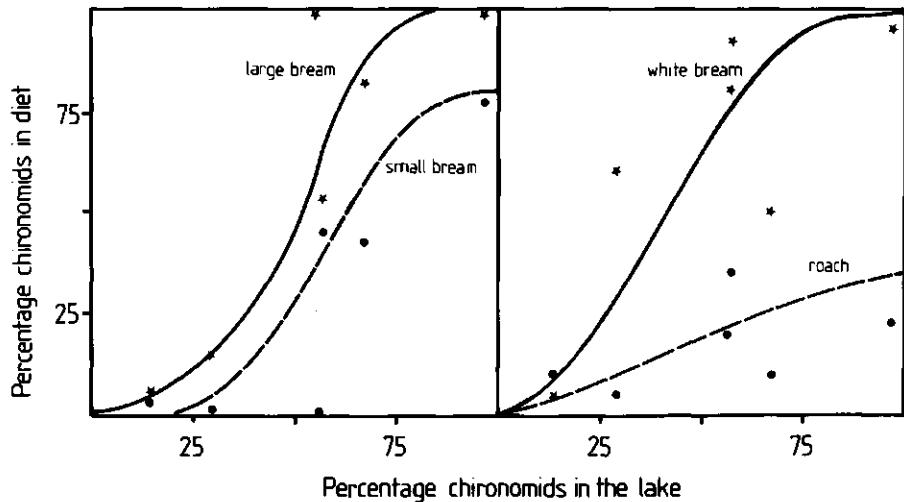


Fig. 4. The percentage of chironomids (energy contents) in the diet of large bream (25-35 cm), small bream (10-20 cm), roach (10-20 cm) and white bream (10-20 cm) is plotted against the percentage (energy contents) in the lake (chironomids + zooplankton = 100%). Curves are eye-fitted.

#### General benthivorous feeding behaviour.

A foraging cyprinid takes one to several mouthfuls of substratum while balancing predominantly with its pectoral, pelvic and caudal fins. As soon as feeding starts clouds of fine substrate particles appear from behind the opercula. Coarse particles which cannot pass the gill-rakers are spat out immediately (stones, shells and large pieces of debris) or somewhat later after some 'chewing' movements (see also Sibbing 1982). When the substratum

is sucked in, the upper jaw is completely protruded and forms a sucking tube. If the substratum is very fine and no coarse particles have to be spat out, a large series of 10-20 sucking movements can be performed, in an almost similar manner as when zooplankton is filtered (Lammens 1985). The sucking movements are interrupted by 'chewing' movements, which seem identical, however, the mouth remains closed when the upper jaw is protruded.

#### Feeding efficiency

Winnowing of substratum is easily performed, when the substratum can pass the gill-raker system and does not have to be spat out. Then several mouthfuls can be taken without interruption. For each size-class of fish there is a category of grain sizes which can easily pass by the gill-rakers and a category which can only be spat out. With increasing fish size the maximum grain size which can be 'sieved' increases too (Fig. 5). The switching point from sieving to spitting was 0.25-0.35 mm for the small bream and roach and 0.4-0.5 mm for the large bream and white bream. (Fig. 5).

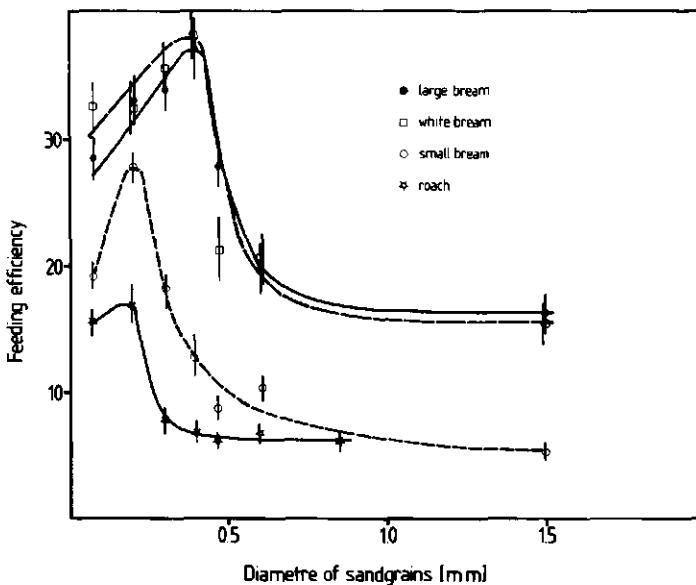


Fig. 5. Feeding efficiency (consumed chironomids/g<sup>0.8</sup>.min.) of bream, white bream and roach in relation to the composition of the sand substratum.

The feeding efficiency of large bream was significantly greater (ANOVA,  $p < 0.001$ ) than that of small bream, considering both grainsize of substratum (Fig. 5) and depth of chironomids (Fig. 6). The efficiency of white bream was not significantly different (ANOVA,  $p > 0.3$ ) from that of the much larger large bream, considering grainsize (Fig. 5), but not considering depth (Fig. 6). When chironomids were presented three cm deep, large bream was significantly (Student-t test,  $p < 0.001$ ) more efficient than white bream. However, it is obvious, that at comparable length white bream must be much more efficient than bream. Whereas the efficiency of

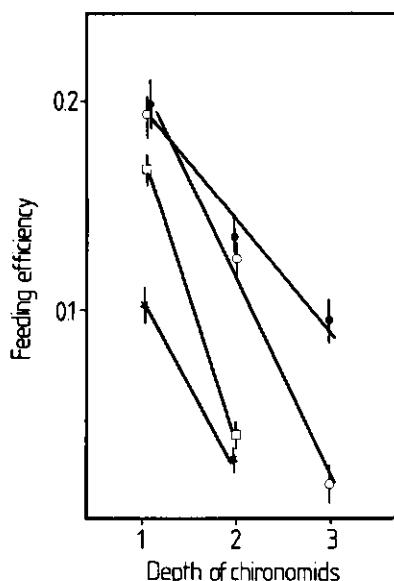


Fig. 6. Feeding efficiency (consumed chironomids/  $\text{g}^{0.8} \cdot \text{min}$ ) of large (●) and small (□) bream, white bream (○) and roach (★) in relation to the depth of the chironomids in sand substratum.

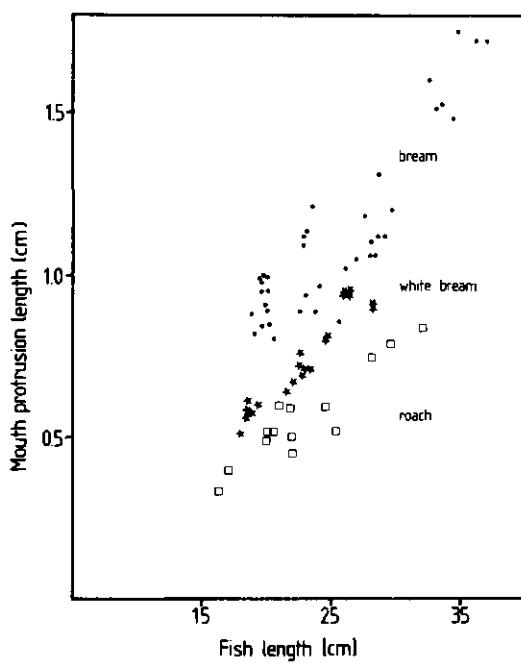


Fig. 7. Relation between the length of the premaxillae (size of the mouth protrusion) of bream, white bream and roach and the length of the fish.

small bream was significantly greater (ANOVA,  $p < 0.001$ ) than that of the somewhat larger roach, considering both grain size (Fig. 5) and depth (Fig. 6), it is clear that at comparable lengths roach has a much lower efficiency than bream.

Morphologically the differences between these three species are predominantly determined by the general shape, the gill-raker apparatus and the pharyngeal teeth (Fig. 2) and mouth protrusion (length of premaxillae, Fig. 7). In general shape bream and white bream are most alike and even hard to distinguish. Both species are deep-bodied, enabling them to keep their balance in a fixed position more easily than the much more slender roach (Alexander 1967). This is probably important in benthivorous feeding. The gill-raker apparatus has the smallest openings and the greatest surface area in bream and widest openings and smallest surface area in white bream. Mouth protrusion is large and downward directed in bream, enabling it to develop a strong suction force while not swimming, whereas it is only small and forward directed in roach, enabling this fish to combine suction with swimming (Fig. 7, and see van Leeuwen & Muller 1985, Muller & Osse 1983, Muller et al. 1982). In white bream this is intermediate. Pharyngeal teeth are largest in roach and smallest in bream. In bream the area occupied by the pharyngeal teeth is relatively small, but large in roach and intermediate in white bream (Fig. 2).

## Discussion

The diets of bream, roach and white bream change with the size of the fish and the prey abundance in the lake. The change with length is caused by a decreasing filtering efficiency of cladocerans and copepods and an increasing efficiency to feed on organisms in the bottom substrates or on organisms which are hard to crush. This ontogenetic change in efficiency is different for these three species. Bream utilizes cladocerans and copepods up to a length about twice as large as roach and white bream and seems much more efficient, at least for the studied fish length classes and in quite high zooplankton densities (Table 1) and low light intensities (secchi-disk 30–40 cm). However, in clear water with low zooplankton densities the efficiency of planktivorous feeding may be reversed, because roach and white bream are much more vision oriented than bream and are probably much more efficient as particulate feeders. Suction feeding in roach may be effectively combined with swimming, whereas this is much more difficult in bream and to a less extent in white bream (Muller et al. 1982, van Leeuwen & Muller 1984). This is evident from observations in aquaria, which show a much higher alertness and swimming activity of roach and white bream than of bream. The presence of insect pupae and adults in the guts of the former two and their absence in bream points to the importance of vision. Roach gradually switches to snails and white bream to chironomids. Bream also switches to chironomids but at a much greater length.

Morphologically these changes are concerned with the structure of the gill-raker apparatus, the mouth protrusion, the strength of the pharyngeal teeth and the general shape of the fish. In these cyprinids the gill-raker apparatus forms a sort of sieve, for the gill-rakers of adjacent gill-arches fit into each other and leave only small openings between the arches. These openings are the smallest in bream and the largest in white bream (see also Lammens 1984). To compensate for these small openings the total surface area of the gill-raker apparatus is larger in bream than in the other two cyprinids. This largely explains the high efficiency of pump-filter feeding on small organisms in bream. When 'pump-filter-feeding' on benthic organisms

Table 1. Density ( $N \cdot L^{-1}$ ) and average size (mm) with S.E. of zooplankton during the summer of 1984.

	Tjeukemeer		Morra		Beulaker Wijde	
	Dens.	Size	Dens.	Size	Dens.	Size
<u>Daphnia hyalina</u>	96±36	1.11±0.03	60±31	1.16±0.04		
<u>Bosmina coregoni</u>	52±19	0.43±0.01	25±11	0.48±0.01	108±61	0.39±0.02
Cyclopoid copepods*	89±10	0.47±0.02	61±28	0.45±0.03	90±26	0.42±0.02
<u>Chydorus sphaericus</u>	172±74	0.28±0.004	90±49	0.26±0.005	132±59	0.27±0.007

\* Length of cephalothorax is measured

these fine openings obstruct the easy passage of bottom particles. This probably explains the high efficiency for this kind of feeding of white bream and large bream as benthivorous filter feeders with coarser gill-raker systems. Apart from this, the size and position of the mouth protrusion must be important as well as the general shape of the fish. The efficiency of roach is relatively low despite its rather coarse gill-raker system. The much more slender shape of roach and its small forward directed mouth-protrusion make benthivorous feeding much more difficult than for the other two cyprinids. The strong pharyngeal teeth of roach enable it, in contrast to the other species, to feed on snails. The gill-raker baskets of these three species do not only differ with respect to the distance between the gill-rakers, but also with respect to their general shape: in bream the surface area of the basket is one great filtering area, whereas in roach only a small part of the surface area is filtering area and the thick central part is probably related with the function of the pharyngeal teeth. In white bream this is intermediate. Probably both functions cannot be combined because of the constraints of construction morphology (Barel 1983).

These three cyprinids coexist in lakes and ponds in various amounts and size distributions. In the three areas studied bream was always the most abundant both in number and biomass (Fig. 8). In these hypertrophic lakes zooplankton and chironomids are the most productive food organisms (Vijverberg 1982, Vijverberg 1982a, Beattie 1982). Considering the whole size range of each fish population, bream can exploit both groups of food organisms over a greater size range than roach and white bream, which forage predominantly on the large D.hyalina and the large chironomid larvae (Lammens 1984). In this turbid environment with high zooplankton densities filter feeding may be a better strategy than visual particulate feeding (Crowder & Cooper 1985, Gibson 1985) and more efficiently done by bream, whereas particulate feeding is probably more efficiently done by roach and white bream at low densities and high transparency. Therefore this environment is profitable for bream as far as foraging concerns and implies a greater carrying capacity for this fish.

Nevertheless, the abundance and size distribution of bream in these three lakes differs considerably. In Tjeukemeer the bream population is largely composed of large fishes (>25 cm, 86% biomass), in Beulaker Wijde the opposite is true (>25 cm, 18% biomass), but the difference in total biomass is not very great (330-282 kg/ha, minimum estimate) and the biomass of roach and white bream in both lakes is very small (10-35 kg/ha) (Fig. 8). This difference in size structure and relative abundance of these three

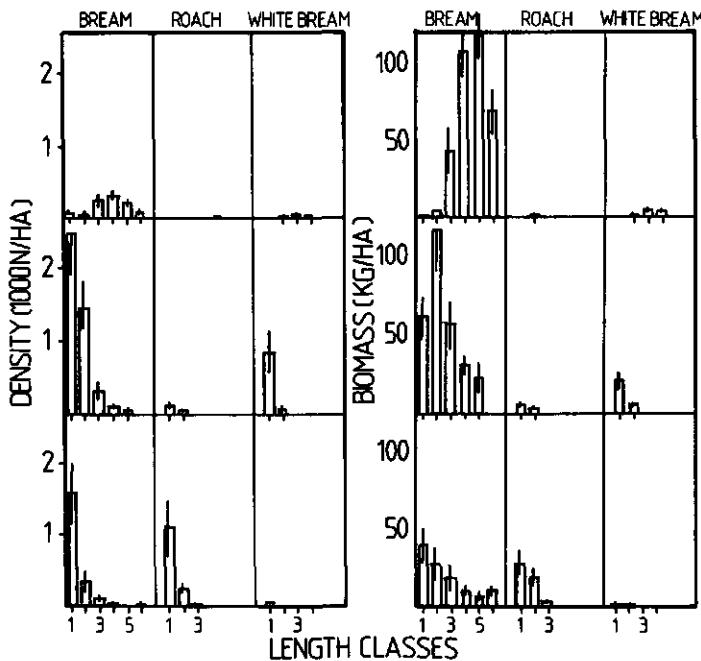


Fig. 8. Density ( $N.ha^{-1}$ ) and biomass ( $kg\ tr\ wt.ha^{-1}$ ) of bream, white bream and roach (with S.E.) in Tjeukemeer (top), Beulaker Wijde (middle) and Morra (bottom) during the summer of 1984. 1 corresponds with 10-15 cm, 2 with 15-20 cm etc.

species is accompanied by different feeding conditions on the one hand (Table 1 & 2) and a differently composed population of top-predators (pike-perch Stizostedion lucioperca) on the other hand (van Densen & Lammens 1986). In Tjeukemeer the pike-perch population is large and composed of large individuals, whereas in Beulaker Wijde it is much smaller and composed of smaller individuals due to an intensive fishery on pike-perch (van Densen & Lammens 1986). As a consequence the predation pressure of pike-perch is much greater in Tjeukemeer than in Beulaker Wijde, resulting in a small prey fish population in the former and a large one in the latter (Fig. 8), because of the size-selective nature of this predation (Popova & Sytina 1977). In a similar way Bonar (1977) found high densities of prey-fish in intensively pike-perch exploited lakes. The consequence of a high density of small prey fish is an overexploitation of the zooplankton, resulting in small individuals (Brooks & Dodson 1966, Hrbaceck et al 1961, Andersson et al. 1978), as was also obvious in Beulaker Wijde, where D.hyalina is absent and the other cladocerans were on the average smaller than in Morra and Tjeukemeer (Tabel 1). In Tjeukemeer zooplankton is depressed in those years when the recruitment of young fish, in particular smelt Osmerus eperlanus, is so successful that its biomass amounts to more than 100 kg/ha (van Densen & Vijverberg 1982, Lammens et al. 1985).

In lake Morra the biomass of bream is much lower than that in the other two lakes (110 kg/ha), whereas that of roach is quite high (52 kg/ha) (Fig. 8). Here chironomid densities are extremely high and D.hyalina is very large and present in rather high densities (Tables 1 and 2). Apparently these fish populations are not large enough to influence the food organisms markedly. During the preceding three years a part of the bream and

Table 2. Density ( $N.m^{-2}$ ) and biomass (g fr wt. $m^{-2}$ ) with S.E. of chironomids in Tjeukemeer, Beulaker Wijde and Morra during the summer of 1984.

	Tjeukemeer	Beulaker Wijde	Morra
Density chironomids	351 $\pm$ 123	278 $\pm$ 110	1027 $\pm$ 213
Biomass chironomids	1.51 $\pm$ 0.56	4.17 $\pm$ 1.52	10.62 $\pm$ 2.57

Table 3. The average length (with S.E.) of the first six year-classes of the roach population in Beulaker Wijde and Morra

Yearclass	Females					
	1	2	3	4	5	6
Beulaker Wijde	65 $\pm$ 0.7	85 $\pm$ 0.9	105 $\pm$ 1.4	122 $\pm$ 1.7	135 $\pm$ 2.0	149 $\pm$ 4.7
Morra	69 $\pm$ 0.5	95 $\pm$ 1.0	118 $\pm$ 1.6	134 $\pm$ 2.5	156 $\pm$ 3.1	173 $\pm$ 4.8
Males						
Beulaker Wijde	61 $\pm$ 1.5	82 $\pm$ 1.9	100 $\pm$ 3.3	111 $\pm$ 4.5	122 $\pm$ 4.4	
Morra	66 $\pm$ 1.0	89 $\pm$ 2.0	110 $\pm$ 3.3	133 $\pm$ 4.4	143 $\pm$ 4.6	

pike-perch population were removed by a seine fishery, which probably accounts for the relatively low abundance of fish. The relatively large share of roach in the community may be both related to low predation risks here, but also to the favourable feeding conditions (large D. hyalina). The growth and condition of this fish was quite good compared to that in Beulaker Wijde (Table 3).

Resource partitioning of these three cyprinids on the food size axis (Werner 1979) is very limited, because the food size spectrum is very narrow and the size range of these fishes quite broad. The similarity in diet when these fishes forage on cladocerans (D. hyalina, B. coregoni, B. longirostris, C. sphaericus, Alona sp., Leydigia sp.) is very high, in particular when resources are plentiful. Only in lean periods there is a segregation between small bream (<20 cm) on the one hand and larger bream, white bream and roach on the other hand (Fig. 9). The similarity in cladoceran diet between the latter ones is always high, but large bream can partly switch to larval chironomids, roach to molluscs and white bream to chironomid larvae and pupae (higher in the substrate) (see also Brabant 1984). However, as the productivity of the latter food organisms is much lower than that of cladocerans the carrying capacity for larger bream, roach and white bream must always be lower than that for small bream, when large cladocerans are depressed. Resource partitioning is clearly related to exploitative competition and disappears when resources are abundant (see also Werner & Hall 1976, 1977, Schoener 1974, 1983, Diamond 1978, Connell 1983, Jacobs 1985).

In Tjeukemeer the absence of small cyprinid prey-fish and dominance of

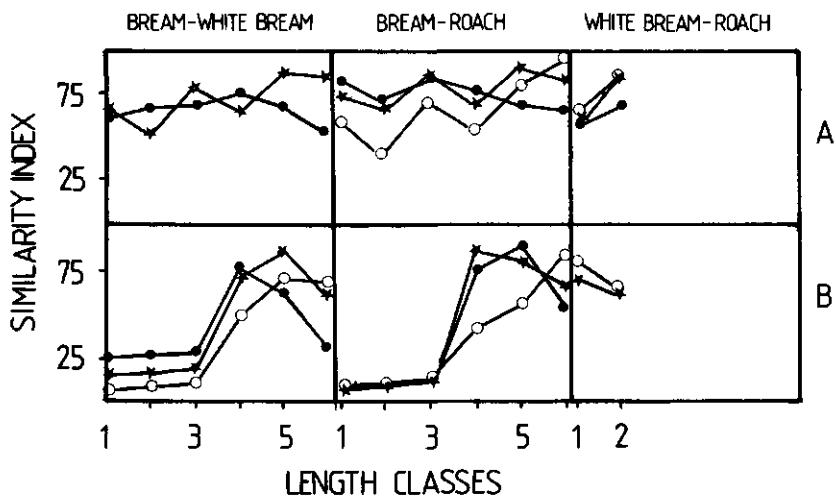


Fig. 9. Schoener's similarity indices of the diets of different length classes of bream, roach and white bream, feeding on cladocerans. 76 indices are given by combinations of six length classes of bream (1 = 9.5-10.5 cm, 2 = 14.5-15.5 cm etc.) and two or three length classes of white bream and roach (● = 9.5-10.5 cm, + = 14.5-15.5 cm, ○ = 19.5-20.5 cm). A corresponds with a high availability of large cladocerans, B with a low availability.

large bream seems largely related with predator control. Here food conditions are less limited by young fishes than in Beulaker Wijde, where food conditions are probably more limiting for the coexistence of these species than predator control. Despite relatively low predation risks for roach here, its abundance is low and its growth is poor, in contrast to the situation in lake Morra. The coexistence of cyprinids in hypertrophic large shallow lakes is limited because both predation and interspecific competition seem to favour bream, however, in deeper and clearer lakes the mechanism is probably different.

#### References cited.

- Alexander, R. McN., 1967. Functional design in fishes. London. Hutchinson University Library 160 pp.
- 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.
- Barel, C.D.N., 1983. A constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes). Neth. J. Zool.: 23: 357-424.
- Beattie, D.M., 1982. Distribution and production of the larval chironomids populations in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 287-306.
- Beattie, D.M., 1979. A modification of the Ekman-Birge bottom sampler for heavy duty. Freshwat. Biol. 4: 181-182.
- Bonar, A., 1977. Relations between exploitation, yield, and community structure in Polish pike-perch (Stizostedion lucioperca) lakes, 1966-71. J. Fish. Res. Bd Can. 34: 1576-1580.
- Brabrand, A., 1984. Microhabitat segregation between bream (Abramis brama)

- and white bream (*Blicca björkna*) in a mesotrophic lake, SE Norway. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 31: 99-108.
- Brooks, J.L. and S.L. Dodson, 1965. Predation, body-size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Crowder, L.B., 1985. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Env. Biol. Fish.* 12: 57-62.
- Densen, W.L.T. van & J. Vijverberg, 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and vulnerability of pike-perch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Friesian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321-336.
- Densen, W.L.T. van, 1986. Numbers, growth and production of major 0+ fish in a shallow eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Zeitsch. angew. Ichtyol.*, in press.
- Densen, W.L.T. van and E.H.R.R. Lammens, 1986. Impact of a professional gillnet fishery on predator-prey relations: a comparative study on two differently managed lakes. *Zeitsch. angew. Ichtyol.*, in press.
- Diamond, J.R., 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* 66: 322-331.
- Drenner, R.W., J.R. Strickler and W.J. O'Brien, 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1370-1373.
- Drenner, R.W., 1982. Filter feeding rates of gizzard shad. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111: 210-215.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145-149.
- Jacobs, J., 1985. Konkurrenz und Einnischung- Hat Konkurrenz um Ressourcen eine evolutionsbiologische Bedeutung für die Artenmannigfaltigkeit der Tiere? *Z.f.zool. Syst. u. Evol.* 23: 243-258.
- Janssen, J., 1976. Feeding modes and prey selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1972-1975.
- Janssen, J., 1976a. Selectivity on an artificial feeder and suction feeders on calanoid copepods. *Am. Midl. Nat.* 95: 491-493.
- Keast, A., 1978. Feeding interrelations between age-groups of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and comparisons with blue-gills (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 12-27.
- Kott, P., 1953. A modified whirling apparatus for subsampling of plankton. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 4: 387-393.
- Lammens, E.H.R.R., 1984. A comparison in feeding of bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca björkna*). *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 886-890.
- Lammens, E.H.R.R., 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream, *Abramis brama*. *Env. Biol. Fish.* 13: 288-296.
- 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.
- Laskar, K., 1948. Die Ernährung des Brassens (*Abramis brama*) im eutrophen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 42: 1-165.
- Leeuwen, van J. and M. Muller, 1984. Optimum sucking techniques for predatory fish. *Trans. Zool. Soc. London.* 37: 137-169.
- Mittelbach, G.G., 1984. Predation and resource partitioning on two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 65: 499-513.
- Muller M., and J.W.M. Osse, 1984. Hydrodynamics of suction feeding in fish.

- Trans. Zool. Soc. London 37: 51-135.
- Muller, M., J.W.M. Osse and J.H.G. Verhagen, 1982. A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish. J. Theor. Biol. 95: 49-79.
- Nie, H.W. de and J. Vijverberg, 1985. The accuracy of population density estimates of copepods and cladocerans, using data from Tjeukemeer (The Netherlands) as an example. 124: 3-11.
- Popova, O.A. and L.A. Sytina, 1977. Food and feeding relations of Eurasian perch (Perca fluviatilis) and pike-perch (Stizostedion lucioperca) in various waters of the USSR. J. Fish. Res. Bd Can. 34: 1559-1570.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.
- Schoener, T.W., 1982. The controversy over interspecific competition. Am. Sci. 70: 586-595.
- Schoener, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.
- Sibbing, F.A., 1982. Pharyngeal mastication and food transport in the carp (Cyprinus carpio): a cineradiographic and electromyographic study. J. Morphol. 172: 223-258.
- Vijverberg, J. and Th.H. Frank, 1976. The chemical composition and the energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. Freshwat. Biol. 6: 333-345.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982. Population dynamics and production of Daphnia hyalina Leydig and Daphnia cucullata Sars in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 235-259.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982a. Population dynamics and production of Acanthocyclops robustus Sars and Mesocyclops leuckarti Claus. Hydrobiologia 95: 261-274.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1976. Niche shifts in sunfishes experimental evidence and significance. Science 191: 404-406.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). Ecology 58: 869-76.
- Werner, E.E., 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Am. Nat. 111: 553-78.
- Werner, E.E., 1979. Niche partitioning by food size in fish communities. In Predator-Prey Systems in Fisheries Management, ed. R.H. Stroud, H. Clepper, pp. 311-22. Washington DC Sport Fish. Inst.
- Werner, E.E., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 393-425.
- Winberg, G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Trans. Series 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 pp.

## HOE VISSSEN SAMENLEVEN

### Inleiding

Samenlevende vissen verdelen ruimte en voedselbronnen volgens een patroon, dat bepaald is door het aantal soorten en de aard en hoeveelheid predatoren (roofvissen) (Schoener 1974, Moermond 1979, Werner 1979, 1982). Het aantal vissoorten dat in gemeenschap leeft is in de Nederlandse omstandigheden vrij beperkt en meestal niet groter dan vijftien verschillende soorten. Datzelfde geldt voor de meeste zoetwater-visgemeenschappen van het gematigde klimaat in Europa (Muus & Dahlstrom 1968) en Noord-Amerika (Werner et al. 1977, Keast 1978) en staat in schrille tegenstelling tot de zeer soortenrijke gemeenschappen in de tropische Oost-Afrikaanse meren (Greenwood 1974, Fryer 1977, Witte 1983). In dit hoofdstuk over visgemeenschappen zal eerst beschreven worden hoe visgemeenschappen bestudeerd worden en zullen enkele van de visgemeenschappen in Nederland en daarmee te vergelijken gemeenschappen in Noord-Amerika en Oost-Afrika beschreven worden. Vervolgens komen enkele mechanismen aan bod volgens welke ruimte en voedsel verdeeld worden en tenslotte wordt de evolutie van soorten in verband gebracht met de gemeenschap waarin ze leven.

### Studie van visgemeenschappen

In de meeste wateren is het onmogelijk om door directe waarneming een idee te krijgen wat voor vissoorten er voorkomen, hoe ze zich gedragen, waar ze zich bevinden, hoe en wat ze foerageren. Dit is alleen mogelijk in heel heldere wateren, maar ook dan is het vaak vrij moeilijk de vis te benaderen. Meestal moeten de onderzoekers uitgaan van indirecte waarnemingen, d.w.z. de vis moet eerst met netten gevangen worden en uit waarnemingen aan deze vissen moet hun functioneren binnen het ecosysteem duidelijk worden.

De meest basale waarnemingen per visvangst zijn lengtesamenstelling, conditie (gewicht bij een bepaalde lengte) en geslachtsontwikkeling per soort. Aanvullende informatie geven leeftijdsdeterminatie voor bepaling van de groei, gekoppeld aan het dieet per lengteklaasse. Beide laatste metingen zijn meer bewerkelijk, maar wel belangrijk voor interpretatie van de gegevens. Gelijktijdig met deze metingen aan de verschillende vissoorten, worden de belangrijkste voedselsoorten gemonsterd zoals zoöplankton (watervlooien), muggelarven en ook jonge vis die als prooivis dient voor roofvissen. Van deze voedselsoorten worden dichthes, soort- en groottesamenstelling bepaald. Daarnaast worden de zgn. abiotische parameters gemeten, zoals temperatuur, windkracht en afgeleide parameters zoals zuurstofconcentratie, troebelheid en pH. De laatste drie zijn niet strikt abiotisch omdat ze vaak direct door organismen beïnvloed worden. Vooral zuurstof en troebelheid staan in nauw verband met algen.

Wanneer deze waarnemingen gedurende meerdere jaren gevolgd worden, kan hieruit het wel en wee van de verschillende vissoorten gevolgd worden in relatie tot elkaar, hun voedselsoorten en andere parameters. Omdat het belangrijk is meerder parameters of variabelen tegelijk te vergelijken, moeten geavanceerde statistische technieken gebruikt worden om de bijdragen van de afzonderlijke variabelen op waarde te kunnen schatten. De theorieën die hieruit voortvloeien omtrent het functioneren van het ecosysteem kunnen door vergelijkend onderzoek van meerdere wateren op hun waarde getoetst worden en zonodig bijgesteld worden. Hypothesen die niet door vergelijkend

onderzoek getoetst kunnen worden, vereisen experimentele omstandigheden bv. aquariumexperimenten of het gebruik van enclosures, d.w.z. afgesloten stukjes van een water waarin gemanipuleerd wordt door willekeurige visgemeenschappen op te bouwen en te kijken hoe ze zich verder ontwikkelen. Visvijverexperimenten vallen hier ook onder.

#### Visgemeenschappen in Nederland

Visgemeenschappen van het stilstaande zoete water bestaan uit die vissoorten die in het ene uiterste strikt gebonden zijn aan vegetatie, in het andere uiterste aan open water en soorten die beide milieutypes of een overgangsvorm daarvan kunnen benutten (Fig. 1). De vegetatie-minnende soorten bestaan hoofdzakelijk uit snoek, zeelt, rietvoorn en kroeskarper. Als minder frequent voorkomende soorten kunnen hier ook de kleine en de grote modderkruiper aan toegevoegd worden. Als de vegetatie om wat voor reden dan ook verminderd, worden deze soorten als eerste vervangen door meer opportunistische soorten als blankvoorn, baars, pos, kolblei en aal, die weliswaar ook binnen de vegetatie kunnen leven, maar dan, afgezien van aal, minder succesvol zijn. Minder opvallende soorten die hier eigenlijk ook bij horen zijn de drie- en tiendoornige stekelbaars, en karper, die hier geïntroduceerd is, maar in de meeste wateren telkens weer uitgezet moet worden. Baars, blankvoorn, kolblei en pos kunnen goed in het open water leven, maar moeten veel ruimte inleveren en verdwijnen soms grotendeels uit het open water, wanneer brasem en snoekbaars sterk opkomen. De laatste zijn typisch vegetatie-mijdende soorten en verdwijnen als eerste als vegetatie opkomt. Spiering behoort ook tot deze categorie, maar neemt in sommige wateren een aparte positie in om redenen die later aan de orde zullen komen. Alver is vergelijkbaar met spiering maar komt tegenwoordig nog zeer weinig voor in de Nederlandse meren.

De belangrijkste voedselorganismen voor deze vissen zijn zooplankton, muggelarven, slakken en mosseltjes, plantaardig materiaal en (vnl. jonge) vis (Fig. 1). In vegetatierijke gebieden zijn vlokreeftjes, waterpissebedden en larven van velerlei insecten tevens belangrijk. Het voor vissen interessante zooplankton heeft een afmeting van 0.5-2.0 mm en is verdeeld over de gehele waterkolom. Door de kleinere vissen (< 10 cm) worden deze organismen een voor een geselecteerd, waarbij vooral de grote opvallende individuen gekozen worden. De grotere vissen schakelen over op een andere vorm van voedselopname, namelijk filter-feeding, waarbij meerdere organismen door een serie ongerichte happen naar binnen gezogen worden en vastgehouden worden door het kieuwfilter. Vooral brasem kan dit vrij efficiënt (Lammens 1985). Muggelarven leven in de bodem en moeten samen met bodemdeeltjes opgenomen worden of van te voren precies gelocaliseerd worden. Brasem en kolblei doen het eerste en zeven de muggelarven als het ware via hun kieuwfilter, terwijl pos en aal de muggelarven van te voren localiseren en met zo weinig mogelijk bodemsubstraat opnemen. Voor slakken en vegetatie zijn sterke keeltanden nodig, zoals bij blankvoorn, zeelt en rietvoorn. Voor roofvissen is het bezit van tanden in de bek natuurlijk onmisbaar samen met een grote bekopening en grote kieuwfilters waar het water snel doorheen kan spoelen voor een snelle aanzuiging. Zie voor verdere details hoofdstuk 2.

Binnen de aan vegetatie gebonden visgemeenschap heeft de kroeskarper meestal een dieet van zooplankton, rietvoorn van plantaardig materiaal en zeelt eet gewoonlijk hardere voedselsoorten zoals slakken en mosselen, maar ook muggelarven. Aal foageert vnl. op de larven en poppen van insecten. De belangrijkste roofvis is snoek, die prooien tot maximaal de helft van zijn lengte aankan. In dit milieu is de vereiste strategie om de voedselsoorten

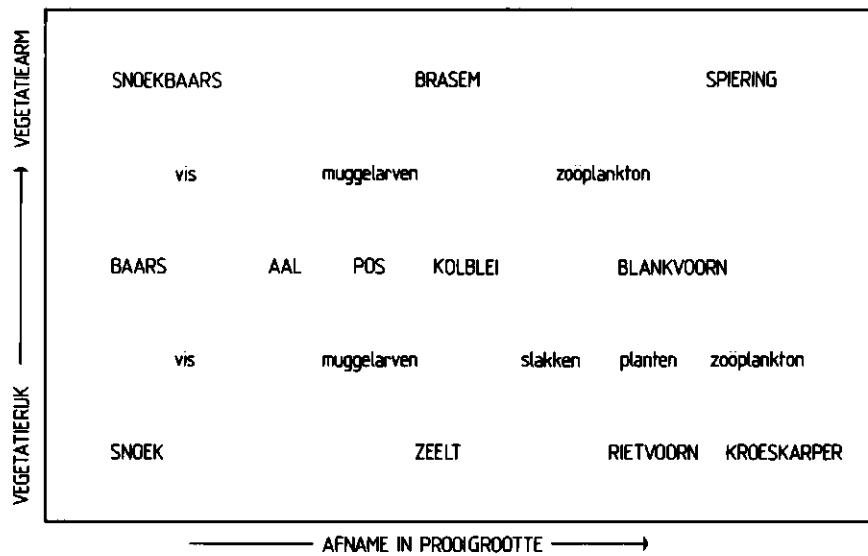


Fig. 1. Indeling van vissoorten in afhankelijkheid van hun voorkeur voor vegetatie. Boven de vegetatie-mijdende soorten, onder de vegetatie-minnende soorten en midden een groep van soorten die zowel in vegetatie als in open water kan leven. Zie tekst voor nuancingen. De voedselorganismen van de betreffende soort zijn op ongeveer gelijke hoogte vermeld.

te bemachtigen anders dan in het open water en is ook een andere lichaamsbouw vereist (zie hoofdstuk 2). Zooplankton, slakken en insectenlarven moeten vanonder en tussen de bladeren en stengels uit gehaald worden, de muggelarven leven in een moeilijker doordringbaar bodemsubstraat en prooivis moet vanuit een hinderlaag gegrepen worden.

Naarmate het water meer open wordt, verandert tevens de wijze waarop de voedselorganismen beschikbaar zijn en daarmee ook hun predatoren. In open water zijn voedselsoorten veel kwetsbaarder vanwege een gebrek aan schuil mogelijkheden. Hetzelfde geldt ook voor vissen zelf, die op hun beurt een makkelijker prooi vormen voor roofvis. In open water is snoek veel minder succesvol dan baars of snoekbaars. Wanneer snoekbaars afwezig is, zijn baars en aal de belangrijkste roofvissen in het open water. In dat geval zijn blankvoorn, pos en vaak ook spiering in grote aantallen aanwezig, terwijl brasem geen overheersende rol speelt. Pos benut de muggelarven; spiering en alle jonge vis zooplankton; oudere blankvoorn (> 15 cm) slakken en mosselen en oudere baars (> 15 cm) kleine vis en muggepoppen. Aal foageert net als pos voornamelijk 's nachts, maar eet vnl. muggepoppen i.p.v. larven. Zowel baars als aal gaan pas bij een grotere lengte over tot het eten van vis (baars bij 15-20 cm, aal 25-30 cm), terwijl snoek en snoekbaars dit al in een heel vroeg stadium doen en bovendien veel grotere vis aankunnen. Bij een dominantie van brasem en snoekbaars gaat het merendeel van het zooplankton en de muggelarven naar brasem en aal, terwijl een deel van slakken en mosselen ook door aal benut wordt (Lammens

et al. 1985).

Deze drie visgemeenschappen (zie Fig. 1) kunnen ook gezamenlijk voorkomen in meren met sterk ontwikkelde oevervegetatie en grote open gebieden. Dergelijke wateren waren voor de zestiger jaren meer regel dan uitzondering. De meeste Friese meren, zelfs ook het IJsselmeer, hadden sterk ontwikkelde (oever)vegetaties met de bijbehorende visgemeenschappen. Baars en blankvoorn kwamen toen nog veel voor in de Friese meren. In de loop van de laatste 20 jaar is deze vegetatie door de toenemende eutrofiëring (voedselverrijking door organische belasting, en fosfaten en nitraten uit huishoudens en landbouw) bijna volledig verdwenen. Blauwalgen zijn in de plaats gekomen voor fonteinkruiden, waterlelie, gele plomp en vele onderwaterplanten. Tegelijkertijd zijn zeelt, rietvoorn, kroeskarter en snoek in aantal sterk afgenomen en gedwongen tot een marginaal bestaan. In deze geëutrofiërde wateren is de rol van snoekbaars sterk toegenomen en worden in die gebieden baars, blankvoorn en pos sterk teruggedrongen. Vooral in die gebieden waar de beroepsvisserij op snoekbaars is opgehouden (Friese meren sinds voorjaar 1977) is de brasemstand enorm toegenomen en grotendeels in de plaats gekomen van blankvoorn, baars en pos. Naast brasem komt hier alleen nog spiering in redelijke grote aantallen voor. De laatste soort zou allang verdwenen zijn, ware het niet dat elk jaar weer enorme hoeveelheden larven vanuit het IJsselmeer het Friese merengebied binnenkomen, passief met het water meegevoerd, dat ingelaten wordt ten behoeve van de waterpeilbeheersing in de Friese boezem. Deze larven groeien op in de Friese meren en dienen voornamelijk als voedsel voor snoekbaars. Binnen een jaar zijn deze meestal geheel verdwenen (van Densen & Vijverberg 1982).

Enkele meren in Nederland zijn ontstaan door verzoeting van afgesloten zeearmen, zoals het IJsselmeer, Haringvliet en Lauwersmeer. Vlak na de afsluiting ontwikkelde zich in deze wateren een flinke baars-, blankvoorn- en posstand en bovendien spiering in het IJsselmeer. Alleen in het IJsselmeer heeft deze toestand zich redelijk gehandhaafd en is de brasem- en snoekbaarsstand beperkt gebleven door een intensieve beroepsvisserij. In de andere twee wateren is de het aandeel van brasem en snoekbaars steeds groter geworden ten nadele van de andere soorten.

#### Zonnebaarsgemeenschappen in Noord-Amerika

De visgemeenschappen in het westelijk deel van de Verenigde Staten worden sterk gedomineerd door de zgn. zonnebaarzen, Centrarchidae, waarvan er meestal zeven tot tien vertegenwoordigd zijn. De meest dominante van deze zijn de blue-gill Lepomis macrochirus en de large-mouth bass Micropterus salmoides, die meestal meer dan 70% van het totale visbestand bepalen en in vergelijking tot de andere soorten in de wat diepere delen van de meren voorkomen (Fig 2A). Vooral de grotere individuen bevinden zich in de diepere meer open delen, terwijl de kleinere zich meer in de ondiepe begroeide oevergedeeltes ophouden (Fig. 2B). De eerste bereikt een lengte van maximaal 25 cm en is qua voedsel vooral aangewezen op zooplankton en bodemfauna, zoals muggelarven. De laatstgenoemde wordt ruim 50 cm en is meer aangewezen op grote insectenlarven, zoals libellelarven, maar vooral vis. Qua ecologische positie zijn deze vissen het meest te vergelijken met brasem en snoekbaars. Van de overige zonnebaarzen zijn de crappie Pomoxis nigromaculatus en de pumpkinseed Lepomis gibbosus het meest vertegenwoordigd. Samen maken ze meestal niet meer dan 5-10% van het totale visbestand uit. De crappie heeft ongeveer dezelfde verspreiding en dieet als de blue-gill, maar foerageert voornamelijk 's nachts. De pumpkinseed bevindt zich in de ondiepere, meer vegetatierijke delen en is vooral aangewezen op

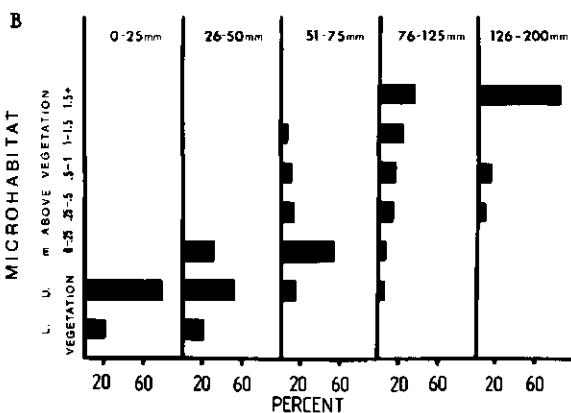
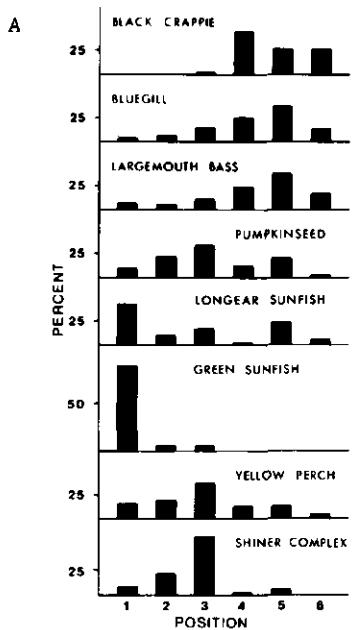


Fig. 2A. Gemiddelde verspreiding 's zomers van de acht meest voorkomende soorten in Lawrence lake, Michigan. Posities 1 t/m 3 lopen langzaam af van 1/2 tot 1 meter, 4 t/m 6 lopen steil af van 2 tot 6 meter. Voor elke positie is het percentage per vissoort gegeven (uit Werner et al. 1977).

2B. Verspreiding van verschillende grootteklassen blue-gill Lepomis macrochirus in hetzelfde meer. Voor vijf lengteklassen is het relatieve voorkomen t.o.v. de vegetatie gegeven. I staat voor de laagste helft van de vegetatie, U voor de hoogste helft (uit Werner et al. 1977).

slakken en insectenlarven op de bodem en in de vegetatie. Qua ecologische positie zijn deze soorten vooral te vergelijken met blankvoorn en kolblei. In zeer geringe hoeveelheden (< 1%) komen de longear Lepomis megalotis en de green sunfish Lepomis cyanellus voor in de zeer ondiepe delen. Ze zijn vooral afhankelijk van slakken en tussen de vegetatie levende insecten en zijn vergelijkbaar met rietvoorn en zeelt in de Nederlandse situatie. Naast deze zonnebaarzen komen ook enkele kleine karperachtigen voor, de zgn. shiners en een naaste verwant van de Europese baars, de yellow perch Perca flavescens, die beide vooral in de oevergebieden voorkomen (Fig. 2A).

Qua aantallen soorten en verdeling van soorten is de Amerikaanse situatie vergelijkbaar met die in Europa, voor zover het meren betreft met een redelijke mate van begroeiing en helderheid. In Nederland drukt eutrofiëring door de intensieve veeteelt en landbouw een groter stempel op zijn oppervlaktewateren dan in relatief minder bevolkte landen het geval is. In wat grotere wateren is het gevolg dat blauwalgen opkomen ten koste van waterplanten. Hierdoor wordt het aantal voedselsoorten sterk gereduceerd, verdwijnen schuilmogelijkheden voor kleine vissoorten en is er minder variatie als oorspronkelijk het geval was.

#### Cichliden gemeenschappen in Oost-Afrika

Een derde type gemeenschap dat niet alleen qua diepte en grootte sterk verschilt, maar vooral gekenmerkt is door een enorme soortenrijkdom, zijn de visgemeenschappen in de Oost-Afrikaanse meren (Victoria, Malawi en Tanganyika), die vooral gedomineerd worden door cichliden. Een verschil met de gemeenschappen van de karperachtigen en zonnebaarzen is de enorme specialisatie die heeft plaats gevonden binnen deze groep. Grofweg zijn deze vissen onder te verdelen naar voedseltype in een aantal ecologische groepen waarvan zooplankton, fytoplankton, slakken, insectenlarven en vissen de belangrijkste zijn. Elk van deze groepen is weer onder te verdelen in subgroepen die zich ontwikkeld hebben op bepaalde soorten, grootteklassen of levensstadia van deze onderscheiden voedseltypen. Bovendien is er naast een scheiding in voedseltypen, tevens een scheiding in habitat doordat binnen deze groepen de soorten horizontaal en verticaal gescheiden foerageren. Als voorbeeld dient een groep van vier voornamelijk zooplanktonetende Haplochromis soorten, die ieder in een aparte niche ingedeeld kunnen worden op grond van hun verticale verspreiding dag en nacht in combinatie met hun dieet (Fig. 3A+B). Alle vier deze soorten eten overdag voornamelijk zooplankton in meer of mindere mate aangevuld door fytoplankton of detritus, terwijl ze 's nachts daarnaast veel Chaoborus (muggelarf) eten. Deze relatief grote overlap in dieet wordt grotendeels gereduceerd doordat deze vissen op verschillende dieptes in het meer foerageren. Alleen Haplochromis heusinkveldi en Haplochromis orangehead vertonen een grote overlap in habitat, die echter enigszins door verschil in dieet gereduceerd wordt.

Een essentieel verschil met de andere twee gemeenschappen is het enorm grote aantal soorten (> 300) dat samenleeft in deze meren, terwijl de afmetingen die de soorten bereiken veel kleiner zijn dan die van Europese karperachtigen of Amerikaanse zonnebaarzen. De ruimte binnen deze meren is mogelijk gevarieerder en kan daardoor veel meer mogelijkheden bieden tot specialisatie dan mogelijk is in de Europese of Noord-Amerikaanse meren in een gematigd klimaat. Samen met het feit dat deze vissen zo klein zijn maakt het deze ontwikkeling aannemelijk. Verder in dit hoofdstuk wordt ingegaan op het belang van de interacties tussen de soorten voor de structuur van de gemeenschap, los van het belang dat de omgeving heeft voor de gemeenschap en hoe beide elkaar kunnen beïnvloeden.

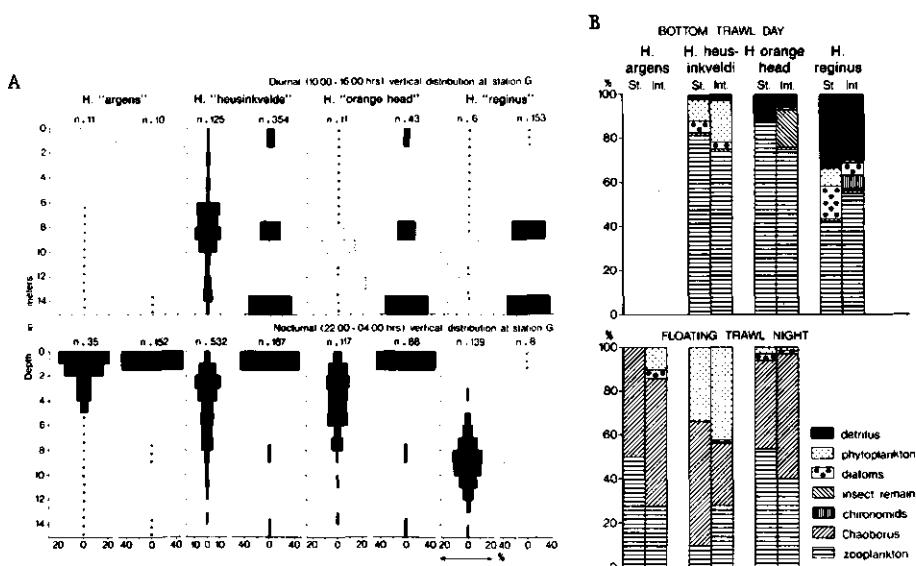


Fig. 3A. Verspreiding van vier Haplochromis soorten overdag en 's nachts aan de hand van 8 vangsten in 1981 en 1982 in het Victoria-meer. Staande netten werden gebruikt in een stuk over de gehele waterkolom (links) en op drie verschillende dieptes (rechts). Asteriskken duiden op lege netten (uit Witte 1984).

3B. Voedselsamenstelling overdag en 's nachts van dezelfde Haplochromis soorten uit de vangsten van 3A. Weergegeven zijn volumepercentages voor maag (St.) en darmen (Int.) (uit Witte 1984).

#### Het niche begrip

In de drie hier behandelde zoetwatervisgemeenschappen is er een duidelijke overeenkomst in de manier waarop de verschillende soorten gebruik maken van voedsel en ruimte. Hoewel de meren in grootte en structuur verschillend zijn en de belangrijkste vissoorten tot verschillende families behoren, is de wijze waarop een meer opgedeeld wordt in 'leefeenheden' of niches essentieel hetzelfde. Deze opdeling in niches wekt de schijn dat samenleving ofwel coëxistentie van de verschillende soorten gerealiseerd kan worden door een zo groot mogelijke vermindering van concurrentie. De grote vraag die tegenwoordig gesteld wordt is in hoeverre deze structuur van de gemeenschappen geleidelijk ontstaan is juist door concurrentie of andere interacties tussen de vissen en parallel daaraan de ontwikkeling van de verschillende soorten; dan wel dat deze structuur ontstaan is door onafhankelijke ontwikkeling van soorten die later bij elkaar gekomen zijn en vervolgens voedsel en ruimte verdelen. De meren in Oost-Afrika lijken een ideaal gebied om dit proces van speciatie te bestuderen (Greenwood 1974, Fryer 1977, Barel et al. 1985).

Afgezien van de evolutaire ontwikkeling is er de ontwikkeling van gemeenschappen op korte termijn uitgaande van reeds bestaande soorten. Ook hier wordt de vraag gesteld of de structuur van de gemeenschappen zoals we die zien in de verschillende watertypes bepaald zijn door de interacties

tussen de vissoorten, of door gebondenheid aan abiotische factoren, of dat het domweg willekeurige rangschikkingen van soorten zijn. In de volgende paragraaf zullen enige interacties tussen zoetwatervissen behandeld worden aan de hand van gemeenschappen in Nederland.

#### Interacties binnen de gemeenschap

Binnen de zoetwatervisgemeenschappen in Nederland zijn bepaalde terugkerende patronen te herkennen. Een hoge biomassa aan oudere brasem gaat meestal gepaard met een hoge dichtheid aan snoekbaars en met een lage biomassa aan kleinere vis zoals blankvoorn, baars, pos en spiering (Fig. 4). Deze verbanden zijn duidelijk wanneer een groot aantal wateren gelijktijdig vergeleken worden of wanneer een water in de loop van zijn ontwikkeling gevolgd wordt (zie Fig. 4). In beide gevallen ontstaat een

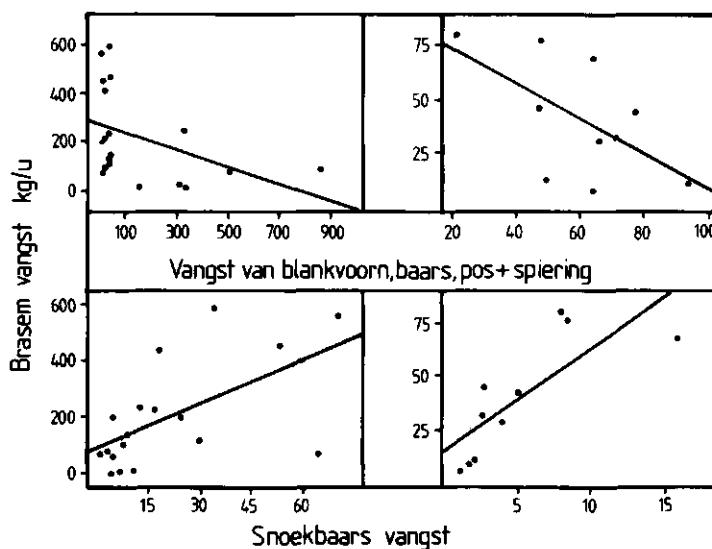


Fig. 4. De brasemvangst is uitgezet tegen de vangst aan baars, pos, blankvoorn + spiering (boven) en tegen de snoekbaarsvangst (onder). In het linkergedeelte is dit gedaan voor vangsten uit IJsselmeer, Friese meren, Biesbosch en Amer en in het rechtergedeelte voor vangsten uit het Haringvliet in de loop van zijn ontwikkeling na de afsluiting (gegevens afkomstig van Directie van de Visserijen).

praktisch identiek beeld, namelijk een positief verband tussen brasem en snoekbaars en een negatief verband tussen brasem enerzijds en blankvoorn, baars, pos en spiering anderzijds. Deze verbanden duiden op interacties tussen deze drie groepen van vissen, zoals concurrentie om voedsel (indirecte interactie) of predator-prooi relaties (directe interactie). In Fig. 5 zijn de mogelijke interacties in deze gemeenschappen weergegeven. Het zoöplankton speelt een vrij grote rol, omdat het een vele malen hogere produktie heeft dan de overige voedselsoorten en het het belangrijkste

voedsel is voor alle jonge vis en vaak ook oudere karperachtigen (Vijverberg 1982a,b, Beattie 1982, van Densen 1985, Lammens et al. 1986). In dit systeem kan een opgelegde of toevallige kwantitatieve verandering van een van de 'onderdelen' verschuivingen teweeg brengen in de rest van het voedselweb. In het onderstaande komen enkele deels toevallige en deels opgelegde veranderingen aan de orde samen met de consequenties voor de rest van het systeem.

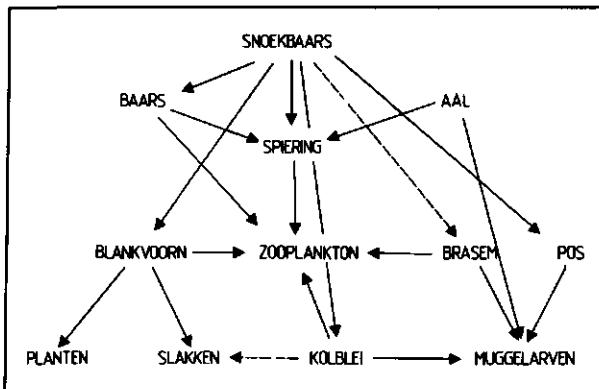


Fig. 5. Interacties tussen roofvis, prooivis en voedselorganismen. Toevallige of opzettelijke veranderingen van bepaalde 'onderdelen' geven verschuivingen in ander delen. Zie tekst voor verdere invulling.

De samenstelling van dit zoöplankton wordt sterk bepaald door de hoeveelheid jonge vis. De grotere zoöplankton soorten zoals Daphnia hyalina en Leptodora kindtii zijn de meest geprefereerde soorten en verdwijnen bij een hoge predatielidruk als eerste. Als na een goed geslaagde paaiperiode de hoeveelheid jonge vis erg groot is, heeft dit drastische consequenties voor de samenstelling van het zoöplankton. Dit is geïllustreerd aan de hand van de ontwikkeling van D.hyalina in een periode van vijf jaar in het Tjeukemeer in samenhang met het succes van recruterend van vis in die jaren (Fig. 6 en 7). In de jaren 1980 en 1981 was de ontwikkeling van de jonge vis zeer goed en slecht in 1979, 1982 en 1983. De D. hyalina populatie was in 1979 en 1983 gedomineerd door grote individuen, die toen kans kregen die lengte te bereiken, omdat ze niet in een eerder stadium gegeten werden, in 1980 en 1981 door kleine individuen, die door de massale hoeveelheid jonge vis nauwelijks kans kregen uit te groeien en 1982 was een overgangssituatie (Fig. 6). Omdat er in het Tjeukemeer een vrij grote snoekbaarsstand is, is een dergelijk grote hoeveelheid jonge vis snel verdwenen en kan de D.hyalina populatie zich herstellen. In een situatie waarin de belangrijkste roofvissen baars en aal zijn, is in vergelijking met een snoekbaarspopulatie slechts een gering deel van de populatie in staat vis te eten, terwijl wat grotere vis (> 10 cm) veel meer van predatie gevrijwaard zijn. Daardoor blijft de predatielidruk op zoöplankton groot en kan het alleen benut worden door de jonge vis. Voor alle grotere vis is dit zoöplankton te klein om efficiënt opgenomen te kunnen worden.

Het verdwijnen van de grotere D.hyalina heeft rigoreuze consequenties voor het oudere deel van de brasempopulatie, die dan geheel terugvalt op muggelarven. Dit is te zien in de conditie en eiontwikkeling van volwassen

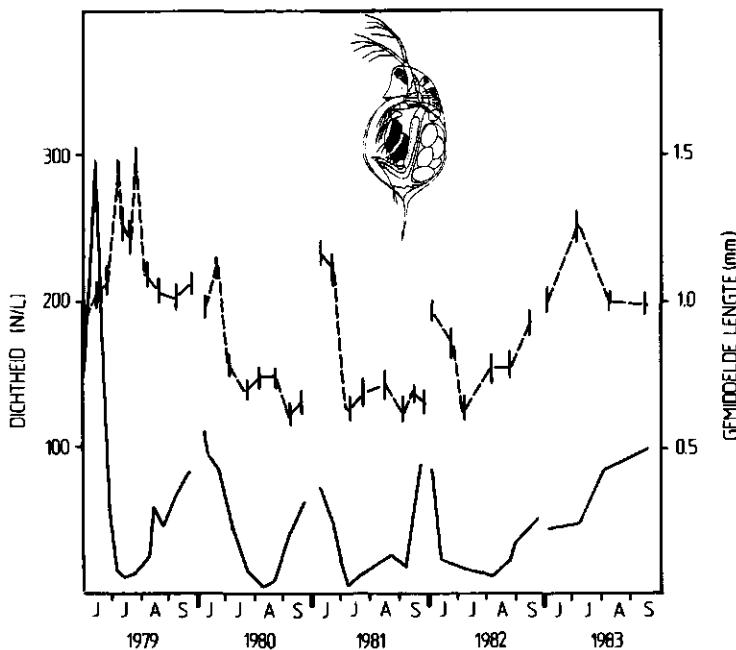


Fig. 6. De gemiddelde lengte (gebroken lijn) en aantalen per liter (getrokken lijn) van Daphnia hyalina in het Tjeukemeer in de zomers van 1979-1983.

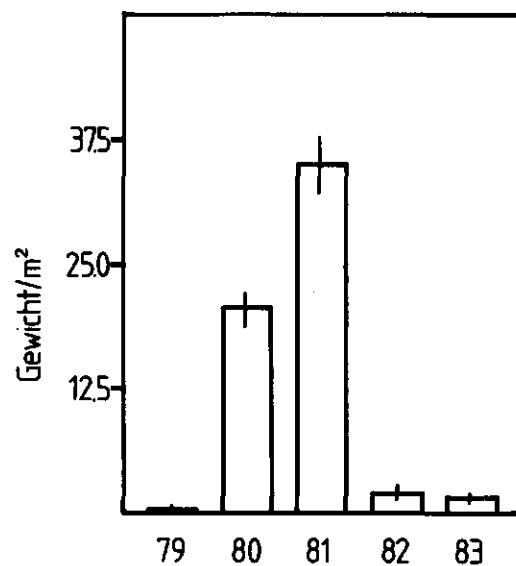


Fig. 7. De dichtheid (gram vers gewicht) van jonge vis in het Tjeukemeer in de nazomers van 1979-1983.

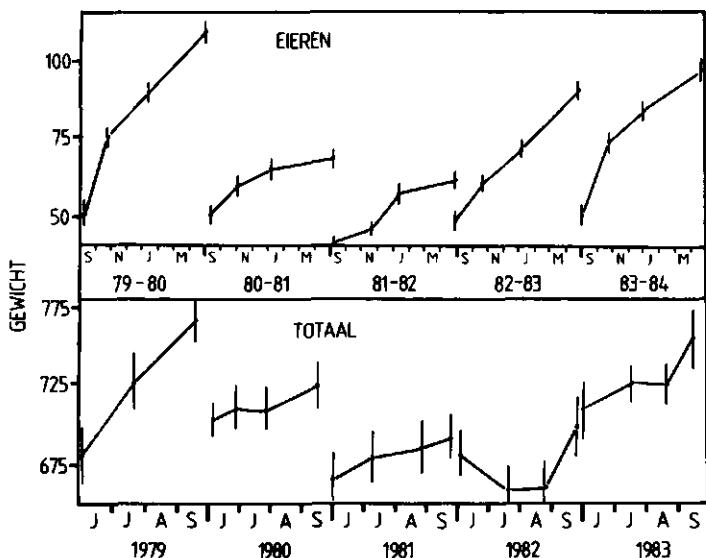


Fig. 8. Het lichaamsgewicht (onder) en het gezamenlijke gewicht van de eieren (boven) van brasem van 35 cm in Tjeukemeer. De eerste is weergegeven voor de zomermaanden, de tweede voor de daaropvolgende periode tot in de lente.

brasem die in dezelfde periode gevuld zijn (Fig. 8). Als het zoöplankton klein is, treedt conditieherstel van oudere brasem na de paaiperiode nauwelijks meer op en is ook de ontwikkeling van eieren in de daaropvolgende periode veel slechter dan in een periode waarin dit zoöplankton wel groot genoeg is. Dat het op dat moment ook het belangrijkste voedsel is, is te zien in Fig. 9. Het betekent dat wanneer het zoöplankton permanent klein van stuk zou blijven, de brasempopulatie verder achteruit zou gaan tot het punt waarop de populatie wel onderhouden kan worden door de muggelarven.

De produktie en samenstelling van het zoöplankton verandert ook als gevolg van eutrofiëring, die zich uit in een verhoging van de fytoplankton- en zoöplanktonproductie en een vermindering van de zichtdiepte (LeCren & Lowe-McConnell 1980). Het is niet duidelijk in hoeverre dit effect meer in het voordeel werkt van brasem dan van de andere soorten. Omdat brasem een efficiëntere filter-feeder is dan de overige soorten (Lammens et al. 1986) en filter-feeding veel minder afhankelijk van licht is dan meer gerichte voedselopname lijkt dit wel het geval. Ook voor snoekbaars lijkt eutrofiëring gunstige condities te scheppen, in ieder geval gunstiger dan voor snoek het geval is. Het is duidelijk dat dit direct met troebelheid en vegetatie te maken heeft; de eerste lijkt voorwaardelijk voor snoekbaars en de laatste voor snoek (Grimm 1981a,b). Er is geen twijfel over dat eutrofiëring een positieve invloed heeft op snoekbaars, die ongeveer een eeuw geleden in Nederland binnengekomen is. Vooral de laatste 20 jaar is de verspreiding van deze vis enorm toegenomen. In veel gevallen is dit hand in hand gegaan met een toename van brasem (verbraseming) en afname van vooral baars, en blankvoorn. Waarschijnlijk heeft dit te maken met de selectieve predatie van snoekbaars, die voor een groot gedeelte bepaald wordt door de

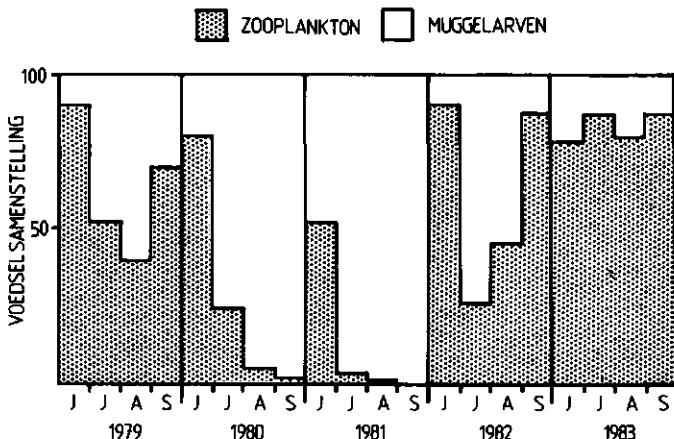


Fig. 9. Het energetische aandeel zoöplankton (gestippeld) en muggelarven in het dieet van 35 cm brasem in het Tjeukemeer in de loop van de zomers van 1979-1983.

vorm en grootte van de prooivis, afgezien van verschil in ontsnappingsmogelijkheden. Slanke vissen zijn veel predatiegevoeliger dan hoogruggige types. vergeleken met andere vissoorten van gelijke grootte is brasem de minst geschikte prooivis voor snoekbaars vanwege zijn hoge rug, maar bovendien is de groeisnelheid van deze vis veel groter dan die van de andere soorten. Daardoor is de periode waarin deze vis gevoelig is voor predatie veel korter dan voor de andere soorten, die bijna hun gehele leven bloot staan aan snoekbaarspredatie, terwijl brasem na 3 of 4 jaar al te groot is om door snoekbaars gegeten te kunnen worden. Door deze negatieve selectie door snoekbaars wordt brasem relatief bevoordeeld. Omdat door het selectief verdwijnen van de overige vissoorten meer voedsel beschikbaar komt kan de brasempopulatie verder uitgroeien dan alleen bepaald door muggelarven en kan een enorm reproductief potentieel ontwikkelen.

De bovengeschatste interacties via het voedsel (zoöplankton) en de roofvissen vertegenwoordigen de dynamiek binnen een ecosysteem. De aard en voorspelbaarheid van deze interacties heeft vooral te maken met de efficiëntie waarmee deze vissen foerageren in bepaalde omstandigheden. Deze efficiëntie is potentiële vastgelegd in zijn functioneel morfologische structuur (zie hoofdstuk 2), maar hangt daarnaast heel sterk af hoe en wat voor voedsel op een bepaald moment vorhanden is. De theorie omtrent de wijze waarop organismen foerageren en die momenteel erg populair is vanwege zijn redelijk voorspellende waarde is de optimaal-foerageer-theorie. In de volgende paragraaf zal de essentie van deze theorie uit de doeken gedaan worden en aangegeven worden hoe dit verband houdt met de wijze waarop gemeenschappen georganiseerd zijn.

#### Optimaal foerageren

Waar een dier in een gegeven situatie voor zal kiezen lijkt vooral bepaald te worden door het rendement van zijn foageerinspanning, een soort kosten-baten afweging, waarbij geprobeerd wordt de verhouding tussen kosten

en baten te minimaliseren (Pyke 1984). Deze theorie omtrent de wijze van foerageren van dieren is de laatste tien jaar erg populair vanwege zijn redelijk voorspellende waarde en de algemene toepasbaarheid ervan. Zoals die hier in al zijn simpelheid geformuleerd is, gaat deze theorie voornamelijk op in die gevallen waarin het foerageren niet gehinderd wordt door de aanwezigheid van predatoren, de omgeving bekend is voor de dieren en er **geen gebrek** is aan essentiële basisstoffen, zoals bepaalde mineralen, vitamines of aminozuren die soms alleen in laag-energetische stoffen aanwezig zijn. Voor deze speciale gevallen moet de theorie verder aangepast worden.

Voor het foerageren van vissen is deze theorie vooral gebruikt in de Amerikaanse literatuur, met name bij zonnebaarzen, Centrarchids. Als illustratie zal hier ingegaan worden op de Amerikaanse situatie waarbij gebruik is gemaakt van deze theorie, met name door Werner, Hall en Mittelbach.

Veel meren in het gematigde deel van de Verenigde Staten herbergen visgemeenschappen die grotendeels bestaan uit zonnebaarzen, overeenkomend met die behandeld op pagina 68. De eerder genoemde onderzoekers hebben voor enkele van de belangrijkste soorten (blue-gill, pumpkinseed, large-mouth bass) bepaald wat de kosten-baten verhouding voor elk van deze vissoorten is wanneer zij op verschillende voedselorganismen foerageren (Werner 1982, Mittelbach 1981). Deze gegevens gebruikten zij in een model dat ervan uitging dat deze vissen optimaal foerageren en op basis van dit model probeerden zij te voorspellen wat voor elk van deze soorten het dieet zou moeten zijn bij een bepaald aanbod van voedselsoorten. Door deze voorspelling te vergelijken met wat het werkelijke dieet was testten zij het model op zijn waarde (Werner et al. 1983a). Afwijkingen van het model waren over het algemeen gering en traden voornamelijk op wanneer predatoren in de proefvijvers aanwezig waren (Werner et al. 1983b).

Een belangrijk aspect bij de opbouw van gemeenschappen is het feit dat de keuze van habitat en voedsel een compromis is tussen verhongeren of gegeten worden en dat het aantal soorten dat samen kan leven in een gemeenschap afhangt van de verschillende wijze waarop zij de omgeving exploiteren en de variatie die die omgeving biedt (MacArthur & Levins 1967, May & MacArthur 1972, Roughgarden 1974). De wijze waarop dieren hun voedselbronnen exploiteren beïnvloedt tevens zeer sterk de beschikbaarheid van die voedselbronnen. Denk maar aan het verschil tussen een weiland waarop koeien lange tijd gegraasd hebben, dat waarop schapen gegraasd hebben en een onbegraasd weiland. In het laatste is het gras het langst en in dat van schapen het kortst. Schapen kunnen langer doorgaan dan koeien en kunnen deze in principe laten verhongeren terwijl ze zelf nog voldoende te eten hebben. Net zoals gras kunnen vele andere voedselbronnen door meerdere dieren benut worden, het hangt er alleen vanaf in welke vorm het beschikbaar is. Dit verschil in exploitatiwijze komt ook tot uiting wanneer vissen apart of samen leven. De soort die het meest efficiënt op zoöplankton foageert, zal de samenstelling hiervan zo veranderen dat het niet meer geëxploiteerd kan worden door andere soorten, net zoals een schaap het gras onbereikbaar kan maken voor koeien. Doordat de beschikbaarheid veranderd zal voor de verschillende soorten de kosten-baten afweging veranderen, resulterend in een overschakeling op andere voedselorganismen. Deze overschakeling in dieet is gevonden in samenlevende zonnebaarzen en zalmachtigen na introductie van een andere meer efficiënte soort (Werner & Hall 1976, Nilsson 1978, Magnan & Fitzgerald 1984) en duidt op hetzelfde mechanisme als wanneer brasem overschakelt op muggelarven wanneer het zoöplankton geëxploiteerd wordt door spiering of jonge vis (Lammens et al. 1985).

De theorie van optimaal foerageren kan aannemelijk maken waarom een dier overschakelt van het ene naar het andere dieet, maar kan tegelijkertijd

ook aangeven dat, wanneer er een groot verschil tussen voorspelling en gevonden waarde is, er meer belangrijke zaken een rol spelen dan maximalisering van de verhouding tussen kosten en baten, zoals bijvoorbeeld vergroten van de overlevingskans door een ander habitat te kiezen waar predatoren een geringere kans hebben. Om deze reden blijven jonge vissen vrij lang in de beschermende oeverzone bij een geringer voedselaanbod (Werner et al. 1983b). Andersom kan een habitat waar de voedselbronnen slechts verdeeld zijn over een of twee vissoorten, een indicatie geven van te geringe overlevingskansen in dit habitat als gevog van predatoren.

Essentiëel voor het ontwikkelen van verschillende niches is dat meerdere soorten in eenzelfde ruimte aanwezig zijn en elkaar kunnen beïnvloeden. Hier bestaat er een enorme druk om te specialiseren en dus uit elkaar te groeien. In die gebieden waar soorten alleen voorkomen lijkt die druk veel minder aanwezig. Daarom lijkt het voor de hand te liggen dat ook in gemeenschappen soortsvorming bevorderd wordt door biologische interacties. Voor zover het de afhankelijkheid van abiotische factoren betreft kan afzondering weer juist wel geschikt zijn. In de volgende paragraaf zal behandeld worden in hoeverre gemeenschappen voorwaardelijk zijn voor vorming van nieuwe soorten.

#### Gemeenschappen als voorwaarde voor evolutie

Vergelijking van gemeenschappen op drie continenten laat voornamelijk verschillen zien op het niveau van soortontwikkeling. In Amerika heeft een enorme evolutie plaats gevonden binnen de familie van de zonnebaarzen, in Europa van de karperachtigen en in Afrika van de cichliden. In de laatste groep hebben zich het grootste aantal soorten ontwikkeld van over het algemeen geringe afmetingen. Van deze soorten zijn er tot nu toe alleen al in het Victoria-meer meer dan 300 beschreven, terwijl dat beeld nog lang niet compleet is. In Europa of Noord-Amerika worden nauwelijks nog nieuwe soorten gevonden en levert de taxonomie van de soorten aanzienlijk minder problemen dan in Afrika. Het aantal soorten is dan ook veel minder. Een waarschijnlijk daarmee samenhangend verschil is de grootte van de vissen. Zonnebaarzen en karperachtigen zijn aanmerkelijk groter dan cichliden en dit is van belang voor de grootte van hun niche (voedselbronnen + habitat). Naarmate de afmeting van soorten groter wordt en een langere levensduur krijgt, wordt de variatie in habitats en voedselsoorten per vissoort groter en daarmee de mogelijkheden om ruimte en voedsel te verdelen tussen de soorten kleiner (Werner & Gilliam 1984).

De ontwikkeling van de soorten moet op een of andere manier gekoppeld zijn aan de gemeenschap waarin ze leven. Een van de meest bekende theorieën omtrekent soortsvorming is dat voor lange tijd gescheiden populaties levend onder verschillende omstandigheden zich tot nieuwe soorten kunnen ontwikkelen. Dit verschil in omstandigheden kan ook veroorzaakt worden door het verschil in de opbouw van gemeenschappen (naast verschil in niet-biologische factoren) waardoor de voedselbeschikbaarheid of het predatierisico voor eenzelfde soort in verschillende gemeenschappen anders is. Hierdoor kan er een selectie ontstaan van die individuen die zich het beste aan die omstandigheden aanpassen. Introducties van voor de gemeenschap nieuwe soorten kunnen dergelijke voorwaarden scheppen. Voorbeelden hiervan zijn de introductie van snoekbaars in West-Europa, van karper in Amerika, van nijlbaars in het Victoria meer (Barel et al. 1985), van *Cichla ocellaris* (roofvis) in Gatun-meer in Panama, van houtingachtigen in Zweedse meren, van spiering in Friese meren en vele andere waarbij geïntroduceerde predatoren kleinere prooivissoorten decimeren en soms grotere soorten in aantal doen

toenemen, omdat ze nauwelijks gepredeerd worden en er bovendien meer voedsel voor overblijft door de verdwijning van de overige soorten (Zaret & Paine 1973). Wanneer de geïntroduceerde soort een voedselconcurrent is, is het effect dat autochtone soorten moeten overschakelen op een ander dieet en in aantal verminderen (Nilsson 1978, Magnan & Fitzgerald 1984, Lammens et al. 1985). Voedselspecialisatie wordt in dit geval bevoordeeld. Introductie van Alosa pseudoharengus in lake Michigan heeft Coregonus hoyi tot een benthisch dieet gedwongen, wat in een periode van 20 jaar tot een verandering in de morfologie van zijn kieuwboogaanhangsels heeft geleid (Crowder 1984).

De verschillende ontwikkeling van de soorten op de drie continenten met betrekking tot hun grootte en verscheidenheid heeft mogelijk te maken met de relatieve invloed van toppredatoren. Het is voor de handliggend dat in gebieden waar de invloed van toppredatoren zeer gering is de specialisatie zeer ver doorgevoerd kan worden omdat geen energie geïnvesteerd moet worden in bescherming tegen predatoren. Daarom kan de afmeting relatief gering blijven en dus ook de niche (Werner & Gilliam 1984). In een omgeving waar predatie een zeer belangrijke factor wordt is er een premie op lichaamsgrootte. Hierdoor wordt de ruimte voor meerdere soorten sterk beperkt en is er tevens een premie op algemeen voedselgedrag. De algemeen voorkomende toppredatoren in de stilstaande Europese en Noord-Amerikaanse meren zijn groter dan die in Afrika, afgezien van de recente aanwezigheid van nijlbaars.

Bij de ontwikkeling van soorten lijkt de gemeenschap als eenheid zeker zo voorwaardelijk als de afzondering van de populatie in een nieuwe omgeving. De veranderingen zoals die zich nu aan het voltrekken zijn in West-Europa als gevolg van eutrofiëring en introductie van snoekbaars, maar vooral in lake Victoria na de introductie van Nijlbaars zijn van wezenlijk belang voor soortsvorming, maar op korte termijn nog belangrijker voor de extinctie van bestaande soorten.

#### Literatuur

- Barel, C.D.N., R. Dorit, P.H. Greenwood, G. Fryer, N. Hughes, P.B.N. Jackson, H. Kawanabe, R.H. Lowe-McConnell, M. Nagoshi, A.J. Ribbink, E. Trewavas, F. Witte & U. Yamaoka, 1985. Destruction of fisheries in Afrika's lakes. *Nature* 315: 19-20.
- Beattie, D.M., 1982. Distribution and production of the larval chironomids populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 287-306.
- Crowder, L.B., 1984. Character displacement and habitat shift in a native cisco in southeastern lake Michigan: Evidence for competition? *Copeia* 1984: 874-883.
- Densen, W.L.T. van & J. Vijverberg, 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and vulnerability of pike-perch, Stizostedion lucioperca, to angling in the Friesian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321-336.
- Densen, W.L.T. van, 1985. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Zeitschrift für angewandte Ichthyology* 2: 49-70.
- Fryer, G., 1977. Evolution of species flocks of cichlids in African lakes. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 15: 141-165.
- Greenwood, P.H., 1974. The cichlid fishes of Lake Victoria, East-Africa: the biology and evolution of a species flock. *Bulletin of the British Museum for Natural History (Zoology)*, Supplement 6.
- Grimm, M.P., 1981a. The composition of northern pike (Esox lucius)

- populations in four shallow waters with special reference to factors influencing 0+ pike biomass. *Fisheries Management* 12: 61-77.
- Grimm, M.P., 1981b. Intraspecific predation as a principal factor controlling the biomass of northern pike (*Esox lucius*). *Fisheries Management* 12: 77-80.
- Keast, A., 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake. *Environmental Biology of Fishes* 3: 7-31.
- Lammens, E.H.R.R., H.W. de Nie, J. Vijverberg & 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*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 42: 1342-1351.
- Lammens, E.H.R.R., 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream, *Abramis brama*. *Environmental Biology of Fishes* 13: 288-296.
- Lammens, E.H.R.R., J. Geurzen & P.J. McGillavry, 1986. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and white bream *Blicca bjoerkna* in hypertrophic lakes. *Proceedings of the Congress of European Ichtyologists Stockholm 1985* in press.
- LeCren, E.D. & R.H. Lowe-McConnell, 1980. The functioning of freshwater ecosystems (International Biological Programme, 22). Cambridge University Press, Cambridge.
- MacArthur, R.H. & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- MacArthur, R.H., 1972. Geographical ecology. Harper and Row, New York.
- Magnan, P. and G.J. Fitzgerald, 1984. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchell, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchell. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1548-1555.
- May, R.M. & R. MacArthur, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. 69: 1109-1113.
- Mittelbach, G.G., 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 62: 1370-1386.
- Moermond, T.C., 1979. Resource partitioning: a dynamic competitive balance. In: R.H. Stroud, H. Clepper (Eds.). *Predator-prey systems in fishery management*, 303-309. Washington DC. Sport Fishing Institute.
- Muus, B.J. & P. Dahlstrom, 1968. *Zoetwatervissengids*. Elsevier, Amsterdam/Brussel 224p.
- Nilsson, N.A., 1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish. In S.D. Gerking, Ed., *Ecology of Freshwater Fish Production*. New York and Toronto: Halsted Press, Wiley, pp 303-25.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Roughgarden, J., 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology* 5: 163-186.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982a. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* Leydig and *Daphnia cucullata* Sars in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 235-259.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982b. Population dynamics and production of *Acanthocyclops robustus* Sars and *Mesocyclops leuckarti* Claus. *Hydrobiologia* 95: 261-274.

- Werner, E.E., 1979. Niche partitioning by food size in fish communities. In: R.H. Stroud, H. Clepper (Eds.). Predator-prey systems in fishery management, 311-322. Washington D.C. Sport Fishing Institute.
- Werner, E.E., 1982. The mechanisms of species interactions and community organization in fish. In: D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle, eds. Ecological communities: conceptual issues and evidence, 360-382. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Werner, E.E. & J.F. Gilliam, 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 393-425.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. Science 191: 404-06.
- Werner, E.E., D.J. Hall, D.R. Laughlin, D.J. Wagner, L.A. Wilsman and F.C. Funk, 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. Journal of the Fishery Research Board of Canada 34: 360-370.
- Werner, E.E. and G.G. Mittelbach, 1981. Optimal foraging: Field test of diet choice and habitat switching. American Zoologist 21: 813-829.
- Werner, E.E., G.G. Mittelbach, D.J. Hall and J.F. Gilliam, 1983a. Experimental tests of optimal habitat use in fish:the role of relative habitat profitability. Ecology 64: 1525-1539.
- Werner, E.E., J.F. Gilliam., D.J. Hall. and G.G. Mittelbach, 1983b. An experimental test of the effects of predationrisk on habitat use in fish. Ecology 64: 1540-1548.
- Witte, F., 1984. Ecological differentiation in Lake Victoria haplochromines: comparison of cichlid species flocks in African lakes. In: A.A. Echelle and I.L. Kornfield (eds). Evolution of fish species flocks, 155-167. University of Maine at Orono Press.
- Zaret, T.M. and R.T. Paine, 1973. Species introduction in a tropical lake. Science 182: 449-455.

The role of predation in the community structure of fish and zooplankton in Dutch hypertrophic lakes, a comparative study.

Eddy H. R. R. Lammens\*, Wim L. T. van Densen\*\* and Jacobus Vijverberg\*

\*Limnological Institute, de Akkers 47, 8536 VD Oosterzee, The Netherlands.

\*\*Agricultural University Wageningen, Department of Fish culture & Fisheries, Marijkeweg 40, 6709 PG Wageningen.

#### Abstract

During the last fifteen years (1971-1985) the fish community in Tjeukemeer has changed considerably in abundance and size composition of seven fish species. The abundance of bream and pike-perch increased, in particular bream > 30 cm and pike-perch > 50 cm. Roach, perch and ruffe were reduced to very small populations, whereas white bream hardly changed and took an intermediate position. The feeding conditions of bream improved by an increasing density and average size of D. hyalina. This is probably caused by the relieved predation pressure of planktivorous fish, although there was only a weak significant ( $p < 0.1$ ) decrease of smelt. The size distribution of cyprinids in the open water could only be explained by assuming that most young fish, in particular bream, recruited from the littoral areas or neighbour lakes into the open water during the second and third year. A comparative study in three other lakes showed a consistent pattern with respect to predatory fish, prey-fish and not-vulnerable fish: there was a greater similarity between fish communities in which there was an intensive pike-perch fishery and between communities where this fishery was absent, than between both. With respect to feeding conditions the pattern was consistent too, but pertained predominantly to the average size of D. hyalina, cyclopoid copepods and B. coregoni. The density of the latter two did not differ, nor did the average size and density of B. longirostris. The smallest species C. sphaericus and B. longirostris did not decrease when D. hyalina was abundant, but were even positively correlated to this species. With respect to chironomids there was a clear negative relation to the predation pressure of bream > 20 cm.

## Introduction

The structure of communities is, apart from chemical and physical influences, largely determined by biological interactions, such as competition and predation. The role of competition in the coexistence of species was first considered by Hutchinson (1959) and more thoroughly elaborated on by MacArthur & Levins (1967), MacArthur (1972), May & MacArthur (1972) and Roughgarden (1974), whereas the role of predation was more emphasized by Brooks & Dodson (1965), Paine (1966), Zaret (1973, 1980) and Lynch (1979). MacArthur & Pianka (1966) and Schoener (1971) introduced the theory of optimal foraging and Werner & Hall (1974) were the first to test this hypothesis for the foraging of fishes e.g. sunfishes (Centrarchidae) and used this theory to explain the coexistence and distribution of these fishes (Werner & Hall 1976, 1977, 1979, Werner & Mittelbach 1981, Mittelbach 1981). Deviations from the predictions of this theory were clearly related to presence of predators and the vulnerability of fishes as prey-fish (Werner et al. 1983a, 1983b, Werner 1982, 1984, Mittelbach 1984).

The large theoretical framework build by MacArthur (1972) may have overemphasized the role of competition in structuring communities, however, its success largely determined the paradigm of the importance of competition in community structure (Schoener 1982, 1983, Connell 1980, 1983, Diamond 1978). Although the importance of predation was known for a long time (Hbraceck 1961, Brooks & Dodson 1965, Paine 1966) models were only recently developed to incorporate predation in multispecies models (May 1984).

The fish community structure in Tjeukemeer has been studied during a period of fifteen years together with the zooplankton community, which represents the most important food organisms. The impact of predation and competition within the community is shown by shifts in the community structure and niches of seven species during this period, caused by changes in the exploitation of the largest top-predator, pike-perch (Stizostedion lucioperca). Comparison with three other lakes shows the consistency of the pattern of organization within the fish and zooplankton community.

## Study Area

Tjeukemeer is a very shallow (mean depth 1.5 m), hypertrophic and turbid (Secchi-disc 25–35 cm) freshwater lake with a surface area of 21.5 km<sup>2</sup>. The inshore zone is poorly developed, the index of shore-line development being 1.25 (Hutchinson 1957). The only vegetation is some reed. As the lake is shallow and exposed to wind, summer stratification does not occur and as a result zooplankton is almost homogenously distributed (de Nie et al. 1978). Lake Morra and Langweerder Wielen are much smaller lakes with a surface area of 2.34 and 2.22 km<sup>2</sup> respectively. The lakes are comparable to Tjeukemeer with respect to depth, vegetation and transparency and are part of an inter-connected system of lakes, that receives water from the nearby lake IJsselmeer during the summer and from the surrounding polders in winter, when precipitation is greater than evaporation. The management of the hydrological regime is designed to keep a constant water level which is required by the surrounding agricultural country. For chemistry and hydrology see De Haan (1982), De Haan & Moed (1984) and Leenen (1982). The fourth lake, Beulaker Wijde is comparable in size (18 km<sup>2</sup>) with Tjeukemeer, but has a much larger perimeter. The other parameters are similar.

## Material and methods

Fish and zooplankton were collected during a period of 15 years (1971-1985) in Tjeukemeer and 4 years (1984-1985) in Morra and 2 years in Langweerder Wielen and Beulaker Wijde. The fish were caught once a month in summer with a small mesh trawl (5.5 mm cod end) at five stations per lake. Standard hauls were made with a speed of 1 m/sec during 10 min. Length-frequency distribution and total number of each species were determined. Yearly catches are given as an average for the whole summer, that is 4 times 5 individual catches. The young of the year of most species have been left out because these fishes are only efficiently caught in the second half of the summer. However, because smelt (*Osmerus eperlanus*) is only present in its first year in often very high densities, the september catches of this species were used to give an idea of the variation between years.

Zooplankton was sampled with a 5-L Friedinger sampler with a cilinder 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  $\mu\text{m}$  mesh plankton gauze and preserved in 4% formalin. The combined sample was sub-sampled 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.

Bottom samples were taken with a modified Ekman-Birge grab (Beattie 1979) or Petterson grab, depending on the nature of the bottom substrate. In Tjeukemeer 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 the shore and similarly six samples were taken in a muddy transect at 5, 100 and 500 m from the shore. In Beulaker Wijde, Morra and Langweerder Wielen four sample series of each four samples were taken in a transect from the shore to the middle of the lake at 5, 100, 500, and 1000 m from the 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 afterwards 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 ( $\text{m}^2$ ) and biomass were calculated and the average density was computed by accounting for the relative area of the different bottom substrates (Beattie 1982).

## Results

### The fish community

The fish community in Tjeukemeer is composed of eight common species, bream, *Abramis brama*, roach, *Rutilus rutilus*, white bream, *Blicca björkna*, pike-perch, *Stizostedion lucioperca*, perch, *Perca fluviatilis*, ruffe, *Acerina cernua*, eel, *Anguilla anguilla* and smelt, *Osmerus eperlanus*. The first three species are cyprinids, the next three are percids and smelt belongs to the salmoniformes. The biomass of the community is dominated by bream (Fig. 1) and to a lesser extent by smelt, pike-perch and eel. The amount of smelt, however, is very variable because there is usually only one yearclass present, largely immigrating each year from lake IJsselmeer (Densen & Vijverberg 1982). Day-time catches of eel, however, are not reliable, because this fish hides itself in the bottom substrate during the day-time,

so eel was excluded from this part of the study (but see Lammens et al. 1985). Pike-perch and ruffe were relatively underestimated too, in particular the larger specimens of pike-perch, but this is not essential for the interpretation of the relative shifts, which occurred in the last fifteen years. The other cyprinids and percids occur in small numbers only, in particular during the last five years.

#### Changes in the fish community

During the last fifteen years the fish community in Tjeukemeer has changed considerably. The density and biomass of the larger species, bream and pike-perch, have increased noticeably together with changes in the size composition of the populations (Fig. 1). On the other hand the population densities of the smaller species, ruffe, perch and roach have been drastically reduced, whereas white bream took an intermediate position and hardly changed (Table 1).

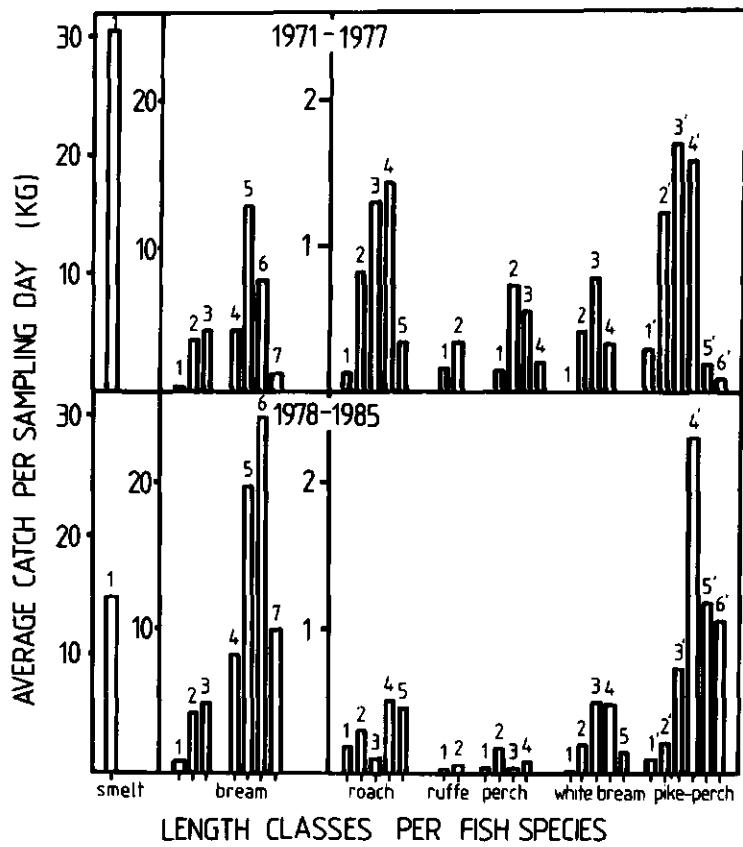


Fig. 1. The average catch (kg) per sampling day for the seven most abundant fish species in Tjeukemeer. Upper part represents summer catches in the period 1971-1977, the lower part the period 1978-1985. The numbers correspond to length classes; 1 to 5-10 cm, 2 to 10-15 cm, etc. and 1' to 10-20 cm, 2' 20-30 cm, etc.

After the termination of the fishery length classes > 30 cm in the bream population have increased considerably (Fig. 1, Table 1) and only in the smallest length class an increase was significant too. In the small length-classes the variation in numbers between years is much greater than in the larger ones, due to the large fluctuations in reproduction success in combination with the fast growth in the first 3 years (5-7 cm/year). As a consequence the fishes rapidly pass through the smaller length-classes and are piled up in the larger length-classes, where growth is much slower (0-3 cm/year) (Lammens 1982). In these length classes several yearclasses are present which buffer yearly fluctuations in recruitment. The increase in biomass was considerably (2-3 times) greater than the original biomass.

Table 1. Kruskall-Wallis H-values for comparisons of catches per length class and fish species in the period before and after the termination of the gill-net fishery in Tjeukemeer.

LENGTH-CLASS	BREAM	WHITE BREAM	ROACH	PERCH	RUFF	SMELT	LENGTH-CLASS	PIKE-PERCH
5-10	3.88**	0.12	0.42	1.31	4.83***	2.72*	10-20	0.35
10-15	0.41	1.83	4.27**	1.91	5.52***		20-30	3.08*
15-20	0.86	1.04	8.82****	10.06***			30-40	1.85
20-25	2.10	0.46	4.27**	7.22***			40-50	1.52
25-30	1.93	1.79	0.02	9.05***			50-60	6.18**
30-35	7.71***						60-70	6.95***
35-40	8.07****							

\* p < 0.1 \*\* p < 0.05 \*\*\* p < 0.01 \*\*\*\*p < 0.005

Within the pike-perch population there was a significant increase for the length-classes > 50 cm, whereas the smaller length-classes did not change or even decreased in biomass and density (Fig. 1, Table 1). The increase of the larger length-classes was clearly directly related to the termination of the gill-net fishery on pike-perch in 1977. This fishery removed about 70% of the pike-perch population yearly (Goldspink & Banks 1975) and also a great share of the bream population > 30 cm. Therefore the increase of both fish populations is largely explained by the end of this selective fishery.

Regarding the other cyprinid species, roach and white bream, the roach population was drastically reduced (Fig. 1, Table 1). Only the smallest and largest length classes did not change significantly. For white bream the decrease was less drastic, because it is more deep-bodied than roach and therefore less vulnerable to predation at the same length. None of the length-classes changed significantly (Table 1, Fig. 1). Regarding the other percid species both the perch and the ruffe were severely reduced to very small numbers (Fig. 1, Table 1). In perch this reduction is significant in length-classes 15-30 cm, for the smaller length-classes the fluctuations are too high to show any significant change. In the much slower growing ruffe decreases are significant in the length-classes 5-15 cm (Table 1).

The seventh fish species, smelt *Osmerus eperlanus* is the most variable one in the community. The smelt population is composed of one yearclass, which is almost totally exploited by the pike-perch population. Each year a large part of the smelt population recruits by immigration from lake IJsselmeer and its extend is dependent on the hydrology of the interconnected lakes (Van Densen & Vijverberg 1982). The variability in recruitment is very large and decrease in density of smelt was only significant for p < 0.1 (Table 1).

The length-frequency distribution in the open water area.

Considering the average length-frequency distribution of bream during these fifteen years the small length classes were present in too small numbers to account for the densities in the larger length classes (Fig. 2). In Tjeukemeer the growth rate of the younger year-classses is about 5 cm in the first four years (Lammens 1982) and therefore the smaller length classes roughly correspond with the first yearclasses. It is not realistic to assume that there is no mortality in these yearclasses whereas they are extremely vulnerable for predation. The cyprinids are born in littoral or more vegetation-rich areas where these fishes stay during their first years. Apparently these fishes migrate gradually during the first years into the open water area. In the much smaller lake Morra a four year trawl fishery showed the opposite in comparison to the Tjeukemeer. Here large amounts of young roach and bream are present, which decrease exponentially in the first years probably due to both predation and migration (Fig. 2). Probably this lake acts as one of the nursery areas in this district as are most littoral regions in Tjeukemeer and other lakes.

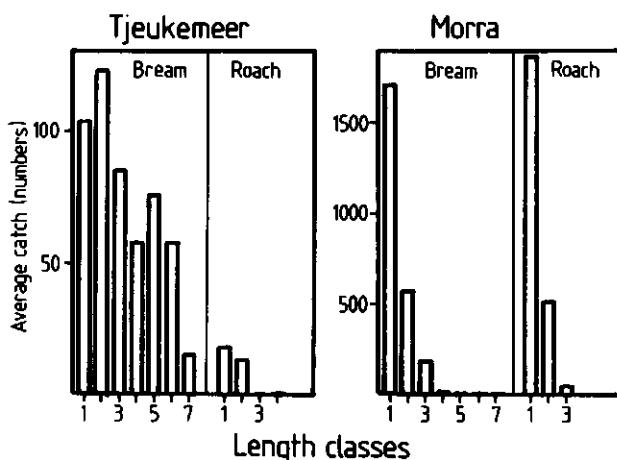


Fig. 2. The average summer catch of bream and roach in Tjeukemeer (1971-1985) and Morra (1982-1985). Numbers correspond to length classes as in Fig. 1.

#### A comparison with other lakes

During the last two years of this study the fish community in three other lakes was studied and compared with the last two years in Tjeukemeer and the period before 1978. In one of the three lakes, Beulaker Wijde, the pike-perch stock is still being exploited and therefore comparable with the situation before 1978 in Tjeukemeer. In the other two lakes, Langweerder Wielen and Morra, pike-perch fishery had been terminated in 1977, as it was in Tjeukemeer. In Morra, however, a part of the bream population has been removed in the period 1981-1983 by seine fishery during the winter.

Table 2. Similarity index (Schoener 1970) of fish communities in five different situations.

	BEULAKER WIJDE	TJEUKEMEER < 1978	LANGWEERDER WIELEN	TJEUKEMEER > 1978
MORRA	0.542	0.396	0.429	0.255
BEULAKER WIJDE		0.654	0.501	0.371
TJEUKEMEER < 1978			0.579	0.492
LANGWEERDER WIELEN				0.816

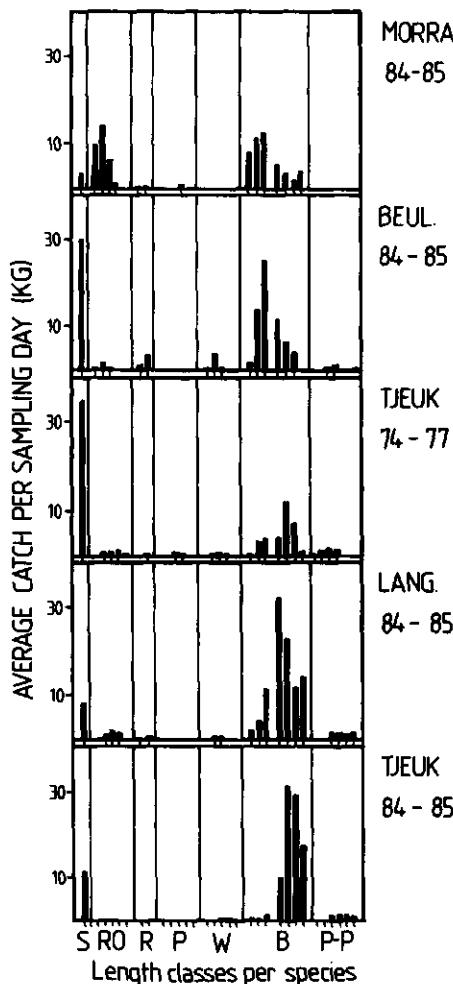


Fig. 3. The average catch per sampling day for the seven most abundant fish species in five different situations four lakes (Tjeukemeer, Beulaker Wijde, Langweerder Wielen, Morra) in the years 1984-1985 and Tjeukemeer in the period 1971-1977. S corresponds to smelt, RO to roach, R to ruffe, P to perch, W to white bream, B to bream and P-P to pike-perch.

The species present in these lakes are not different from those in Tjeukemeer, there is only a difference in relative abundance and size composition. In all five situations the bream stock is rather high and dominates the communities. The major difference is its abundance and size composition and the abundance of smelt or other prey fish. Using the similarity index as proposed by Schoener (1970) similarity between Beulaker Wijde and Tjeukemeer before 1978 was greater (0.654) than that between Tjeukemeer before and after the termination of the gill-net fishery (0.492) and also the similarity between Langweerder Wielen and Tjeukemeer 1984-1985 (0.816) was greater than that between Langweerder Wielen and Tjeukemeer before 1978 (0.579) (Table 2 and Fig. 3). These similarities are predominantly determined by the relative amounts of smelt and bream. Morra deviates mostly from these lakes with respect to the composition of the large prey-fish population, which is here predominantly determined by roach and small bream. The density of small bream and roach in Morra is about ten times higher than in Tjeukemeer (Fig. 2 & 3).

The fish community structure is very deterministic in the sense of significant correlations between groupings of fish (Fig. 4). Dividing the community in predatory fish (pike-perch), prey fish (fish < 20 cm) and not vulnerable fish (fish > 20 cm (predominantly bream)), then significant

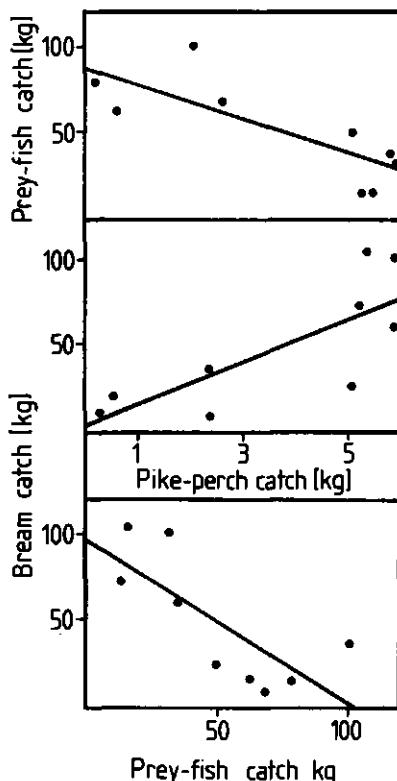


Fig. 4. Catches of bream, pike-perch and prey-fish plotted against each other. Points represent average summer catches in 1984 and 1985 in Morra, Tjeukemeer, Beulaker Wijde and Langweerder Wielen and an average for the period 1971-1977 in Tjeukemeer.

inverse correlations can be found between predator and prey ( $p < 0.01$ , Product-Moment correlation) and fish  $> 20$  cm and prey fish ( $p < 0.01$ , P-M correlation) and a significant positive correlation between fish  $> 20$  cm and pike-perch ( $p < 0.01$ ). The inverse relation between pike-perch and prey-fish shows the impact of the predatory fish, whereas the inverse relation between prey-fish and bream  $> 20$  cm may show the competitive interaction between both, in which the prey-fish is far more superior (see Lammens et al. 1985). However, this relation may be partly less direct, because the biomass of bream is not only determined by its feeding conditions but also by being actively removed by gill-net or seine fishery. The share of each variable is hard to determine. The positive relation between bream  $> 20$  and pike-perch must be indirect because both species are being actively removed in a gill-net or seine fishery, and because pike-perch has a positive influence on the feeding conditions of bream by reducing its competitors.

#### Feeding conditions

The most important food of smelt, bream and roach is zooplankton (Van Densen 1985, Lammens et al. 1985, Lammens et al. 1986). In particular prey fishes up to a length of 20 cm are zooplanktivorous. Within the zooplankton community generally five to six species are abundant. D.hyalina is the largest species (0.5-2.0 mm) and occurred in densities up to 100/L as a summer average for the lakes (Table 3). This species is highly preferred by each of these three fish species and within these species both small and large fish can utilize it (Lammens et al. 1986). D.hyalina occurred in the five situations described above in the greatest densities in Tjeukemeer (1984-1985), Langweerder Wielen and Morra (about 100/L average summer density), whereas it occurred in only small densities in Tjeukemeer before 1978 and was almost missing in Beulaker Wijde (1984-1985) (Table 3). Both density and average size of D.hyalina were significantly different (ANOVA,  $p < 0.001$  and  $p < 0.005$ ) between these five situations, whereas there was no significant difference between these variables in Langweerder Wielen, Morra and Tjeukemeer (1984-1985).

Table 3. Average length (mm) and density (N/L) of the most abundant zooplankton organisms in five different situations.

		BEULAKER WIJDE	TJEUKEMEER < 1978	TJEUKEMEER > 1978	LANGWEERDER WILEN	MORRA
D.HYALINA	Average length ***		0.907	1.051	1.006	1.049
	Density ****		46	115	115	73
CYCLOPOID COPEPODS	Average length ***	0.454	0.414	0.525	0.486	0.524
	Density n.s.	102	88	106	107	101
B.COREGONI	Average length ***	0.395	0.415	0.429	0.420	0.459
	Density n.s.	200	99	106	64	37
B.LONGIROSTRIS	Average length n.s.	0.328	0.325	0.336	0.348	0.346
	Density n.s.	89	158	111	267	128
C.SPHAERICUS	Average length ***	0.271	0.284	0.265	0.279	0.263
	Density ***	121	621	210	202	68

\*\*\*\*  $p < 0.001$

\*\*\*  $p < 0.005$

Cyclopoid copepods, in particular Acanthocyclops robustus and Cyclops vicinus occurred in all five situations in average summer densities of 50-150/L. The feeding selectivity for these species is positive for smelt and mostly negative for bream and roach (Van Densen 1985, Lammens et al. 1986). The average size of these copepods was significantly different (ANOVA,  $p < 0.005$ ) between these five situations, but the density was not. In average size there was no significant difference between Langweerder Wielen, Morra and Tjeukemeer 1984-1985 and between Beulaker Wijde and

Tjeukemeer before 1978 either.

B.coregoni occurred in all lakes in relatively high numbers (25-500/L). This species is also eaten by all fish species, but is much less preferred than D.hyalina. In correspondence with copepods only the average size differed significantly between the five situations but there was no difference between Langweerde Wielen, Morra and Tjeukemeer (1984-1985) and between Beulaker Wijde and Tjeukemeer before 1978.

The small species, Bosmina longirostris which is almost neglected by the prey fish species, showed no significant differences in density and average size. The smallest species, Chydorus sphaericus, which is hardly predated either, did show significant differences both in density and average size (ANOVA,  $p < 0.005$  and  $p < 0.005$ ), however not consistent with the other species, that is, there was a significant difference (ANOVA,  $p < 0.05$ ) between Langweerde Wielen, Morra and Tjeukemeer 1984-1985 and also between Beulaker Wijde and Tjeukemeer before 1978 (ANOVA,  $p < 0.05$ ).

Comparing the zooplankton communities of these five situations there is some similarity between Tjeukemeer before 1978 and Beulaker Wijde on the one hand, and between Tjeukemeer 84-85, Langweerde Wielen and Morra on the other, as far as average size of D.hyalina, cyclopoid copepods and B.coregoni concerns, but there is no similarity between these two groups of lakes. The density of the latter two does not follow this pattern nor do the average size and density of B.longirostris and C.sphaericus follow this pattern.

The feeding conditions in these lakes were also to some extent determined by chironomids, which are consumed by bream, white bream, ruffe and eel and to a small extent by perch and roach, depending on the relative availability of zooplankton, chironomids or other food organisms (snails and fish) (Lammens et al. 1986). Chironomids were most abundant in Morra and showed the lowest biomass in Tjeukemeer (Table 4). Their biomass was significantly negatively correlated to the biomass of bream > 20 cm (Spearman rank correlation,  $p < 0.05$ ). Predation of bream on chironomids occurs predominantly in early spring and late fall when D.hyalina is present in only small densities, but also occurs in summer if D.hyalina is not available for bream, due to high predation pressure by small prey fish. The large bream biomass in Tjeukemeer and Langweerde Wielen are large enough to keep the chironomid biomass relatively low. In Morra, where the chironomid biomass is highest, predation pressure is lowest because of the low bream biomass and the availability of alternative food (D.hyalina), whereas in Beulaker Wijde the same bream biomass feeds on chironomids only and must therefore have a more profound effect.

TABLE 4. Density and biomass (+ SE) of chironomids in four different situations.

	DENSITY	BIOMASS
MORRA 1984	1027 + 213	10.62 + 2.57
MORRA 1985	1521 + 911	22.54 + 11.89
BEULAKER WIJDE 1984	278 + 110	4.17 + 1.52
BEULAKER WIJDE 1985	315 + 56	6.85 + 2.04
LANGWEERDER WIELEN 1984	507 + 213	2.18 + 1.60
LANGWEERDER WIELEN 1985	668 + 487	5.43 + 2.21
TJEUKEMEER 1984	351 + 123	1.51 + 0.56
TJEUKEMEER 1985	176 + 89	1.89 + 0.52

## Discussion

The last decades there has been some debate about the role of predation and competition as structuring forces in communities (Brooks & Dodson 1965, Paine 1966, Schoener 1974, 1982, 1983, Connell 1980, 1983, Diamond 1978, Zaret 1971, 1973, 1980). Evidence for exploitative competition as defined by MacArthur (1972) is often been given (for a review see Schoener 1983, Connell 1983) and seems an important mechanism for niche segregation between and within species. The classic studies of Brooks and Dodson (1965) and Paine (1966) showed the importance of predation on the mere presence of vulnerable prey-species because of the very size-selective predation of most predators. Since that time an overwhelming evidence for both processes has been presented. Since both processes may be interwoven in a complex manner their separate contribution is often hard to tell, moreover, because predation and competition may have the same effect on the coexistence of species apparent and real competition may be hard to distinguish (Holt 1984).

The competitive interaction of bream, smelt and eel in Tjeukemeer was described in a previous article (Lammens et al. 1985) and showed clearly that exploitative competition between these three species is an important mechanism of niche partitioning. Shortly, the amount of smelt determines the availability of D. hyalina for the bream population, which may switch to chironomids and affect the eel population. It is evident that exploitative competition is an important structuring process of the community. Bream > 20 cm and all eel length-classes are hardly vulnerable for predation and therefore largely limited by food resources. However, the smaller specimens and species are superior in exploitative competition (Persson 1985), but vulnerable for predation by pike-perch and large eel. Thus an increasing predation pressure on these smaller specimens changes the balance in favour of the bream and the eel and vice versa. Therefore feeding conditions are indirectly changed by the intensity of predation pressure. The dominance of bream in Tjeukemeer is therefore not primarily related to the competitive strength of this fish (apparent competition, Holt 1984), but to its relative invulnerability for predation because of its fast growth and deep body.

A lot of research to the structure of fish communities is focused on centrarchid communities (Werner et al. 1977, Werner & Hall 1977, 1979, Werner 1979, 1982, Mittelbach 1981, 1984, Keast 1978a,b). Here the blue-gill (Lepomis macrochirus) and the large-mouth bass (Micropterus salmoides) dominate the open water area, whereas other species are forced into the vegetation (Werner & Hall 1977, 1979, Mittelbach 1981, 1984, Werner et al. 1983a). Pond experiments by Werner & Hall (1977, 1979) demonstrated that niche differentiation between centrarchids in the absence of predators was largely realized by exploitative competition between the species, whereas in the presence of predators there was also a differentiation within the species (between the length-classes), the smaller specimens being in the vegetation, where feeding conditions are worse, but predation risks less (Werner et al. 1977, 1983b). Bohl (1980) showed that small cyprinids foraged at night in the open water area whereas they remained in the vegetation during the day time, probably to lower predation risks.

The size distribution of cyprinids during the last fifteen years in Tjeukemeer suggested that young fish are poorly represented in the open water area and cannot account for the large amount of older fishes. The spawning grounds of these fishes are shallow littoral areas with some vegetation as a substrate for the eggs. The young fish may remain in this area for quite a time. The presence of large numbers of small roach and bream caught in some shallow water bodies connected with Tjeukemeer showed

the importance of these areas especially when predators are present. In the much smaller lake Morra, where pike-perch was present in a very low density, these young fishes were in densities about ten times as high as in Tjeukemeer. Morra deviates from the other lakes with respect to its prey-fish population. Although predation pressure is relatively low the smelt does not develop a large population, but the cyprinids do. However the selectivity and efficiency of feeding of the latter is different from that of smelt, in particular in the length class 10-20 cm (Van Densen 1985, Lammens 1985, Lammens et al. 1986). So although the prey-fish population may be large, its composition will determine the impact on the zooplankton. The low abundance of smelt in this lake is not quite clear, but probably partly connected to the hydrology of the lake district, because the traveling time of the IJsselmeer water to this lake is rather long and partly because of the littoral character of this lake.

Most eutrophic Dutch lakes, in which macrophytes have largely disappeared are dominated by bream and pike-perch. Only those lakes in which pike-perch is present in very low densities or absent, other species than bream, such as roach, perch, ruff and/or smelt are present in high densities. In the more northern parts of Europe or those at high altitudes the eutrophic lakes are dominated by roach (> 50% of the total population) whereas other species such as perch, ruffe, bleak (Alburnus alburnus) and white bream may be present in varying densities (Svärdson 1976, Persson 1983c, Völlestад 1985). Inter- and intraspecific competition seem to be more important here than predation (Pivnicka & Svatoria 1977, Persson 1983a,b,c).

The situation in which roach and perch are dominant seems to be a transition stage towards the bream - pike-perch dominance, as this transition stage can be maintained by overexploitation of the pike-perch stock, as is done in lake IJsselmeer (Willemsen 1977). Here an intensive professional gill-net fishery lowers the predation risk for roach, perch, ruffe and smelt and allows these fishes to coexist with bream. In most newly build reservoirs perch and roach are very dominant in the first years after the damming, followed by a dominance of only roach (Pivnicka & Svatoria 1977, Holcik 1977, Wundsch 1949, Svärdson 1976). In two Dutch lakes, Haringvliet and Lauwersmeer, which were dammed 15 years ago, roach and perch were dominant shortly after damming these estuaries (pers. comm. Steinmetz). Gradually these fishes were replaced by bream and pike-perch. In the same period these lakes have become more eutrophic, which condition seems to be favourable for pike-perch (Balon 1977, Nagiec 1977).

The change in the fish community structure is accompanied by a change in the feeding conditions. As was shown in the studies of Hbracek (1961) and Brooks & Dodson (1966) the zooplankton community changes dependent on the intensity of fish predation: large species disappear because of selective predation by planktivorous fish and are replaced by smaller ones. When fish predation decreases large specimens reappear and probably outcompete the smaller species (size-efficiency hypothesis). In the lakes studied the intensity of zooplankton predation varied from high (Tjeukemeer before 1978, Beulaker Wijde), when the average size of D.hyalina, cyclopoid copepods and B.coregoni was depressed in comparison to moderate predation pressure (Tjeukemeer, Langweerder Wielen and Morra 1984-1985). There was, however, no consistent increase of small species such as B.longirostris and C.sphaericus when D.hyalina was depressed. On the contrary, there were weak significant positive correlations between D.hyalina and both small species (Table 5). Also cyclopoid copepods showed weak significant positive correlations to these small species. Only the densities of D.hyalina and C.sphaericus were different between the lakes and only the first was predation related. Even in Beulaker Wijde where D.hyalina was virtually absent the small species

Table 5. Correlation matrix of the most important components of fish-food interactions in the situations described above

	PREY-FISH	CHIRONOMIDS	D.HYALINA	CYC.COPEPODS	B.COREGONI	B.LONGIROSTRIS	C.SPHAERICUS
BREAM > 20 CM	-.760*	-.633*	.522	.523	-.422	.124	.460
PREY-FISH		.418	-.734*	-.543	.051	-.259	-.560
CHIRONOMIDS			.029	.503	-.177	.061	-.453
D.HYALINA				.570	-.443	.727*	.657*
CYCLOPOID COPEPODS					-.051	.467	.756*
B.COREGONI						-.324	-.106
B.LONGIROSTRIS							.799*

\* p < 0.05

were not more abundant than in the other situations. Probably this has to do with the very eutrophic status of the lakes which may be sufficient for the coexistence of more species. In less eutrophic lakes these small species are severely depressed when large species are present (Brooks & Dodson 1966). The eutrophic status of most Dutch lakes is very high. Tjeukemeer, which does not deviate much from the other Friesian lakes, shows a total P concentration of 0.2-0.3 mg/L, a total N concentration of 3-5 mg/L and a chlorophyl-a concentration of 0.1-0.2 mg/L on the average in summer (De Haan & Moed 1984). This is much higher than most lakes in Europe and America.

Not only with respect to the zooplankton community there was a difference between the lakes, also the chironomid communities differed. Because of a great availability of zooplankton when prey fish populations are small, the carrying capacity for the bream population is greater. As a consequence the population can grow to a biomass which can easily overexploit the chironomid population. In early spring and late fall when the population of D.hyalina is still low, predation on chironomids is severe. In Tjeukemeer and Langweerder Wielen the population of bream is high enough to keep the biomass of chironomids relatively low, whereas in Beulaker Wijde and Morra the bream population has a much lower potential. Particularly in the latter lake, where D.hyalina is available to buffer the predation pressure on chironomids, the chironomid biomass is very high.

Pike-perch was not found in Dutch lakes until 1888 and has reached this area after stockings in West-Germany in 1883 (Schmidt 1970). In its native area the pike-perch inhabits eutrophic large shallow lakes (Nagiec 1977). Balon et al. (1977) explained this success in turbid eutrophic lakes by nest building and guarding of eggs enabling it to spawn in less well oxygenated waters with silty or muddy bottoms. This adaptation explains its success compared to pike (Esox lucius), which disappears in these lakes. The increasing eutrophication in the second half of the 20th century was favourable for this fish and most introductions in isolated lakes in West-Europe were successful. Dependent on the intensity of exploitation the community structure differs (Bonar 1977, van Densen & Lammens 1986). The intensive pike-perch fishery in lake IJsselmeer (Willemsen 1977) has favoured the permanent coexistence with perch, ruff, roach, smelt and bream, whereas in other lakes with a light (sport)fishery on pike-perch, such as most Friesian lakes, perch, roach and ruffe are almost absent and large bream dominate.

The successful spread of pike-perch in Western-Europe during the last century caused shifts in the community structure, which were superimposed on that of eutrophication. These changes are comparable with that caused by Cichla ocellaris in lake Gatun in Panama (Zaret & Paine 1973), where vulnerable species disappeared and invulnerable ones increased because of more available food resources. The introduction of Nile-perch (Lates spec.) in lake Victoria 20 years ago seemed not very successful,

however, the last five years the Lates population is exponentially increasing accompanied by a dramatical change in the fish community (Barel et al. 1985). However, not only introductions of top predators cause shifts in the community structure, superior competitors can exclude species too or cause niche shifts. Introduction of Coregonus species in Swedish lakes caused drastic changes in the salmonid communities (Nilsson 1978, Nilsson & Pejler 1973), whereas the same was true for the introduction of creek chub, Semotilus atromaculatus in Canadian streams (Magnan & FitzGerald 1984) or the carp in US (Moyle 1984). In fact the same is true for the yearly invasion of smelt in the Friesian lakes (Lammens et al. 1985), however, this species is each year almost completely eliminated by the pike-perch

Acknowledgements - We thank Aafje Frank-Landman, Bertus Lemsma, Peter McGillavry and Koos Swart for assistance in the field. Jan Osse and Ade Schoon made valuable comments on the manuscript.

#### Literature cited

- Balon, E.K., W.T. Momot & H.A. Regier, 1977. Reproductive guilds of percids: results of paleographic history and ecological succession.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1910-1921.
- Barel, C.D.N., R. Dorit, P.H. Greenwood, G. Fryer, N. Hughes, P.B.N. Jackson, H. Kawanabe, R.H. Lowe-McConnell, M. Nagoshi, A.J. Ribbin, E. Trewavas, F. Witte & U. Yamaoka, 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes.-Nature 315: 19-20.
- Beattie, D.M., 1982. Distribution and production of the larval chironomids populations in Tjeukemeer.-Hydrobiologia 95: 287-306.
- Beattie, D.M., 1979. A modification of the Ekman-Birge bottom sampler for heavy duty.-Freshwat. Biol. 4: 181-182.
- Bohl, E., 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish.-Oecologia 44: 368-375.
- Bonar, A., 1977. Relations between exploitation, yield and community structure in Polish pikeperch (Stizostedion lucioperca) lakes. 1966-71.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1576-1580.
- Brooks, J.L. and S.L. Dodson, 1965. Predation, body-size, and composition of plankton.-Science 150: 28-35.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition evidence from field experiments.-Am. Nat. 122: 661-696.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the evolution of competitors or the ghost of competition past.-Oikos 35: 131-138.
- Densen, W.L.T. van & J. Vijverberg, 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and vulnerability of pike-perch, Stizostedion lucioperca, to angling in the Friesian lakes.-Hydrobiologia 95: 321-336.
- Densen, W.L.T. van, 1985. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands).-J. Appl. Ichtyol. 2: 49-70.
- Densen, W.L.T. van and E.H.R.R. Lammens, 1986. Impact of a professional gillnet fishery on predator-prey relations: a comparative study on two differently managed lakes.-J. Appl. Ichtyol., in prep.
- Diamond, J.R., 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition.-Am. Sci. 66: 322-331.

- Goldspink, C.R. & J.W. Banks, 1975. A description of the Tjeukemeer fishery together with a note upon the yield statistics between 1964 and 1970.-J. Fish Biol. 7: 687-708.
- Haan, H. de, 1982. Physico-chemical environment in Tjeukemeer with special reference to speciation of algal nutrients. -Hydrobiologia 95: 205-221.
- Haan, H. de & J.R. Moed, 1984. Phosphorus, nitrogen and chlorophyl-a concentrations in a typical Dutch polder lake, Tjeukemeer in relation to its water regime between 1968 and 1982.-Wat. Sci. Technol. 17: 733-743.
- Holcik, J., 1977. Changes in fish community of Klicava reservoir with particular reference to Eurasian perch (Perca fluviatilis), 1957-72.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1734-1747.
- Holt, R.D., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species.-Am. Nat. 124: 377-406.
- Hrbacek, J., M. Dvorakova, V. Korinek and L. Prochazkova, 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. Verein. Limnol. 14: 192-195.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals?-Am. Nat. 93: 145-149.
- Hutchinson, G. E., 1957. A treatise on limnology II.-Wiley, New York.
- Keast, A., 1978a. Feeding interrelations between age-groups of pumpkinseed (Lepomis gibbosus) and comparisons with blue-gills (Lepomis macrochirus).-J. Fish. Res. Board Can. 35: 12-27.
- Keast, A., 1978b. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake.-Env. Biol. Fish. 3: 7-31.
- Kott, P., 1953. A modified whirling apparatus for subsampling of plankton.-Aust. J. Mar. Freshwat. Res. 4: 387-393.
- Lammens, E.H.R.R., 1982. Growth, condition and gonad development of bream (Abramis brama) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer.-Hydrobiologia 95: 311-321.
- Lammens, E.H.R.R., 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream, Abramis brama.-Env. Biol. Fish. 13: 288-296.
- Lammens, E.H.R.R., H. W. de Nie, J. Vijverberg & 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.
- Lammens, E.H.R.R., J. Geurzen & P.J. McGillavry, 1986. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream Abramis brama, roach Rutilus rutilus and white bream Blicca bjoerkna in eutrophic lakes.-Proc. V Congr. Europ. Ichtyol. Stockholm 1985, in press.
- 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.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka, 1966. On the optimal use of a patchy environment.-Am. Nat. 100: 603-609.
- MacArthur R.H. & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. -Am. Nat. 101: 377-385.
- Magnan, P. and G.J. Fitzgerald, 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.
- May R.M. & R. MacArthur, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability.-Proc. Nat. Ac. Sc. (USA). 69: 1109-1113.
- May, R.M. (ed.), 1984. Exploitation of marine communities.-Springer -Verlag.

- Berlin. Heidelberg. New York. Tokyo.
- Mittelbach, G.G., 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills.-Ecology 62: 1370-1386.
- Mittelbach, G.G., 1984. Predation and resource partitioning in two sunfishes (Centrarchidae).-Ecology 65: 499-514.
- Moyle, P.B., 1984. America's carp.-J. Natural History 9: 43-51.
- Nagiec, M., 1977. Pikeperch (Stizostedion lucioperca) in its natural habitats in Poland.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1581-1585.
- Nie, H.W. de, H.J. Bromley and J. Vijverberg, 1978. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands.-J. Plankt.Res. 2(4): 317-334.
- Nie, H.W. de and 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.
- Nilsson, N.A. and B. Pejler, 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in north Swedish lakes.-Inst. Freshwater Res., Drottningholm 53: 51-74.
- Nilsson, N.A., 1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish.-In S.D. Gerking, Ed., Ecology of Freshwater Fish Production. New York and Toronto: Halsted Press, Wiley, pp 303-25.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity.-Am. Nat. 100: 65-76.
- Persson, L., 1983a. Food consumption and competition between age classes in a perch, Perca fluviatilis, population in a shallow eutrophic lake.-Oikos 40: 197-207.
- Persson, L., 1983b. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach Rutilus rutilus in a shallow eutrophic lake.-Oikos 41: 118-125.
- Persson, L., 1983c. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch Perca fluviatilis and a roach Rutilus rutilus population.-Oikos 41: 126-132.
- Persson, L., 1985. Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior?-Am. Nat. 126: 261-266.
- Pivnicka, K. & M. Svatora, 1977. Factors affecting the shift in predominance from Eurasian perch (Perca fluviatilis) to roach (Rutilus rutilus) in the Klicava reservoir, Czechoslovakia.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1571-1575.
- Popova, O.A. & L.A. Sytina, 1977. Food and feeding relations of Eurasian perch (Perca fluviatilis) and pike-perch (Stizostedion lucioperca) in various waters of the USSR.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 1559-1570.
- Roughgarden, J., 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish.-Theor. Pop. Biol. 5: 163-186.
- Schmidt, J., 1970. Zum Wachstum des Zanders in Main.-Allgem Fisch. Ztg. Jg. 95: 2-6.
- Schoener, T.W., 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats.-Ecology 51: 408-418.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies.-A. Rev. Ecol. Syst. 2: 369-404.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities.-Science 185: 27-39.
- Schoener, T.W., 1982. The controversy over interspecific competition.-Am. Sci. 70: 586-595.
- Schoener, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition.-Am. Nat. 122: 240-285.
- Svärdson, G., 1976. Interspecific population dominance in fish communities

- of Scandinavian lakes.-Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 56: 144-171.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982a. Population dynamics and production of Acanthocyclops robustus Sars and Mesocyclops leuckarti Claus.-Hydrobiologia 95: 261-274.
- Vijverberg, J. and A.F. Richter, 1982. Population dynamics and production of Daphnia hyalina Leydig and Daphnia cucullata Sars in Tjeukemeer.-Hydrobiologia 95: 235-259.
- Vollestad, L.A., 1985. Resource partitioning of roach Rutilus rutilus and bleak Alburnus alburnus in two eutrophic lakes in SE Norway.-Holarc. Ecol. 8: 88-92.
- Werner, E.E., 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes.-Am. Nat. 111: 553-78.
- Werner, E.E., 1979. Niche partitioning by food size in fish communities.-In R. H. Stroud, H. Clepper (Eds.). Predator-prey systems in fishery management, 311-322. Washington D.C. Sport Fishing Institute.
- Werner, E.E., 1982. The mechanisms of species interactions and community organization in fish.-In D. R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle., eds. Ecological communities: conceptual issues and evidence, 360-382. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Werner, E.E., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations.-A. Rev. Ec. Syst. 15: 393-425.
- Werner, E.E. & D.J. Hall, 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the blue-gill sunfish (Lepomis macrochirus).-Ecology 55: 1042-1052.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1976. Niche shifts in sunfishes experimental evidence and significance.-Science 191: 404-06.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae).-Ecology 58: 869-76.
- Werner, E.E. and D.J. Hall, 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes.-Ecology 60: 256-264.
- Werner, E.E., D.J. Hall, D.R. Laughlin, D.J. Wagner, L.A. Wilsman and F.C. Funk, 1977. Habitat partitioning in freshwater fish community.-J. Fish. Res. Board Can. 34: 360-370.
- Werner, E.E. and G.G. Mittelbach, 1981. Optimal foraging: Field test of diet choice and habitat switching.-Am. Zool. 21: 813-829.
- Werner, E.E., G.G. Mittelbach, D.J. Hall and J.F. Gilliam, 1983a. Experimental tests of optimal habitat use in fish the role of relative habitat profitability.-Ecology 64: 1525-1539.
- Werner, E.E., J.F. Gilliam, D. J. Hall. and G.G. Mittelbach, 1983b. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish.-Ecology 64: 1540-1548.
- Wündsch, H.H., 1949. Grundlagen der Fischwirtschaft in den rosstaubekken.-Abh. Fisch. Hilfswiss. Lief 1: 17-186.
- Willemse, J., 1977. Population dynamics of percids in lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands.-J. Fish. Res. Board Can. 1710-1719.
- Zaret, T.M. and A.S. Rand, 1971. Competition in tropical stream fishes support for the competitive exclusion principle. -Ecology 52: 336-342.
- Zaret, T.M. and R.T. Paine, 1973. Species introduction in a tropical lake.-Science 182: 449-455.
- Zaret, T.M., 1980. Predation and freshwater communities.-Yale University Press, New Haven and London.

## Dankwoord

Een web van interacties onderzoeken betekent ook een web van interacties tussen personen, die daarvan verschillende delen op zich nemen. Afstemmen van programma's en dus teamwork bepaalt het succes van een dergelijk project. Wim van Densen en Koos Vijverberg staan samen aan de wieg van dit project en hebben in eerste instantie lijnen uitgezet en programma's afgestemd. Hen ben ik het meeste dankbaar. Maar ook geen visonderzoek zonder schippers. Bertus Lemsma en Koos Swart hebben de vis aan boord gebracht, vaak ook in nachtelijke uren. Voor de verdere verwerking van de monsters op de boot en in het lab heb ik de assistentie van Aafje Frank-Landman en Peter McGillavry zeer op prijs gesteld. Daarnaast hebben vele studenten hun bijdrage geleverd. Ad Bijlard en George Hampsink waren de eersten, Joep Stöpetie, Frank van der Lugt, Jan Mol, Jan Geursen, Bert Schuilenburg, Hans van der Wijs, Marcel Grashof, Rob Lindeboom, Han Smits, Rene Schoorl, Leon de Poorter, Anne van Dam, Anja de Haan en Jentsje Visser volgden. Zij hebben allen bergen (denk)werk verzet en ook zonder hen was dit niet mogelijk geweest. Veel denkwerk is er ook verzet in de samenwerking met de vakgroep Experimentele Diermorphologie en Celbiologie van de LH Wageningen. De gesprekken met Jan Osse en Nand Sibbing hebben veel bijgedragen tot het begrip van de voedselopname van vissen en resulteerden in het gezamenlijke door het BION financieel gesteunde project over de functie van het kieuwfilter in de voedselopname van brasem. Daarnaast heb ik vele gesprekken gevoerd met Jan Osse die als promotor mijn manuscripten kritisch gelezen heeft en daar vanuit de morfologie nieuwe invalshoeken heeft laten zien. Hans-Peter Koelewijn, Hans Hoogveld en Henrik de Nie ben ik dankbaar voor de dataverwerking met behulp van de computer en Mariën voor de fotografische verwerking. Wolf Mooij heeft het laatste jaar een stimulerende inbreng gehad in de ontwikkeling van nieuwe ideeën. Alle overige medewerkers van het Limnologisch Instituut in Oosterzee hebben bijgedragen in een prettige werksfeer. Sicco Parma heeft het vertrouwen in mij gehad mij een langere aanstelling te geven dan oorspronkelijk de bedoeling was. Tenslotte de persoon met wie ik al zeven jaar mijn leven deel, Ade Schoon. Zij is op vele manieren promotor geweest, zij heeft de gehele ontwikkeling van het onderzoek meegeemaakt, alle manuscripten meerdere malen gelezen en zij heeft mij de duw gegeven om alles in een proefschrift zetten en te verdedigen. Daarom draag ik het proefschrift aan haar op.

### **Curriculum vitae**

Eddy Lammens werd op 26 oktober 1952 geboren in het Zeeuws-Vlaamse dorpje Koewacht. Hij studeerde biologie aan de Katholieke Universiteit Nijmegen (1971-1978) met als hoofdvak Aquatische Oecologie en als bijvakken Dierenoecologie en Toegepaste Hydrobiologie. In 1979 kreeg hij een 50% deeltijdbaan als wetenschappelijk onderzoeker op het Tjeukemeerlaboratorium van het Limnologisch Instituut van de Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen. In 1983 werd dit een volledige baan. Hij bestudeert de opbouw van visgemeenschappen, waarbij karperachtigen tot nu toe de meeste nadruk hebben gekregen.