

Als een vis in het water

J.W.M. Osse, J. Zijlstra en H.M. van Emden (redactie)



Pudoc Wageningen 1988

In de redactiecommissie voor deze uitgave hadden zitting: prof. dr. J.W.M. Osse, prof. dr. J. Zijlstra, drs. H.M. van Emden (Biologische Raad) en mr. ir. N.B.M. Bruin (Pudoc).

CIP-GEGEVENS KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG

Als

Als een vis in het water / red. J.W.M. Osse, J. Zijlstra. – Wageningen : Pudoc. – III. – (Biologische Raad Reeks)

Met lit. opg., reg.

ISBN 90-220-0933-5

SISO 598.1 UDC 597 NUGI 821

Trefw.: vissen.

Omslagillustratie: W.J.A. Valen, Wageningen.

© Pudoc, Centrum voor Landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie, 1988.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfiche, langs elektronische weg of welke andere wijze dan ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever Pudoc, Postbus 4, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit de uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

Gedrukt in Nederland

Inhoud

J.J. Zijlstra en J.W.M. Osse	
Inleiding	9
J.W.M. Osse	
Verspreiding en indeling van vissen	14
Vissen en andere gewervelde dieren	14
Indeling van de Teleostei	17
Literatuur	23
J.W.M. Osse, J.L. van Leeuwen en J.J. Videler	
Zwemmen	24
Bouw van het visselichaam	26
Stroming en weerstand van water	31
Zwembewegingen	34
Voortstuwing	39
Vorm van de staart	41
Verband tussen lichaamsgolven, spiercontracties en voortstuwing	43
Zwemmen bij verschillende vissoorten	47
Literatuur	50
R.J.A. Buwalda, R.C. Peters en B.J. Roberts	
Waarnemen onder water	52
Inleiding	52
Prikkels in water	52
Zintuigen en waarnemingsvermogen van vissen	55
Organen van het octavo-lateralis systeem	58
Waarneming van waterbewegingen met de zijlijn	64
Ruimtelijke oriëntatie en waarneming van versnellingen door de labyrinthe	66
Waarneming van geluid door de labyrinthen en de zwemblaas	67
Geluidssignalen die door vissen worden opgewekt en communicatie	71

Waarneming van elektriciteit met de elektroreceptoren en knolorganen en opwekken van elektriciteit	71
Het oog en de waarneming van licht	74
Reuk- en smaakzintuigen	77
Literatuur	80
A.D.F. Addink, S.E. Wendelaar Bonga en C.M. Ballintijn	
Leven met kieuwen	81
Inleiding	81
Werking van de kieuw	81
Bouw van de kieuw	86
Kieuwfuncties en zuurstoftransport	91
Invloed van gassen op de ademhaling, circulatie en stofwisseling; zuurstofschuld	92
Kieuwstofwisseling	93
Milieu-afhankelijke ionenregulatie	94
Milieu-onafhankelijke ionenregulatie	102
Slot	103
Literatuur	103
J.W.M. Osse en J.L. van Leeuwen	
Het vangen van een prooi	105
Manieren om voedsel op te nemen	105
Opsporing en benadering van het voedsel	106
Model voor voedselopname	107
Toepassing van het model	111
Relevante factoren bij de voedselopname, simulatie en toetsing van hypothesen	113
Beïnvloeding van prooiopname door zwemmen, zuigen en protrusie	116
Constructietypen en voedselopname	118
Literatuur	119
M. Fonds en A.D. Rijnsdorp	
Eten en groeien	120
Inleiding	120
Mechanisme van de energieverwerking	121
Voedselopname en groei	126
Interactie tussen de vis en de omgeving	132
Literatuur	138

E.H.R.R. Lammens	139
Hoe vissen samenleven	139
Inleiding	139
Studie van visgemeenschappen	139
Visgemeenschappen in Nederland	140
Zonnebaarsgemeenschappen in Noord-Amerika	143
Cichlidengemeenschappen in Oost-Afrika	145
Het begrip niche	147
Interacties binnen de gemeenschap	148
Optimaal foerageren	153
Gemeenschappen als voorwaarde voor evolutie	155
Literatuur	156
W.L.T. van Densen, J. Willemsen en M.P. Grimm	
Visstandbeheer in het Nederlandse binnenwater	159
Inleiding	159
Binnenwater	160
Beheer	162
IJsselmeer	163
Water met gesplitste verhuur	170
Snoekwateren	173
Deltawateren	174
Biologische bestrijding	175
Natuurbehoud en milieuverontreiniging	177
Conclusies	179
Literatuur	180
N. Daan, A. Corten en K.H. Postuma	
Vissen buitengaats	183
Inleiding	183
Visserij	184
Visstapel	185
Visserijbeheer	195
Toekomstvisie	198
Literatuur	201

E.A. Huisman, R. Dijkema en C.J.J. Richter

Houden van vis	202
Inleiding	202
Huisvestingssystemen en bedrijfsvormen in de visteelt	202
Van beheren naar beheersen	207
Samenvatting en conclusies	220
Literatuur	220
De auteurs	222
Register	225

Inleiding

J.J. Zijlstra en J.W.M. Osse

Dit boek behandelt vissen en hun element, het water. De keuze van dit onderwerp voor een symposium van de Biologische Raad werd onder meer bepaald door de publieke en wetenschappelijke belangstelling voor deze diergroep, als leverancier van hoogwaardig voedsel, als onderwerp van veel vormen van ontspanning (sportvisserij, aquariumhouderij, duiksport) en als inspiratiebron voor diverse kunstuitingen. Deze belangstelling, ook tot uiting komend in vele spreekwoorden en gezegden als die van de titel van dit boek, heeft stellig mede de aandacht bepaald, die de diergroep in wetenschappelijk opzicht kreeg. De nieuwe inzichten in de biologie van vissen die daar uit voortkwamen, zijn veelal verwerkt in de hoofdstukken van dit boek.

Vissen behoren evenals de mens tot de gewervelde dieren en vormen daarin gemeten naar soortenrijkdom de meest succesvolle groep met meer soorten (ca. 20 000) dan alle andere vertebraten samen. Ze behoren tevens tot de oudste groep van gewervelden, met fossielen bekend uit het Ordovicium, zo'n 450 miljoen jaar geleden. Hierdoor vormen ze een geliefd object voor de bestudering van het vertebraten type. In dergelijke studies gaat het om vragen naar de herkomst, vroege functie en evolutie van schedel, kaken, hersenen, grote zintuigen en gepaarde ledematen. Ook studies van migratie, voortplanting, chromosomale evolutie, eigenschappen van het primitieve immuunsysteem behoren tot de interessante en voor toegepast werk nuttige onderzoeksterreinen.

Vissen vertonen een extreme variatie in o.a. grootte van volwassen dier (11 mm – 11 m) en in vormenrijkdom. Deze wordt slechts ten dele gedemonstreerd in de taxonomische indeling in de primitieve rondbekken (prikken), kraakbeenvissen (haaien en roggen), lobvinnigen (o.a. coelacanth, het 'levende fossiel', longvissen) en de straalvinnigen. Tot deze laatste verreweg grootste groep behoren behalve o.a. de steuren, de Amerikaanse beensnoek en de hoogst ontwikkelde, echte beenvissen, die het grootste deel (95 %) van de huidige visfauna vormen, en waarin de grootste vormenrijkdom is gerealiseerd. Naast een extreme vormenrijkdom vertonen vissen een grote variatie in levenswijze, met een maximale levensduur van minder dan één tot meer dan honderd jaar en met aangepaste strategieën van ademhaling, zwemmen, voedselkeuze en opname, omgevingswaarneming (zintuigen), gedrag en voortplanting. Onder de

strategieën van voortplanting bij voorbeeld kan geslachtswisseling voorkomen bij voorbeeld bij de zwaarddrager, *Xiphophorus* en ovoviparie, dat wil zeggen het baren van levende jongen (b.v. bij de inheemse puitaal). Daarnaast treedt broedzorg in vele vormen op, zoals in tropische cichliden en de inheemse stekelbaars, maar het meest algemeen is toch het zonder meer afzetten van eieren, vastgehecht aan planten of stenen in het zoete water en meestal planktonisch (zwevend) in zee.

De vormenrijkdom en de extreme variaties in levenswijze hangen zonder twijfel samen met de grote verscheidenheid waarin het element water op aarde voorkomt. Dat element, driedimensionaal en meer dan tweederde (71 %) van de aarde bedekkend, wordt vrijwel in al zijn samenstellingen (zoet, zout of brak) door vissen bewoond. Vissen komen voor onder het ijs van de poolzeeën, in zuurstofarme, tropische moerassen en op koraalriffen rond de evenaar, in de koude en donkere diepten van de oceanen tot ca. 8 km diep, in troebele kustwateren en in heldere, hooggelegen bergbekken. In al deze biotopen, die grote variaties vertonen in bij voorbeeld temperatuur, ionenconcentratie en samenstelling, licht, zuurstofgehalte, en beschikbaar voedsel, zijn de daar levende vissen aangepast aan de heersende omstandigheden. Overeenkomend voor alle vissen zijn de fundamentele, fysisch-chemische eigenschappen van water. Deze eigenschappen stellen basisvoorwaarden aan elke vis en vormen het bindend element in deze zo variabele groep.

Deze eigenschappen nu verschillen in vele opzichten van die van onze omgeving, het land-lucht milieu. Omdat water essentieel is voor het aardse leven, dat eruit is voortgekomen, is een voor de hand liggend verschil dat een landbewoner zich door een dikke, voor water ondoordringbare huid dient te beschermen tegen uitdroging, want het gemiddeld watergehalte van levende organismen is 70 % en kleine variaties hierin zijn voor de meeste dieren levensbedreigend. Dit is een probleem dat zich bij een vis niet in die vorm voordoet. Daarnaast echter bestaan andere, minder evidente verschillen tussen het land (lucht) en het waterbiotoop. Zo bevat water per liter aanzienlijk minder zuurstof dan lucht ($30\times$ minder bij 15°C), heeft het een veel grotere warmtecapaciteit ($3000\times$ groter), een veel hogere dichtheid ofwel soortgelijk gewicht ($800\times$ groter) en een hogere viscositeit ($60\times$ groter). Deze eigenschappen van het water zijn verantwoordelijk voor de overeenkomsten die vissen in hun bouw vertonen, een spoelvormig lichaam, een gladde huid, het ontbreken van een nek, het ademen door kieuwen, het bezit van vinnen voor voortbeweging, sturen en remmen en een sterk segmentale bouw van het lichaam die zich uit in wervels en spieren. Het is opvallend dat secundair aquatische dieren als zeehonden, walvissen en fossiele reptielen zoals vishagedissen veel van deze kenmerken hebben verworven.

Het doel van dit boek nu is op basis van nieuwe wetenschappelijke inzichten een beeld te geven van de levensomstandigheden en levensvoorwaarden van vissen en vispopulaties, gezien in het licht van de eigenschappen van water. Vijf hoofdstukken belich-

ten de aanpassingen aan het milieu ten aanzien van een aantal fundamentele levensprocessen, zoals voortbeweging en voedselopname, waarneming van omgevingsvariabelen als licht, geluid en stroming, gas- en ionwisseling (onder meer zuurstofopname), voedselopname en ten slotte stofwisseling en groei. De grote dichtheid van water, waarvan die van vissen niet sterk afwijkt, maakt dat de invloed van de zwaartekracht bij de voortbeweging gering is vergeleken met de situatie bij landdieren: de vis wordt als het ware door het water 'gedragen'. Anderzijds werkt die hoge dichtheid remmend op de voortbeweging, zodat het noodzakelijk is dat vissen een goede stroomlijnform bezitten en op een relatief lage snelheid zijn ingesteld om de energiekosten van de voortbeweging te beperken. Het hoofdstuk 'Zwemmen' maakt duidelijk hoe vissen gebruik hebben gemaakt van de eigenschappen van het water bij zwemmen.

De hoge dichtheid van water heeft ook belangrijke consequenties voor het waarnemen van de omgeving, omdat daarin trillingen (o.a. geluid) veel sneller (meer dan 4 maal zo snel), verder en meer gericht verlopen dan in de lucht. Samen met de betere geleiding van vooral zeewater ten opzichte van lucht, waardoor elektrische verschijnselen kunnen worden waargenomen, biedt de grote dichtheid van water de mogelijkheid tot ontwikkeling van een waarnemingsstelsel (onder meer gelokaliseerd in het 'lateraal' of 'zijlijnen' stelsel) voor omgevingsperceptie, dat bij terrestrische gewervelde dieren geheel ontbreekt. Bij de verkenning van de buitenwereld met hun zintuigen (het hoofdstuk 'Waarnemen onder water') spelen de genoemde eigenschappen van water een belangrijke rol. De absorptie en de verstrooiing van licht betekenen dat onder water ogen alleen belangrijk zijn voor waarnemingen op korte afstand. De geringe oplosbaarheid van zuurstof in water samen met de hoge dichtheid stelt hoge eisen aan het ademhalingsapparaat van vissen die middels een reeks aanpassingen, gericht op het verhogen van de uitwisselings efficiëntie, zijn opgelost. Hierbij ontstaan echter weer nieuwe problemen. Het intensieve contact met het water in de kieuwen bedreigt bij zoetwatervissen het behoud van de zoutconcentratie van het bloed, terwijl zeevissen het risico lopen een te hoog zoutgehalte in hun bloed te krijgen door zoutopname uit het zeewater. Het hoofdstuk 'Leven met kieuwen' licht deze problemen toe en de oplossingen die de dieren er voor hebben gevonden. Bij de opname van voedsel spelen dichtheid en viscositeit van het water een rol. Veelal treffen we een zuigende of filterende methode van voedselopname aan, methoden die bij landvertebraten nagenoeg ontbreken. Bij het vangen van een prooi speelt de hoge dichtheid een rol, omdat door de nadering van de roofvis de prooi van plaats dreigt te veranderen. In het hoofdstuk 'Het vangen van een prooi' worden deze effecten nader uitgewerkt. Bij de voedsel(energie)verwerking is onder meer de grote soortelijke warmte van water van betekenis, omdat hierdoor temperatuurvariaties, die het metabolisme sterk negatief beïnvloeden, worden afgevlakt. De vis is hierdoor in het voordeel ten opzichte van een koudbloedige landbewoner. Het hoofdstuk 'Eten en groeien' legt uit hoe een vis omgaat met de energie

die hij via zijn voedsel binnen krijgt. In de laatste vier hoofdstukken wordt ecologisch en op toepassing gericht onderzoek aan vissen belicht, waarbij onder meer zichtbaar wordt hoe de fundamentele kennis over bouw en functies bij vissen onder verschillende levensomstandigheden wordt benut bij het beheren en beheersen van vispopulaties in visserij en visteelt. Hierbij wordt aandacht besteed aan specialisatie in voedselopname en coëxistentie van vissoorten in gebieden met een soortenarme en soortenrijke visfauna. De theorie van het optimaal foerageren en de evolutie van visgemeenschappen wordt behandeld in het hoofdstuk 'Visgemeenschappen in het stilstaande zoete water'.

De invloed van de mens op wilde vispopulaties wordt getoond aan de hand van voorbeelden uit het Nederlandse binnenwater en uit de Noordzee. De meeste vissen uit onze soortenarme omgeving bezitten geen broedzorg en zijn in tegenstelling tot de broedzorggroep gekarakteriseerd door een groot reproductievermogen (tienduizenden tot miljoenen eieren afgezet per paaiperiode) die bij landvertebraten nooit wordt waargenomen. Dit hoge reproductievermogen wordt bereikt doordat de eieren klein zijn en weinig reservestoffen voor de ontwikkeling van het embryo meekrijgen, hetgeen onder meer mogelijk is door de aanwezigheid van zeer kleine voedseldeeltjes (plankton) in het water, waarmee de vislarve zich voedt en het ontbreken van een uitdrogingsprobleem, zoals bij landdieren. Tot deze groep vissen met een hoog reproductievermogen behoren meestal de economisch belangrijke soorten. Hiervan is aangetoond dat zij vermoedelijk door hun hoge voortplantingscapaciteit, sterke bevissing goed kunnen weerstaan in tegenstelling tot vissen met weinig eieren als haaien en roggen. De geschiedenis van veel landvertebraten liet zien dat deze laag-reproductieve dieren bejaging ook slecht verdroegen, hetgeen vermoedelijk mede heeft bijgedragen tot het ontstaan van veeteelt in een relatief vroeg stadium van de menselijke geschiedenis. De behoefte aan visteelt echter is in het algemeen van veel recenter datum.

Verschuivingen in de samenstelling van de zoetwater-visfauna zijn vooral terug te voeren op eutrofiëring (overmatige bemesting) en daarmee samenhangende factoren (lichtdoordringing, waterplantengroei, zuurstofregime), introductie van de snoekbaars en toenemende waterpeilbeheersing (hoofdstuk 'Visstandbeheer in het Nederlandse binnenwater').

In zee daarentegen lijkt de visserij zelf, mogelijk in combinatie met klimaatsveranderingen, verantwoordelijk voor de optredende veranderingen in de populatiedichtheid van soorten. De produktiviteit van de visstand als geheel lijkt niet aangetast, mogelijk doordat de verschuiving van lang- naar kortlevende soorten verliep, hetgeen een betere energieconversie mogelijk maakt. In het hoofdstuk 'Vissen buitengaats' worden de problemen besproken die vastzitten aan adviseringen over maaswijdte, vangstquota en andere en die van direct belang zijn voor het behoud van een economisch gezonde grote zeevisserij. Voorshands lijken eutrofiëring en verontreiniging de visstand in de Noordzee niet noemenswaard te hebben beïnvloed. Een boek over vissen zou niet volle-

dig zijn zonder een bijdrage over visteelt (hoofdstuk 'Houden van vis'), een vooral buiten onze grenzen maar ook daarbinnen snel in betekenis toenemende activiteit. In de bedrijfsvoering, waarin de hele of een gedeelte van de levenscyclus van de vis is opgenomen, en die varieert van een extensieve naar een intensieve cultuur, wordt veelal gebruik gemaakt van de fundamentele kennis over de levensomstandigheden van vissen, genoemd in het eerste deel van dit werk.

Dit boek is niet bedoeld om alle aspecten van het onderwerp 'vissen' te belichten: onbesproken blijven bij voorbeeld de trek van vissen, biologische ritmen, endocrinologie en voortplanting. Het hier gebodene geeft echter een goede indruk van de voortgang van onze kennis over vissen in relatie tot hun omgeving. Voor de lezer, die iets meer over de taxonomie van vissen wil weten, volgt hierna eerst de indeling van de vissen met enkele notities over hun verspreiding.

Literatuur

- Nelson, F.S., 1976. *Fishes of the World*. John Wiley and Sons, New York.
- Wheeler, A., 1975. *Fishes of the World*. Ferndale Editions, London.
- Bone, Q. & N.B. Marshall, 1982. *Biology of Fishes*. Blackie, Glasgow, 263 pp.
- Hoar, W.S. & D.J. Randall (eds), 1971. *Fish physiology*. Acad. Press, New York.

Verspreiding en indeling van vissen

J.W.M. Osse

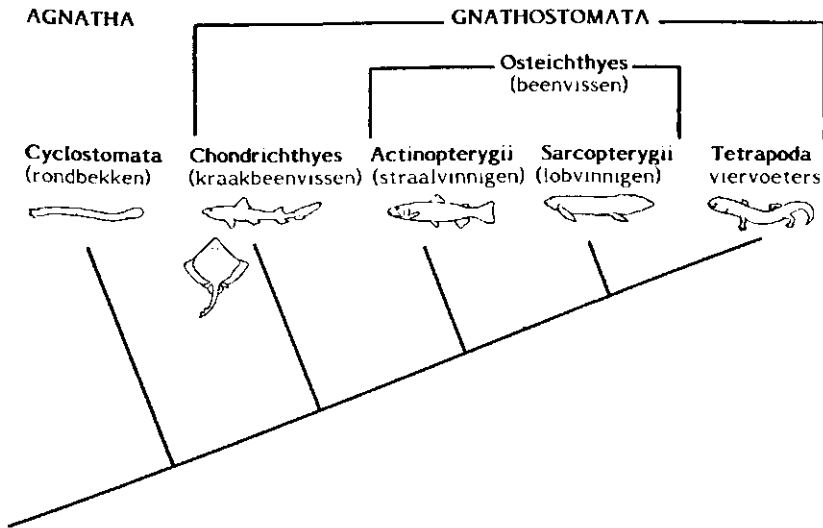
Vissen vormen verreweg de grootste groep van de gewervelde dieren met ongeveer 20 000 soorten. Er zijn ongeveer evenveel soorten vis als er soorten zijn van amfibieën, reptielen, vogels en zoogdieren samen. Van veel soorten is vrijwel alleen de beschrijving van dode exemplaren beschikbaar, details over verspreiding, voortplanting, levenswijze, groei en ziekten zijn eigenlijk alleen bekend van economisch belangrijke soorten als haring, kabeljauw en zalm. Zelfs hier heeft onze kennis nog veel leemten.

Ongeveer 40 % van alle vissoorten leeft in zoet water. Dit is verrassend als men bedenkt dat het zoete water minder dan 1 % van de totale watervoorraad op aarde vormt. Waarschijnlijk heeft de sterkere mate van isolatie van vispopulaties, die in zoet water zoals rivieren, meren en beken gemakkelijker optreedt, bijgedragen tot dit grote aantal soorten. Van de overige 60 % van de soorten komt twee derde deel voor in ondiepe warme zeeën. Men denkt hierbij onwillekeurig aan de veelkleurige visrijkdom van koraalriffen met soms meer dan 2000 vissoorten in een beperkt gebied. In voedselrijke koudere zeeën komen relatief weinig soorten voor, maar vaak wel in enorme aantallen. Vissen van grote diepte in de oceanen vormen ongeveer 6 % van de vissoorten. Extreme typen met grote bekken en tanden, vaak voorzien van lichtgevende organen, worden o.a. daar aangetroffen.

Vissen en andere gewervelde dieren

Een vis roept bij velen het beeld op van een spoelvormig en koud dier, voorzien van vinnen en een staart, aan de buitenkant slijmerig en met kieuwen ademend. Dit algemene beeld verhult dat binnen dat vistype veel grotere onderlinge verschillen in bouwplan voorkomen dan binnen zoogdieren of vogels.

Pisces (vissen) vormen een groepering van primair in het water levende dieren. Het is een groepsaanduiding en geen eenheid van indeling. De huidige indeling van fossiele en recente vissen is zeker geen vaststaande, afgedane zaak. Toch is het voor het kunnen plaatsen van de voorbeelden in de volgende hoofdstukken nuttig om enig inzicht te hebben in indeling en kenmerken van de grote groepen binnen de vissen. Figuur 1 geeft een beeld van de verwantschappen in de vorm van een algemene stamboom van de



Figuur 1. Overzicht van de verwantschappen van de grote groepen van gewervelde dieren (Vertebrata).

grote groepen van gewervelde dieren, waarin de fossiele groepen niet zijn aangegeven.

Nelson (1976) noemt 4 klassen, 45 orden en 450 families. In figuur 1 worden er slechts enkele van genoemd. De *Agnatha* (kaakloze vissen) waren talrijk in het Ordovici-um, 450 miljoen jaar geleden. De prikken en slijmprikken zijn de enige resterende vertegenwoordigers. De dieren hebben een aalvormig lichaam, een ronde bek (*Cyclostomata*, cyclo = rond, stoma = mond), hoorntandjes op de lippen rond de mond en één, boven op de kop liggend, neusgat. Gepaarde vinnen ontbreken, de uitwendige kieuwopeningen liggen in een rij achter elkaar bij zee- en rivierprik. Totaal zijn er ongeveer 60 soorten, vooral voorkomend in gematigde en koudere streken. Het zijn filteraars, aaseters of uitwendige parasieten van vissen. Ze komen voor in zeewater en zoet water. *Gnathostomata* (gnathos = kaak, stoma = mond) is de verzamelnaam voor alle andere vissen en landdieren samen. Tijdens de evolutie kreeg een van de voorste kieuwbogen een kaakfunctie waardoor grote prooien gegeten konden worden. In samenhang daarmee zijn bij deze vissen de gepaarde vinnen ontstaan waarmee een grote richtnauwkeurigheid in een drie-dimensionaal milieu bereikt kan worden. Deze richtnauwkeurigheid was voor de filterende primitieve *Agnatha* geen noodzaak, maar wel voor vissen die een bepaalde prooi willen vangen. De *Gnathostomata* worden onderverdeeld in kraakbeenvissen of *Chondrichthyes* (chondros = kraakbeen, ichthys = vis), beenvissen of *Osteichthyes* (osteon = been) en viervoetige landdieren of *Tetrapoda*. Deze laatste blijven hier verder buiten beschouwing.

Kraakbeenvissen

De *Chondrichthyes* zijn de kraakbeenvissen. Hiertoe horen haaien, roggen en draakvissen. Deze vissen bezitten een kraakbenig skelet dat soms verkalkt is, maar niet verbeend. De vinstralen zijn hoornachtig en niet geleed. Zwemblaas en/of long ontbreken. Er is inwendige bevruchting waarbij het mannetje zijn vervormde buikvinnen brengt in de cloaca (gezamenlijke uitmonding van darm, nieren, geslachtsapparaat naar buiten) van het wijfje. De grote meerderheid van de kraakbeenvissen wordt gevormd door de haaien en roggen (*Elasmobranchii* of plaatkieuwigen). Haaien zijn met een enkele uitzondering zeevissen uit vooral tropische en gematigde streken. Het zijn actieve zwemmers die vooral vis eten, echte rovers. Slechts enkele van de 280 soorten leven van plankton en ongewervelde dieren. Roggen zijn sterk afgeplatte vissen die vlak boven de bodem langzaam zwemmen met golfvormige bewegingen van de zeer sterk vergrote borstvinnen. Ze leven in overeenkomstige gebieden als de haaien en voeden zich vooral met weekdieren en schaaldieren. De draakvissen vormen een kleine restgroep van kraakbeenvissen die een kieuwdeksel bezitten. Hiermee worden de vier kieuwspleten gemeenschappelijk naar buiten afgesloten. De 25 soorten komen vooral voor in de koudere delen van de oceanen.

Beenvissen

De *Osteichthyes* of beenvissen zijn vissen met een benig skelet. De huid is meestal bedekt met schubben en de kieuwen zijn afgedekt door een kieuwdeksel (operculum). Longen of een zwemblaas zijn aanwezig. Veel skeletelementen zoals schedel, kieuwbogen en wervels worden in het embryo kraakbenig aangelegd en verbenen later. Omdat men meende dat de embryonale ontwikkeling een beeld zou geven van de evolutie werden vroeger de kraakbeenvissen als primitief beschouwd en de beenvissen als meer geavanceerd. Uit studie van fossiele vissen is duidelijk geworden dat dit geen houdbare stelling is, omdat de voorouders van de kraakbeenvissen reeds een sterk verbeend huidpantser bezaten. De beenvissen worden onderverdeeld in *Actinopterygii* (actinos = straal, pterygion = vin, vleugel) en *Sarcopterygii* (sarcos = vlees). De straalvinnigen vormen de grote meerderheid van de recente vissen. De vlees-, lob-, kwastvinnigen vormen een kleine, maar interessante restgroep.

Tot de *Sarcopterygii* behoren de longvissen en de kwastvinnige vissen. Een typisch kenmerk zijn vinnen waarvan de basis bedekt is door spieren. Slechts de hoofdstraal van de vin scharniert met de schouder- of bekkengordel, terwijl bij *Actinopterygii* alle vinstralen direct of indirect gewrichten vormen met het skelet van schouder- of bekkengordel. Deze vissen bezitten meestal een inwendig neusgat in het monddak waardoor neusholte en mondholte met elkaar in verbinding staan, juist als bij landdieren. De kwastvinnigen, gekenmerkt door het bezit van een gewricht tussen voorste en achterste schedelhelft, vormen een belangrijke groep uitgestorven vissen omdat daaruit volgens

de meest algemene opvatting 350 miljoen jaar geleden de viervoetige landdieren (*Tetrapoda*, figuur 1) zijn voortgekomen. De enige recente soort is *Latimeria*, die in de zee bij Oost-Afrika op een diepte van enkele honderden meters leeft.

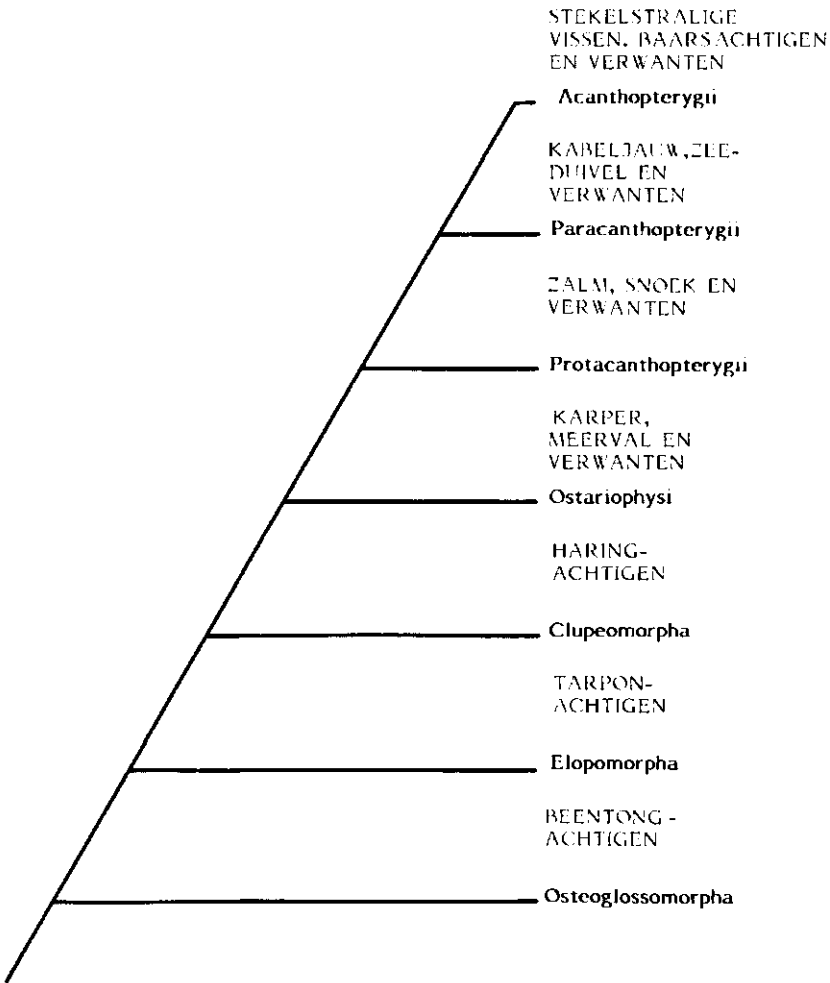
Van de vele longvissen die eens voorkwamen zijn nog 6 soorten over, die leven in het zoete water van Australië, Afrika en Zuid-Amerika. Een kenmerk van longvissen of *Dipnoi* (di = twee, pneëin = ademhalen) is dat ze in principe op twee manieren lucht kunnen innemen, via hun longen en via kieuwen. De tanden staan op tandplaten op het monddak en niet langs de buitenranden van de kaken. De verspreiding suggereert een veel groter leefgebied in vroeger tijden. De theorie van de verschuivende landmassa's op aarde biedt een goed aanknopingspunt voor de verklaring van de merkwaardige verdeling over de aarde van deze vissen.

Er is nog een kleine groep van ongeveer 10 soorten, de *Polypteriformes*, die ook vleezige vinnen heeft, maar in andere kenmerken sterk verschilt van de longvissen en daarom vaak in een andere hoofdgroep wordt ondergebracht. Voor nadere gegevens wordt naar de vermelde literatuur verwezen.

De *Actinopterygii* bezitten naast de typische door beenstralen gesteunde flexibele gepaarde vinnen: beenschubben, een zwemblaas en een sterk verbeende wervelkolom. Uitzonderingen hierop vormen de restgroep van de steuren en lepelsteuren die sterk gereduceerde verbeningen hebben en evenals de haaien en roggen een spiraalplooi hebben in hun darm. Een andere restgroep met totaal 8 soorten wordt gevormd door de beensnoeken (*Lepisosteus*) en de moddersnoek (*Amia*) uit Noord-Amerika. Bij deze rest-groepen is het skelet van de lichaamsas in de staartvin aan het achtereind nog duidelijk naar boven gebogen. Dit is soms uitwendig duidelijk te zien aan de langere bovenste lob van de staart (heterocercaal). Ook haaien en roggen bezitten zo'n type staartvin.

Indeling van de Teleostei

De *Teleostei* (teleios = compleet, voltooid; osteon = been) vormen meer dan 95 % (> 18000 soorten) van de bestaande vissen. Ze stammen af van Mesozoïsche (210 – 60 miljoen jaar geleden) vertegenwoordigers van de bovenvermelde restgroepen van straalvinnige vissen. Deze vissen komen voor in zoet, zout en brak water, soms solitair levend, soms in kleine groepen, andere soorten in scholen van vele honderdduizenden exemplaren bijeen. Figuur 2 geeft een beeld van de belangrijkste superorden die hieronder worden genoemd, figuur 3 van een aantal bekende vissoorten die bij deze superorden horen.



Figuur 2. Hoofafdelingen waarin de Teleostei, de grote groep van de recente vissen, wordt onderverdeeld.

Beentongachtigen (*Osteoglossomorpha*)

De beentongachtigen is een groep die voornamelijk bestaat uit tropisch Afrikaanse en Zuidamerikaanse zoetwatervissen die leven van vissen en waterdiertjes. Hiertoe behoren onder meer de olifantsvissen (*Mormyridae*) met elektrische organen voor de detectie van objecten in troebel water en de beentongfamilie waarvan de *Arapaima* (leng-

te 2,5 m) de grootst bekende zoetwatervis is. De groep wordt gekenmerkt door zachte vinstralen, 3–9 branchiostegaalstralen (kieuwdekselstralen) en tanden op het monddak en het tongbeen die met elkaar samenwerken bij het bijten op voedsel. Tot deze superorde behoren ongeveer 116 soorten, meer dan 80 van deze zijn olifantvissen.

λ **Tarponachtigen (*Elopomorpha*)**

Deze hoofdafdeling bestaat uit 11 soorten tropische of subtropische zeevissen met grote schubben en een schedel die uit veel kleine beenstukken bestaat en die nog iets laat zien van het oorspronkelijke huidbeenpantser van de voorouders. De *Anguilliformes* of aalachtigen behoren ook tot deze orde. Hiertoe behoren ruim 600 soorten, o.a. de moeralen of murenen. Het zijn langgerekte vissen waarbij schubben heel klein zijn of ontbreken, zonder buikvinnen, maar met een continue vinzoom waarin rugvin, staartvin en anale vin zijn opgenomen. Typisch voor de groep is de sterk afgepatte, bladvormige en doorzichtige larve, de *leptocephalus*.

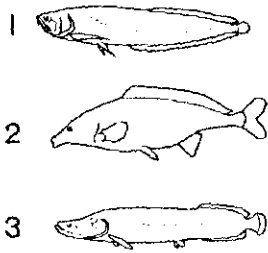
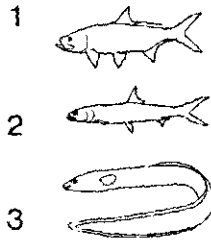
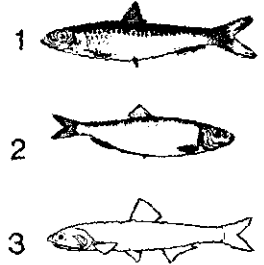
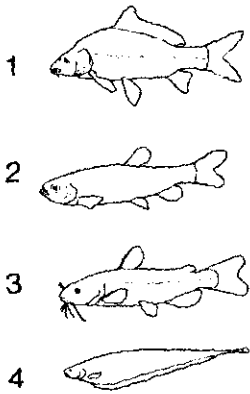
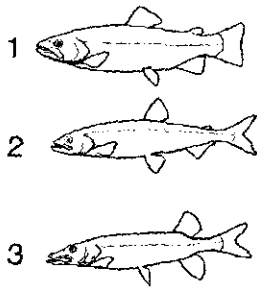
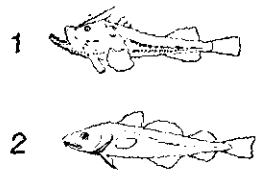
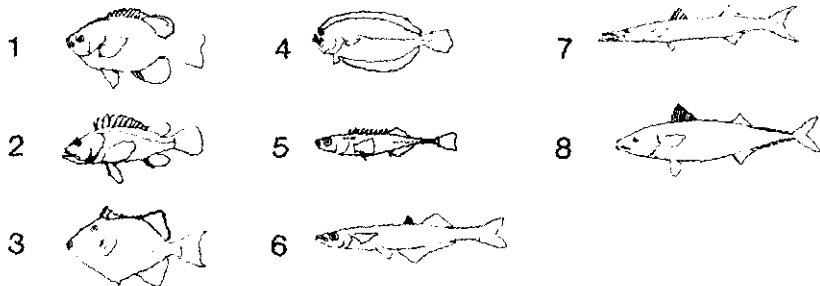
Haringachtigen (*Clupeomorpha*)

Deze worden in 4 families en 290 soorten samengevat en hebben een enigszins afgeplat tot rond langwerpige lichaam. De zwemblaas is door een paar blindzakken verbonden met de gehoor-evenwichtsorganen waardoor geluiden vermoedelijk goed gedetecteerd kunnen worden. Borstvinnen liggen aan de buikzijde, direct achter de kop, de buikvinnen zijn ver naar achteren geplaatst vóór de anus. Een derde deel van de wereldvisvangst bestaat uit vissen uit deze orde. *Clupea harengus* (haring), *Engraulis* (ansjovis), *Sardina* (sardine), *Alosa* (elft en flint) zijn zeer bekende soorten.

Karperachtigen, meervallen en verwanten (*Ostariophysii*)

Driekwart van alle zoetwatervissen, ruim 6000 soorten, behoren tot deze groep. Afgezien van een kleine restgroep van voornamelijk herbivore *Gonorynchiformes* bezitten alle vertegenwoordigers een reeks kleine beentjes die de voorzijde van de zwemblaas verbinden met het inwendige oor (de beentjes van Weber). Deze groep heet daarom ook wel *Otophysi* (oto = gehoor, physa = blaas). Tussen staart en rugvin komt vaak een vetvin voor, een klein vlezig vinnetje zonder vinstralen. De karperzalmen (*Characiden*), de karperachtigen (*Cypriniden*), de meervallen (*Siluridae*) en de sidderalen en mesalen (*Gymnotidae*) bezitten alle een zwemblaas die uit twee delen bestaat. Deze is via een buis met de slokdarm verbonden waardoor de vullingsgraad snel kan worden geregeld. Aan de boven- en onderkaak komen baarddraden voor.

Enige bekende vertegenwoordigers van de karperzalmen zijn de tetra's, bijzalmen en de piranja. Tot de karperachtigen behoren o.a. de karper (*Cyprinus*), de goudvis (*Carassius*), de brasem (*Abramis*), de zeelt (*Tinca*) en de voorn (*Leuciscus*). De meervallen zijn uitwendig vooral te herkennen aan de baarddraden die vaak lang zijn en

A**B****C****D****E****F****G**

vol zitten met zintuigorgaanjes. Het zijn meestal zoetwatervissen. Bekende genera zijn de Europese meerval (*Silurus*), de Afrikaanse meerval (*Clarias*) en de pantsermeerval (*Corydoras*).

Zalmen, forellen, snoeken en verwanten (*Pro-acanthopterygii*)

In de ontwikkelingslijn van de Teleostei zien we dat het tweede bovenkaaksbeen of maxillare niet meer deel uit maakt van de echte (functionele) kaakrand, maar links en rechts in de flank van de mond ligt, die zijdelings verstevt en ten slotte deel uit maakt van het mechanisme van vooruitstulping (protrusie) van het voorste kaakbeen, het premaxillare. Soorten met een protrusiemechanisme maken echter geen deel meer uit van de *Pro-acanthopterygii*, maar van de grootste afdeling van de Teleostei: de *Acanthopterygii* (stekelstralige vissen). De *Acanthopterygii* en de *Par-acanthopterygii* stammen af van *Pro-acanthopterygii*.

Een andere tendens door deze groepen heen is het naar voren komen van de buikvin-

Figuur 3. De meer bekende vissoorten die behoren tot de in de tekst genoemde superorden van de Teleostei. Bron: Fishes of the world. F.S. Nelson. Copyright 1976 by J. Wiley and Sons. Reprinted by permission.

A. Beentongachtigen

1. Osteoglossum (beentong)
2. Mormyrus (olifantsvis)
3. Arapaima

B. Tarponachtigen

1. Megalops (tarpon)
2. Elops
3. Anguilla (aal)

C. Haringachtigen

1. Clupea (haring)
2. Sardina (sardine)
3. Engraulis (ansjovis)

D. Karperachtigen

1. Cyprinus (karper)
2. Characide (tandkarper)
3. Meerval
4. Mesaal

E. Zalmachtigen

1. Salmo (zalm)
2. Osmerus (spiering)
3. Esox (snoek)

F. Kabeljauwachtigen

1. Lophius (zeeduivel)
2. Gadus (kabeljauw)

G. Stekelstralige vissen (vele orden)

1. Lepomis (zonnebaars)
2. Scorpaena (schorpioenvis)
3. Tetraodon (koffervis)
4. Pleuronectes (schol)
5. Gasterosteus (stekelbaars)
6. Atherina (koornaarvis)
7. Sphyraena (barracuda)
8. Scomber (makreel)

nen en het hoger tegen de flank geplaatst worden van de borstvinnen. De open verbinding tussen darm en zwemblaas verdwijnt geleidelijk en een gasklier tegen de zwemblaas aan maakt volumeveranderingen ervan mogelijk. Zo'n gasklier komt echter ook bij voorbeeld bij de aal voor. De zalm en verwanten bestaan uit ongeveer 500 soorten en bezitten meestal veel branchiostegaalstralen die aansluiten aan de onderrand van het kieuwdeksel. Kaakprotrusie komt niet voor. Vaak is er een vetvin achter de rugvin. Bekende soorten zijn forel en zalm (*Salmo*), snoek (*Esox*), spiering (*Osmerus*) en houwing (*Coregonus*).

Kabeljauwen, hengelvissen en verwanten (*Par-acanthopterygii*)

Deze hebben meestal harde vinstralen, naar voren opgerukte buikvinnen, weinig branchiostegaal stralen en een karakteristiek skelet van de staart. De belangrijkste families zijn de hengelvissen waaronder de zeeduivel (*Lophius*) met ongeveer 215 soorten, en de kabeljauwachtigen (*Gadiformes*) die van groot economisch belang is en uit 80 soorten bestaat. Kenmerken van de kabeljauwachtigen zijn de zachte vinstralen, een rugvin die vaak in twee of drie onderdelen verdeeld is en soms een protrudeerbare bek. Het maxillare is beweeglijk.

Bekende namen uit deze groep zijn: kabeljauw (*Gadus morhua*), schelvis (*Melanogrammus aeglefinus*), wijting (*Merlangius merlangus*), koolvis (*Pollachius virens*) en stokvis (*Merluccius*).

Stekelstralige vissen (*Acanthopterygii*)

Dit is de hoogst ontwikkelde en grootste groep van de beenvissen. De groep vertoont een grote verscheidenheid en heeft zich aan veel milieu's aangepast: zee, zoet en brak water. Uit vergelijking van bij voorbeeld barracuda, koffervis en schol blijkt dat ook kleur en lichaamsvorm erg variabel zijn. Er bestaan meer dan 8000 soorten. Typerend zijn de stekelstralen in de vinnen en de buikvinnen die tegen de keel liggen onder de hoog ingeplante borstvinnen. De bovenkaak is protrudeerbaar of secundair verdwenen. Vetvinnen ontbreken en het aantal wervels ligt tussen 24 en 30.

De grootste orde is die van de baarsachtigen (*Percomorphi*) met ongeveer 71 families. Hiertoe behoren baars (*Perca*), zeebaars (*Serranus*), zonnebaars (*Lepomis*) en bontbaars (*Cichlasoma*). Andere bekende families uit andere orden zijn de koornaarvissen (*Atherinidae*), de zeenaalden (*Syngnatidae*), de schorpioenvissen (*Scorpaenidae*), de lipvissen (*Labridae*), de slijmvissen (*Blenniidae*), de grondels (*Gobiidae*) en de makrelen (*Scombridae*).

De platvissen (*Pleuronectiformes*) vormen met hun zachte vinstralen een uitzondering in deze groep. De larve is tweezijdig symmetrisch, maar bij volwassen dieren zijn beide ogen naar één zijde gemigreerd. Het dier ligt met de andere zijde op de bodem, half overdekt door opgewaaid bodemmateriaal. Bij de tongen ontbreken de borstvin-

nen. Bekende namen in deze groep zijn de schol (*Pleuronectus*), bot (*Platichthys*), tong (*Solea*) en tarbot (*Scophthalmus*).

De families van bont gekleurde koraalvissen horen vrijwel zonder uitzondering tot deze vissen en hetzelfde geldt voor de koffervissen. Over de verwantschappen binnen deze veelvormige groep bestaat nog veel discussie.

Met deze gegevens is het mogelijk om de vissen die hierna genoemd worden enigszins te 'plaatsen'. Voor nadere gegevens wordt verwezen naar Nelson (1976) en Lauder & Liem (1983).

Literatuur

- Grzimeck, B., 1975. Het leven der dieren: encyclopedie van het dierenrijk. Deel 4: Vissen I; deel 5: Vissen II en amfibieën. 2e druk. Het Spectrum, Utrecht-Antwerpen.
- Lauder, G.V. & K.F. Liem, 1983. The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. 150, 3: 95 – 197.
- Nelson, F.S., 1976. Fishes of the world. J. Wiley and Sons, New York, 416 pp.
- Webb, F.E., F.A. Mallwork & F.H. Elgood, 1981. Guide to living fishes. Mac Millan Press Ltd., 181 pp.

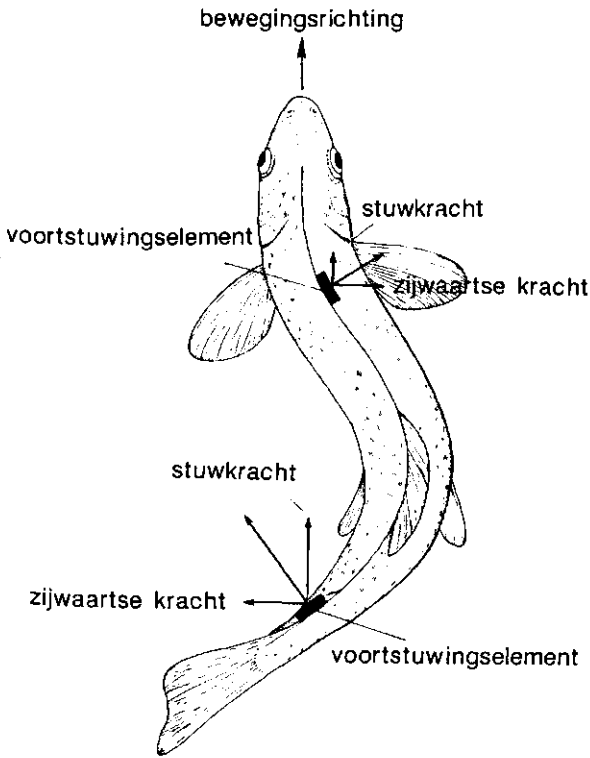
Zwemmen

J.W.M. Osse, J.L. van Leeuwen en J.J. Videler

De zegswijze 'Als een vis in het water' weerspiegelt dat vissen onder water zwemspecialisten zijn. Het meest typisch voor vissen is het zwemmen. Hoewel ook veel andere gewervelde dieren als salamanders, schildpadden, krokodillen, pinguïns en waterzoogdieren, zoals dolfinen en walvissen, goede tot uitstekende zwemprestaties leveren gaat het in die gevallen om een secundaire verandering van een oorspronkelijk aan landleven aangepast bouwplan. De vorm en de inwendige constructie van vissen als primaire waterbewoners is een weerspiegeling van de eisen die het zwemmen stelt. Voortbeweging in het water is nodig voor het vinden van voedsel, het vluchten voor predatoren, voor migratie en als onderdeel van sociaal gedrag en paringsritueel. In de loop van meer dan 400 miljoen jaar evolutie zijn er veel typen vissen ontstaan en weer uitgestorven. De meer dan 20 000 soorten die nu bestaan, vertegenwoordigen in lichaamsvorm, plaats en bouw van vinnen een scala van zwemmende dieren dat uiteenloopt van de snelle, continu zwemmende makrelen en tonijnen tot de onbeweeglijk in een hinderlaag op de bodem liggende steenvissen en hozemonden. Sommige vissen zwemmen met behulp van de borstvinnen (bij voorbeeld zeepaardjes), andere in hoofdzaak door golfvormige bewegingen te maken met de buikvin of rugvin (mesalen, sidderaal) of door vrijwel alleen met de staart te wrikken (koffervis). Het meest algemeen is het zwemmen door krommingsgolven langs het lichaam naar achter te verplaatsen met een toenemende amplitude (uitslag). Voortstuwing ontstaat door de reactiekrachten van het water op het bewegende visselichaam (figuur 1).

De studie van het zwemmen is niet eenvoudig, omdat het gaat om de interactie tussen het zich vervormende visselichaam en het wijkende water. De hoge soortelijke massa (dichtheid) van water, de viscositeit (stroperigheid) en de wetmatigheden die gelden voor stroming moeten bij een grondige analyse betrokken worden. Alleen beschrijven hoe de vis vervormt, is onvoldoende. Kernvragen zijn: hoe wordt de voortstuwende kracht gegenereerd, welke weerstand wordt ondervonden, hoe is die weerstand afhankelijk van lichaamsvorm, huidoppervlak en vinbewegingen? Hoe is de vis in staat efficiënt, d.i. met de minste energiekosten, te zwemmen? Dit is belangrijk, want het zwemmen vormt de grootste 'kosten'factor in het dagelijks leven van vissen.

Om een antwoord te kunnen geven is het noodzakelijk stil te staan bij enige basisge-



Figuur 1. Momentopname van de golfvorm van een zwemmende vis. De twee blokjes stellen elementen voor het leveren van stuwkracht voor. Zwemmen is mogelijk door de samenwerking van alle voortstuwende elementen tijdens de voortdurende vormverandering van het lichaam. In het voorste blokje leidt de druk die de vis uitoefent tot een reactiekracht op de vis die in een stuwkracht en een zijwaartse kracht ontbonden is. De staartwortel beweegt naar rechts en dus is de reactiekracht van het water op de vis naar links gericht; door de grotere hoek met de bewegingsrichting is de voortstuwingscomponent er groter. From: P. Webb, 1984. Form and function in fish swimming. Copyright by Scientific American Inc. All rights reserved.

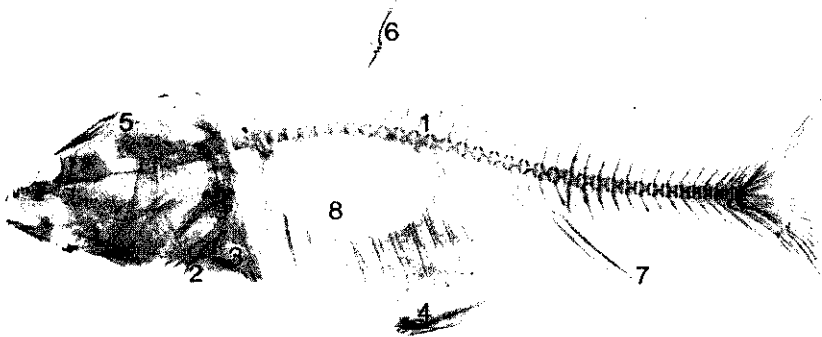
gevens van de hydrodynamica. Daarom volgt in het onderstaande na de bouw van het visselichaam een paragraaf over stromingsleer. Vervolgens komen zwembewegingen, voortstuwing en weerstand, de rol van de staart, de efficiëntie van het zwemmen en enige typen van zwemmen aan bod.

Bouw van het visselichaam

Van bovenaf gezien lijken vissen sterk op elkaar: ze zijn bijna alle spoelvormig. De grootste dikte van een vis ligt meestal iets achter de schoudergordel. Beide kenmerken houden waarschijnlijk verband met de stroomlijn en de flexibiliteit die een vis bij het zwemmen nodig heeft.

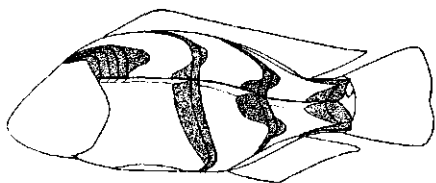
De verschillen tussen de soorten en tussen vissen van dezelfde soort in verschillende levensfasen komen vooral tot uiting bij vergelijking van de zij-aanzichten. Een veel voorkomende bouw van skelet en vinnen is gegeven in figuur 2. De kop is stijf door de aanwezigheid van een hersenschedel, maar kan als geheel bewegen ten opzichte van de wervelkolom. De wervelkolom kan opgevat worden als een staaf die met name in zijwaartse richting flexibel is. Tijdens de bewegingen verandert de wervelkolom praktisch niet van lengte. Samentrekking van de lichaamsspieren leidt tot krommingen van het lichaam.

Er zijn meestal meer dan 30 wervels die met elkaar verbonden zijn door ligamenten (Symmons, 1979). De wervels zijn biconcaaf, dat wil zeggen dat ze aan de voor- en achterzijde uitgehold zijn. Wervels 'articuleren' met elkaar via tussenwervelschijven van kraakbeen die evenals de wervels zelf tijdens de ontwikkeling zijn ontstaan uit de chorda als centrale as.

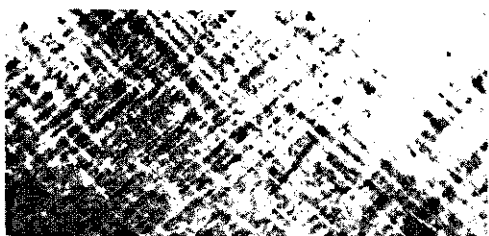


Figuur 2. Röntgenfoto van een karperskelet: 1 = wervelkolom, 2 = schoudergordel, 3 = borstvin, 4 = buikvin, 5 = hersenschedel, 6 = rugvin, 7 = anaalvin, 8 = zwemblaas (2 delen), 9 = keelkaken.

A



B



Figuur 3.

A. Lichaamsomtrek van *Sarotherodon (Tilapia) niloticus* (Cichlidae) en de vorm van de myotomen.

B. Kruisende collagene vezels in de dichte laag van de lederhuid bij deze soort (vergroting 900×).

Bron: Videler (1975).

De spiercompartimenten van de romp zijn complex gevouwen en worden *myotomen* genoemd (figuur 3). De rompspieren bestaan uit een aaneengesloten reeks van deze myotomen. Opeenvolgende myotomen worden van elkaar gescheiden door zogenaamde *myosepten*, dat zijn bindweefsellagen die bestaan uit een netwerk van collagene vezels. Myosepten zijn zeer dun: ze hebben een dikte van minder dan 0,1 mm.

Een verticaal bindweefselshot scheidt de spieren in een linker en rechter deel. Vaak is ook een horizontaal shot (*septum horizontale*) aanwezig. Dit scheidt de spieren bovendien in een bovenste (*epaxiaal*) en een onderste (*hypaxiaal*) deel. De dorsale ribben liggen in het septum horizontale en de ventrale ribben in de wand van de buikholte. De myosepten zijn zowel met de septa (tussenschotten) als met de huid verbonden.

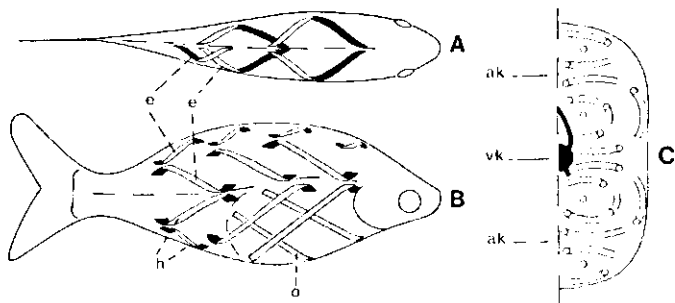
De huid is bij vrijwel alle vissoorten zeer stevig en dik: meer dan 10× zo dik als de myosepten. De krachten die het langsglijdende water op de huid uitoefent, bestaan voornamelijk uit schuifkrachten die een zwakke mechanische belasting vormen en geen verklaring geven voor de dikte van de huid. De huid bestaat uit een opperhuid met veel slijmcellen. Daaronder liggen collagene vezels die in twee hoofdrichtingen lopen (figuur 3B). De huid is veelal voorzien van schubben die verankerd zijn in de lederhuid en die door de levende laag van opperhuidcellen worden bedekt. De veronderstelling dat de huid een rol speelt bij de overdracht van spierkrachten naar de staart tijdens het zwemmen komt later aan de orde.

Achter de kop ligt *ventraal* (aan de buikzijde) de lichaamsholte die plaats biedt aan de spijsverterings-, voortplantings- en excretieorganen. Bovendien ligt daar bij veel soorten de zwemblaas. De wand van de lichaamsholte is verstevigd door eerdergenoem-

de ribben en omgeven door spieren. Deze zetten zich samen met de rugspieren voort in de staart.

Het stelsel van lichaamsspieren is complex gebouwd. Alexander (1969) definieerde een spiervezeltraject van de elkaar in de lengterichting opeenvolgende vezels als een denkbeeldige curve die in ieder punt de richting van de spiervezel beschrijft. Deze curve verloopt vanaf de kop door een myotoom via het myosept naar de aangrenzende vezel in het volgende myotoom en zo verder. Deze trajecten verlopen als schroeflijnen (*helixen*) met uitzondering van de delen tussen de ventrale ribben (figuur 4). De spiervezels lopen dus vrijwel nergens precies evenwijdig aan de lengteas van de vis. Alexander (1969), Kashin & Smoljaninov (1969) en Van der Stelt (1968) suggereren dat dit bijzondere oriëntatiepatroon van de spiervezels het mogelijk maakt dat alle vezels een overeenkomstig aandeel in het geproduceerde vermogen leveren.

Er zijn globaal drie hoofdtypen spiervezels (tabel 1): wit, rose en rood (Van Raamsdonk, 1978). Witte spiervezels zijn in staat om gedurende een korte tijd (10-60 seconden) een groot vermogen te leveren. Dit hangt samen met de hoge contractiesnelheid van dit vezeltype. Ze gebruiken geen zuurstof tijdens de contractie (anaëroob). De ener-



Figuur 4. Spiervezeltrajecten naar Alexander (1969).

A = bovenaanzicht;

B = zij-aanzicht (o = obliquus, scheve buikspier van de lichaamsholte);

C = achteraanzicht in dwarse doorsnede (ak = achterste kegel, vk = voorste kegel van de myotomen).

Er zijn vier bundels met spiervezeltrajecten te onderscheiden in een lichaamshelft: twee in het epaxiale deel (e) en twee in het hypaxiale deel (h). In een bundel verlopen de trajecten als concentrische helixen. Volgens Alexander zou over een traject een min of meer homogene verkorting mogelijk zijn. Tevens zouden verschillende trajecten in gelijke mate verkorten. Hierdoor kunnen alle spiervezels een evenredig aandeel in de arbeid leveren. De rode vezels lopen vrijwel evenwijdig aan de lengteas, direct onder de huid. Deze vezels doen niet mee aan het helixpatroon.

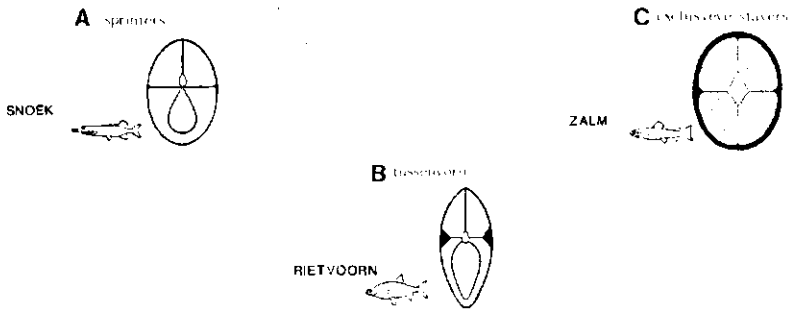
Tabel 1. Eigenschappen van witte en rode spiervezels. De roze of intermediaire vezels lijken in hun eigenschappen het meest op witte vezels, maar hebben een groter uithoudingsvermogen.

Eigenschappen	Vezeltype	
	rode	witte
kleur	rood	wit
contractiesnelheid	langzaam	snel
myosine-ATPase-activiteit ¹	laag	hoog
SDH-activiteit ¹	hoog	laag
ATP-produktie ¹	oxydatief	glycolytisch
aëroob/anaëroob	aëroob	anaëroob
aantal mitochondriën	groot	klein
aantal capillairen	groot	klein
myoglobinegehalte	hoog	laag
glycogeengehalte	laag	hoog
vezeldiameter	klein	groot
kracht	klein	groot
uithoudingsvermogen	goed	slecht

1. ATP = adenosine-tri-fosfaat; SDH = succinaat dehydrogenase

gie is afkomstig van de omzetting van glycogeen in melkzuur. Rode spiervezels liggen doorgaans geheel aan de zijkant van het lichaam (lateraal). Deze vezels vertonen geen helixpatroon, maar vormen een min of meer onafhankelijk systeem. Rode spiervezels zijn praktisch onvermoeibaar, maar werken relatief langzaam. Ze halen energie uit de verbranding van vetten waarbij zuurstof wordt gebruikt (aëroob). Door de zeer economische produktie van spierkracht uit voedselenergie en door het grote uithoudingsvermogen is het systeem van rode spieren zeer geschikt voor zijn rol: het leveren van de stuwkracht bij het rustige zwemmen. Hoewel rode spieren meestal minder dan 10% en witte meer dan 90% vormen van de totale spiermassa worden de witte bijna alleen gebruikt voor zeer snelle acties bij vluchten, het vangen van een prooi en bij agressief gedrag. De eigenschappen van roze vezels houden het midden tussen die van witte en rode vezels. Ze zijn van een intermediair type. Er zijn trouwens inmiddels verschillende typen intermediaire vezels aangetoond (Akster, 1984).

Rode vezels liggen doorgaans direct onder de huid, de overige lichaamsspieren bestaan grotendeels uit witte spiervezels. Er komen ook mozaïkpatronen van witte en rode vezels voor, bij voorbeeld bij de zalm. De verhouding tussen de volumes ingenomen door de verschillende typen spieren hangt samen met de levenswijze van de vis en loopt nogal uiteen (figuur 5). Stayers bezitten een relatief groot volume aan rode vezels, ter-



Figuur 5. Vereenvoudigde dwarsdoorsnede door de rompspijeren van enkele vissoorten met sterk verschillende levenswijze:

A. sprinters (snoek);

B. tussenvorm met in de tijd sterk wisselende zwemactiviteit (rietvoorn);

C. vissen die langdurig achtereen zwemmen met matige snelheid (zalm).

De rode vezels zijn donker getekend, gestippelde arealen zijn roze vezels. Opgemerkt dient te worden dat het relatieve aandeel van de roze vezels van voor naar achteren toeneemt; bij vergelijking moeten daarom overeenkomstige dwarsdoorsneden genomen worden. Gewijzigd naar Boddeke et al. (1959).

wijl vissen die hun prooi vanuit een hinderlaag opwachten vrijwel uitsluitend witte vezels hebben.

De vinnen kunnen onderverdeeld worden in: mediane vinnen (dat zijn de rugvin, staartvin, anale vin) en gepaarde vinnen, de borst- en buikvinnen. Mediane vinnen zijn van belang voor de stabilisatie tegen rollen om de lengteas bij het zwemmen. Naast hun bijrol bij de voortstuwing worden gepaarde vinnen vooral gebruikt voor remmen en sturen. Er zijn ook vissen die uitsluitend de mediane vinnen gebruiken voor de voortstuwing bij rustig zwemmen. Dan vindt er een golfbeweging plaats langs de vin van voor naar achter. Met deze wijze van voortstuwing kan ook achteruit gezwommen worden: dan is de richting van de golfbeweging omgekeerd. Ook de gepaarde vinnen worden soms gebruikt voor de voortstuwing (bij voorbeeld bij zeepaardje) en soms ook bij het genereren van een opwaartse kracht.

De typisch asymmetrische (heterocercale) staartvin van haaien kan niet alleen stuwkracht produceren, maar ook een opwaartse kracht. Beenvissen die over een zwemblaas beschikken, kunnen hiermee hun gemiddelde soortelijk gewicht (soortelijke massa) regelen om op een bepaalde diepte te blijven. Dit is nodig, omdat hun skelet een grotere dichtheid heeft dan water. Kraakbeenvissen, zoals haaien en roggen, hebben geen zwemblaas. Ook hun soortelijk gewicht is doorgaans groter dan van water. De lever

die tot een kwart van het lichaamsgewicht kan bijdragen, bevat grote hoeveelheden vetachtige stoffen met een dichtheid (soortelijk gewicht) van $870\text{--}880\text{ kg/m}^3$. Daarmee wordt een belangrijke bijdrage geleverd aan de opwaartse kracht nodig om op een bepaalde diepte te blijven. Om op verschillende diepten te kunnen opereren maakt de haai gebruik van zijn typische staartvin en zijn stijve, zijwaarts uitstekende borstvinen die bij het zwemmen een liftkracht opwekken. Dit mechanisme speelt vooral een rol bij snel zwemmende roofvissen onder de haaien.

Stroming en weerstand van water

De hydrodynamica speelt bij de bewegingen van vissen een grote rol, omdat de vis direct interacteert met het water. Vooral bij snelle voortbeweging worden hoge eisen gesteld aan de stroomlijn van de vis om de weerstand te reduceren.

Aangezien water vrijwel niet samendrukbaar is mag de dichtheid constant verondersteld worden. Hieruit kan de continuïteitsvoorwaarde afgeleid worden, die inhoudt dat een bepaald volume water steeds dezelfde massa bevat. Als er een bepaalde hoeveelheid water in zo'n volume binnenstroomt moet er evenveel uitstromen. Het debiet – dat is de hoeveelheid water per tijdseenheid – dat door een geheel gevulde buis of leiding stroomt is in elke doorsnede even groot op een bepaald moment. Uit deze continuïteitsvoorwaarde kan daarom de noodzakelijke samenhang van de stroomsnelheden in drie onderling loodrechte richtingen berekend worden. Dit is van belang, omdat kennis van de lokale snelheden nodig is voor het bepalen van de druk (kracht/eenheid van oppervlakte, N/m^2) die de vis op het water uitoefent.

De dichtheid van water kan bij gangbare temperaturen gesteld worden op 1000 kg/m^3 , die van gewoon zeewater op ongeveer 1030 kg/m^3 . De dichtheid is niet alleen min of meer constant, maar ligt bovendien in dezelfde orde van grootte als die van vissen en andere organismen in water. Deze organismen kunnen daardoor via geringe aanpassingen van hun dichtheid (zwemblaas) praktisch in water zweven.

Water kan in beweging (stroming) gebracht worden door krachten die erop worden uitgeoefend. De tweede wet van Newton ($F = m \cdot a$) is daar op van toepassing, maar deze toepassing is erg ingewikkeld.

Als zich onder invloed van bewegingen een ruimtelijk patroon van snelheden en versnellingen heeft ingesteld, kan dat beeld met stroomlijnen worden weergegeven. Een stroomlijn is een curve die op elk punt de richting aangeeft waarin de vloeistof zich verplaatst. Bij onveranderlijke stroomlijnen spreekt men van stationaire stroming. Als het stromingsbeeld voortdurend verandert, doordat er plaatselijk versnellingen en vertragingen optreden die variëren in de tijd, spreekt men van een instationaire stroming (Engels: 'unsteady flow').

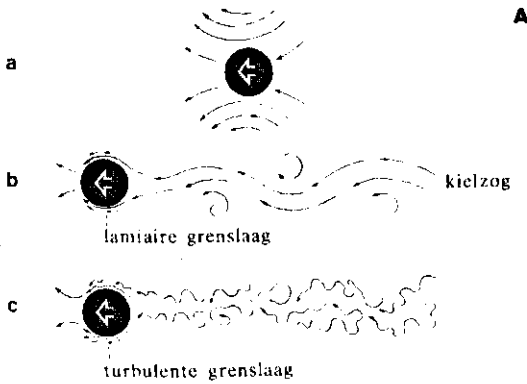
Deze begrippen kunnen met het onderstaande worden toegelicht. In een vernauwing

van de waterleiding versnelt het water. Aangezien die vernauwing op één plaats blijft is er toch een in de tijd onveranderlijk stromingspatroon: het is een stationaire stroom. Wordt echter het debiet (volume/tijd) veranderd door een kraan open en dicht te doen dan ontstaat een zich steeds wijzigend stromingspatroon: de stroming is instationair. De invloed van dit instationaire effect hangt af van *frequentieparameter* σ (sigma). σ is het produkt van radiale frequentie, karakteristieke lengte en de reciproke waarde van de karakteristieke snelheid. Als σ een waarde heeft van 1 is er al een substantieel instationair effect. Zijn er per seconde veel veranderingen in de stroming dan is de bijdrage van het instationaire deel van de stroming in het totaalbeeld groot. Bij zwemmende vissen bereikt σ een waarde van 8 of hoger, ook bij continu zwemmen. Dit betekent dat deze stroming een sterk instationair karakter heeft, waardoor drukken en snelheden niet meer gemakkelijk kunnen worden uitgerekend. Daardoor is ook de berekening van de door de vis aan het bewegende water toegevoerde energie lastig.

Bij stromend water hebben we te maken met traagheidskrachten en wrijvingskrachten. De verhouding hiertussen kan worden vastgesteld uit het getal van Reynolds (Re), een dimensieloze grootte:

$$Re = \frac{\rho u L}{\eta}$$

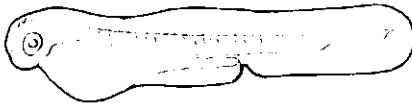
Hierin is ρ (rho) de dichtheid van het medium, u de (gemiddelde) snelheid, L een karakteristieke lengte van het bewegende voorwerp en η (eta) de viscositeit. In de teller staan de traagheids-, in de noemer de wrijvings(schuif)-krachten. Als Re heel klein is overheersen dus de wrijvingskrachten: vloeistoflagen met verschillende snelheid schuiven dan traag langs elkaar: de stroming is laminair (figuur 6A). Vanaf Re-waarden groter dan $10^2 - 10^3$ mag worden aangenomen dat de laminair stromende waterlaag rond een bewegend voorwerp geconcentreerd is in een dunne grenslaag tegen het lichaam aan. Hierin ontstaan dan over korte afstand grote snelheidsverschillen, want tegen de vis aan blijft het water op zijn plaats en buiten de grenslaag staat het water ook stil. Dit langs elkaar schuiven van de waterlagen kost veel energie en veroorzaakt een groot deel van de zwemweerstand. Het andere deel van de zwemweerstand wordt veroorzaakt door het naar voren en opzij versnellen van het water door met name de kop. Hierdoor ontstaat een gemiddeld hoge druk op de snuit van de vis. Wordt het Reynoldsgetal hoger dan $10^5 - 10^6$ dan wordt de grenslaag turbulent: er treden wervels in op en de stroming is niet meer laagsgewijs. Wanneer de viscositeitseffecten overheersen is stroomlijnvorm niet belangrijk en daarom gelden voor kleine, langzame dieren als pantoffeldiertjes geheel andere vormeisen dan voor grote snelle vissen. Ook vislarven ondervinden door hun geringe grootte een sterk wrijvingseffect (figuur 6B). Als zulke larven van 3 – 6 mm ophouden met het maken van zwembewegingen liggen ze vrijwel direct stil zonder door te glijden. Van de energie in de waterstroom die ze bij voedselop-



Figuur 6A. Schema van een bewegend lichaam in een vloeistof. De pijlen geven een beeld van de beweging van de vloeistof die het bewegende lichaam veroorzaakt; hun lengte geeft een indruk van de snelheden.

- a. $Re\text{-getal} < 1$,
- b. $Re\text{-getal}$ tussen 10^2 en 10^6 ,
- c. $Re\text{-getal} > 10^6$; bij deze hoge Re -waarden gaat de laminaire grenslaag over in een turbulente.

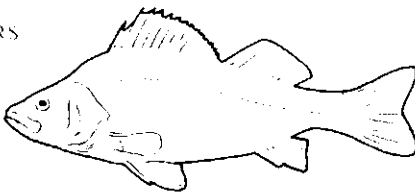
VISLARVE



lengte 5 mm, snelheid 50 mm/s

$$Re = 0,005 \times 0,05 \times 10^6 = 250$$

BAARS



lengte 20 cm snelheid 40 cm/s

$$Re = 0,2 \times 0,4 \times 10^6 = 8 \times 10^4$$

Figuur 6B. Vergelijking van de lichaamsbouw van de baars (*Perca fluviatilis*) in een larvaal en een volwassen stadium. De waarden voor het Reynoldsgetal moeten als een indicatie beschouwd worden. De larve heeft een relatief lang lichaam met een vinzoom en een opvallende dooierzak. Uit de vinzoom ontwikkelen zich de ongepaarde vinnen van het volwassen stadium. Een stroomlijnform zoals bij volwassen vissen speelt voor de larve een geringere rol door de grote invloed van de wrijving.

name opwekken, gaat 60% verloren aan wrijving (Drost, 1986). De grootte van het Re-getal is dus belangrijk bij het bepalen van het beeld van de stroming rond een in het water bewegend voorwerp. Het is echter strikt genomen alleen toepasbaar bij stationaire stroming, want uit de formule blijkt dat Re varieert als u verandert.

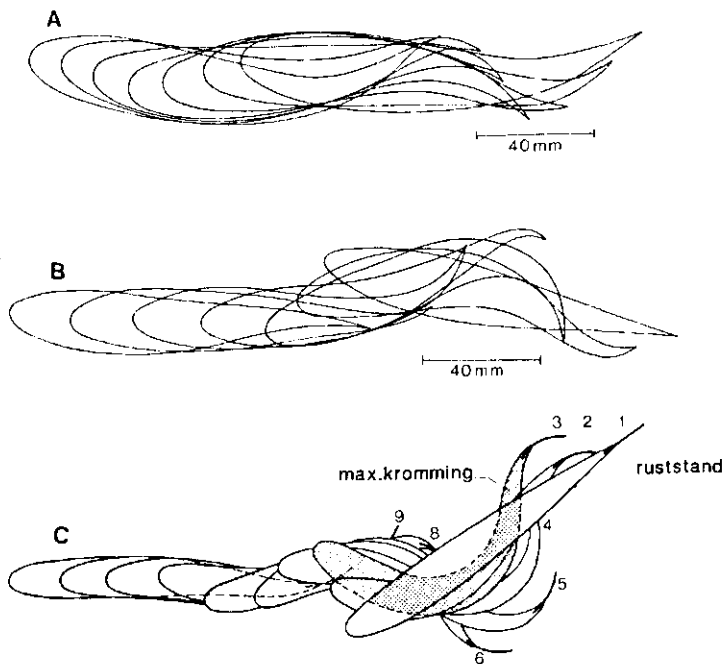
Een zwemmende vis produceert met zijn staart wervels in het water dat hij achter zich laat. Deze ontstaan door optredende wrijvings- en traagheidskrachten. Aangezien deze wervels van belang zijn voor de grootte van de voortstuwingskrachten is het belangrijk dat de energiekosten voor de productie van deze wervels zo laag mogelijk zijn. Deze kosten zijn evenredig aan de wervelsterkte in het kwadraat gedeeld door de wortel uit het werveloppervlak. Efficiënte productie van wervels kan dus geschieden door deze een zo groot mogelijk oppervlak te geven en dit kunnen snelzwemmende vissen doen door het bezit van een hoge smalle staart.

Voor zwemmende vissen plus het omringende water geldt de wet van behoud van impuls. Bij het zwemmen wordt een impuls aan het water afgestaan en deze is gelijk aan de som van de produkten van massa en snelheid van alle bewegende vloeistofdeeltjes. Aan de achterwaartse impuls gegeven aan het water ontleent de vis zijn voortstuwingsimpuls. Wil de vis versnellen bij het afzetten dan dient hij daartoe een grote impuls naar achteren te geven aan het water. Hij kan dit het beste doen door veel water (een grote massa m) een kleine snelheid (v) te geven; de impuls ($m \cdot v$) kan dan groot zijn en door de lage v is de energiebesteding van de vis ($\frac{1}{2}mv^2$) gunstig, immers in de laatste formule staat de snelheid in het kwadraat. Voor het bereiken van een efficiënte voortstuwingsimpuls is dit principe van cruciaal belang en het wordt bereikt door het produceren van grote wervels achter de vis.

Zwembewegingen

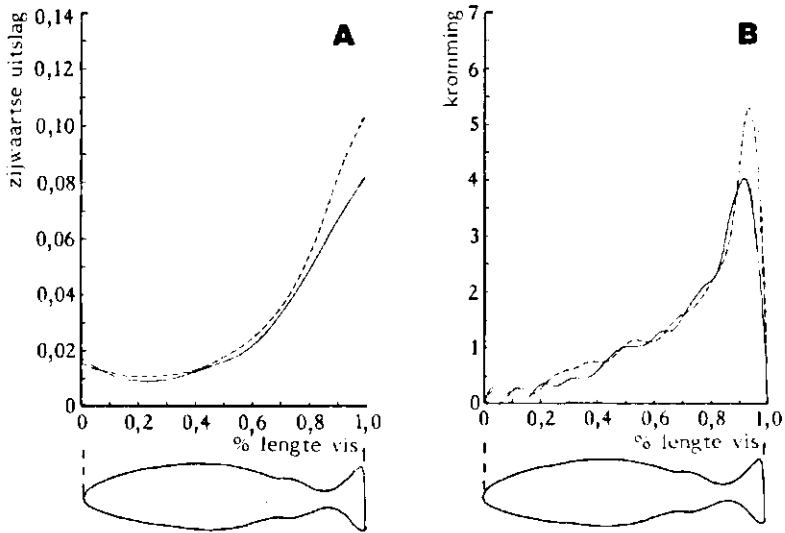
De bewegingen van zwemmende vissen zijn door tal van onderzoekers bestudeerd (o.a. Gray, 1933; Bainbridge, 1958; Blight, 1977; Videler & Hess, 1984). Onderscheiden worden: met constante snelheid rechtuit zwemmen (continu zwemmen), onderbroken ('intermitterend') zwemmen, het zwemmen langs een kromme baan (wenden) en het in min of meer voorwaartse richting versnellen. Voorbeelden van bewegingen die daarbij optreden worden getoond in figuur 7.

Zuiver continu zwemmen komt in feite weinig voor, maar is wel het meest geschikt voor een eerste analyse van het zwemmen. Bij dit type treden er zijdelings krommingsgolven op van de lichaamsas die in de richting van de staart verlopen. De uitslag (*amplitude*) van de zijwaartse beweging neemt af vanaf de snuitpunt tot ongeveer het zwaartepunt van de vis, om dan naar de staart sterk toe te nemen (figuur 8). De gemiddelde zijwaartse snelheid is daarom het hoogst bij de staartvin. Hierdoor kan water langs het hele lichaam worden versneld. Door de stijfheid van de kop treedt hier geen krom-

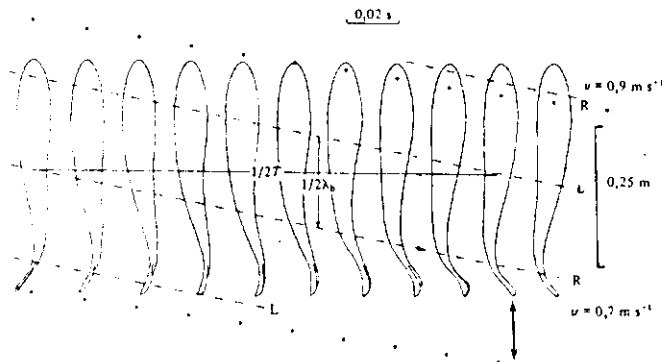


Figuur 7. Zwemtypen van boven gezien (tekeningen afgeleid van een snelle film).
 A. Continu zwemmen door de karper: de snuitpunt maakt geringe zijwaartse bewegingen; bij het zwaartepunt van de vis is de zijwaartse uitslag minimaal, bij de staartpunt maximaal. Bron: Van Leeuwen, Lankheet en Osse.
 B. Onderbroken zwemmen door de karper: na uitglijden in gestrekte toestand wordt weer versneld door enkele lichaamsgolven; tevens treedt er een lichte richtingsverandering op; de uitslagen van het lichaam zijn vooral initieel groter dan bij continu zwemmen; onderbroken zwemmen wordt door de karper veel meer gebruikt dan continu zwemmen. Bron: naar Van Leeuwen, Lankheet en Osse.
 C. Start van een forel: tijdens de start treden extreme krommingen op van het lichaam; na enkele staartslagen wordt een toestand bereikt die veel lijkt op continu zwemmen. Bron: Hertel (1963).

ming op. Figuur 9 laat tekeningen zien van de omtrek van een 0,42 m lange kabeljauw die continu recht vooruit zwemt. De tekeningen zijn gemaakt van filmbeelden die recht van boven werden opgenomen met 200 beelden per seconde. Elk vierde beeld van een staartslag van links naar rechts is getekend. Links het eerste beeld en rechts het laatste. De tijdsafstand tussen de beelden is 0,02 s (de horizontale as in de tekening is een tijdsas). Bij elk beeld horen twee punten achter elkaar in de zwemrichting. Het zijn vaste



Figuur 8. Uitslag (amplitude) van de zijwaartse beweging (A) en maximale kromming (B) van de lichaamsas bij continu zwemmen van de koolvis (doorgetrokken curves) en de makreel (onderbroken curves). De zijwaartse uitslag is gegeven als fractie van de lichaamslengte. Ook de kromming is dimensieloos gemaakt door deze met de lichaamslengte te vermenigvuldigen. De bewegingen van koolvis en makreel verschillen weinig, behalve in het staartgebied waar de makreel de grootste waarden van uitslag en kromming bereikt. Bron: Videler & Hess (1984).



Figuur 9. Tekeningen naar filmbeldden van een continu recht vooruit zwemmende kabeljauw van 42 cm lengte, waarin de staartslag van links naar rechts is weergegeven. De stippen zijn vaste punten op de achtergrond. De kop beweegt vrijwel in een rechte baan.

u = zwemsnelheid in m/s;
 v = snelheid van de krommingsgolven.
 Bron: Wardle & Videler (1980).

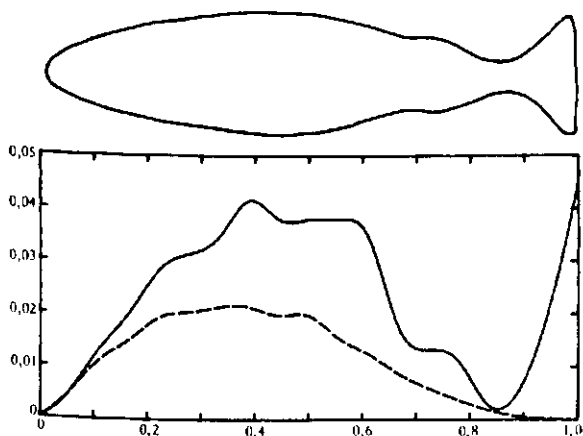
punten op de achtergrond. De vis zwemt ten op zichte van deze punten vooruit met een snelheid (u) van 0,7 m/s. De krommingsgolven lopen in tegengestelde richting met een snelheid (v) van 0,9 m/s.

De krommingsmaxima aan de linker- (L) en rechterzijde (R) van de vis zijn door onderbroken lijnen met elkaar verbonden.

In de tekening is de horizontale afstand tussen twee opeenvolgende onderbroken lijnen gelijk aan de halve periode van de lichaamsoscillatie ($\frac{1}{2}T$). De verticale afstand toont de halve golflengte van de lichaamsgolf ($\frac{1}{2}\lambda b$).

De hoeveelheid versnelde vloeistof (toegevoegde massa) per eenheid van lichaamslengte hangt af van de hoogte en de dikte van het visselichaam. Een voorbeeld van de toegevoegde massa voor een koolvis is gegeven in figuur 10.

De voorwaartse snelheid (u) van de vis wordt uitgedrukt in m/s. Bij vergelijking van vissen van verschillende grootte kan veelal beter de snelheid (U) uitgedrukt worden in lichaamslengten per seconde (L/s). Wanneer men wil nagaan of het type beweging verandert als een vis sneller gaat zwemmen wordt de *specifieke zwemsnelheid* (U^*) gebruikt: $U^* = L/T$, waarin T de periodeduur is van een volledige lichaamsoscillatie ($1/T$



Figuur 10. Verdeling van de massa over de lengte van een koolvis. Op de X-as zijn fracties van de lichaamslengte (L) weergegeven en op de Y-as de massa per eenheid van lichaamslengte (L). De massa van de vis zelf is weergegeven met een onderbroken curve en de toegevoegde massa met een doorgetrokken curve. In het staartdeel, waar de eigen massa juist klein is, neemt de toegevoegde massa sterk toe. Hierdoor zijn fluctuaties in de kinetische energie van het lichaam gering, maar wordt vermogen zeer efficiënt overgedragen aan het water. Bron: Hess & Videler (1984).

is de staartslagfrequentie). Voor vissen met een verschillende bouw vinden we verschillende U^* 's. Bij voorbeeld voor de makreel (*Scomber scombrus*) $U^* = 0,83$ L/T, voor de koolvis (*Pollachius virens*) 0,80 L/T, voor de kabeljauw (*Gadus morhua*) 0,62, terwijl voor de paling (*Anguilla anguilla*) slechts 0,55 L/T werd gevonden (vergelijk mens met zwemvliezen 0,5 L/T, zie Videler, 1985). Voor makreel, kabeljauw, koolvis, forel, serpeling en goudvis bleek U^* zeer weinig te variëren voor een grote range absolute zwemsnelheden (Bainbridge, 1958 en Videler & Hess, 1984). Dit wil zeggen dat de absolute zwemsnelheid evenredig varieert met de staartfrequentie. Populair gezegd: de vis verandert de techniek van de zwemslag nauwelijks bij het groter worden van de absolute zwemsnelheid. Tabel 2 geeft een beeld van de zwemsnelheden van verschillende vissoorten.

Bij onderbroken (Engels: burst and coast) zwemmen (figuur 7B) worden lichaamsoscillaties (waarbij versneld wordt) afgewisseld met uitglijden, waarbij het lichaam recht gehouden wordt en de vinnen worden samengevouwen ter minimalisering van de weerstand (Videler & Weihs, 1982).

Bij het wenden van de vis worden soms extreme krommingen bereikt. Een visselichaam moet dus aan vele, niet samenvallende eisen voldoen: stijf bij het uitglijden, flexibel en krachtleverend bij het versnellen en soepel om met sterke lichaamskrommingen bliksemsnel te kunnen wenden. Onderzoek aan het wenden is nog zeer beperkt (maar zie Weihs, 1972). Bewegingen van borst- en buikvinnen spelen een belangrijke rol.

Tabel 2. Sprintsnelheden en kruissnelheden bij vissen (ontleend aan Webb (1984) en andere bronnen).

Vissoort	Lengte L (in cm)	Sprintsnelheid (in L/s)	Kruissnelheid (in L/s)
tonijn	76	20	2,5-12
makreel	30	13	6
kabeljauw	40	8	3
koolvis	20	10	4
zalm	50	8	2-3
baars	11,5	12,6 (1 s)	-
snoekbaars	43	4,2	-
karper	35	8,2	-
snoek	30	7 (of hoger)	1,5-4
brandinghaars	15	3-8,5 (staart)	0-2,5 (borstvinnen)
mes-aal	15	-	0-2,5 (continue buikvin)
blankvoorn	22	5	-
pos	10,5	12,7 (1 s)	-

Het snel starten van vissen (bij voorbeeld tijdens toeschieten op een prooi of vluchten, zie figuur 7C) heeft meer aandacht van onderzoekers gehad (o.a. Weihs, 1973; Webb, 1976). Afhankelijk van de bouw wordt het lichaam eerst in een C- of S-vorm gelegd. Relatief lange vissen als de snoek lijken vooral de S-vorm te gebruiken. Waarschijnlijk reduceert dit de zijdelingse kopbewegingen (van belang bij het richten tijdens prooivangst).

Bij subtiel manoevreren spelen met name borst-, buik en mediane vinnen een belangrijke rol.

Voortstuwing

Directe afzetting van het lichaam van de vis tegen het water leidt tot voortstuwing. Dit speelt een rol bij lange cilindrische vissen met een continue rug- en buikvin waarbij een duidelijke staartvin ontbreekt, zoals bij de aal. Over het lichaam lopen contractiegolven naar achter met een grote amplitude.

Bij vissen als kabeljauw, zalm en makreel treedt een lichaamskromming (figuur 9) op met een veel kleinere amplitude, de staartvin maakt de grootste uitslag. Het is de vraag hoe de kromming van het lichaam bijdraagt tot de achterwaartse impuls aan het water. Er zijn twee mogelijke mechanismen voor deze krachtoverdracht. Bij het zwemmen glijdt de vis (met zijn wrijvingsgrenslaag) door een tunnel gemaakt door de kop. Daarbuiten staat het water stil. Doordat de lopende golven van het visselichaam een grotere snelheid hebben dan de voorwaartse snelheid van de vis wordt door deze golven aan de zijkant van het lichaam een massa water naar achteren versneld. Deze is 'gelegen' tussen de vis en het omringende stilstaande water. Naar achter toe wordt de snelheid en massa van dit bewegende water groter en de meeste energie wordt aan het water afgestaan door de achterrand van de staart. Op deze wijze dragen de golfbewegingen van het lichaam, even afgezien van de staart, bij aan de voortstuwingskracht. Een tweede mogelijk mechanisme van overbrenging van de contractiekracht van de voorste myotomen naar de staart is via de huid.

Het vermogen (arbeid/tijd, Eng.: power P) dat door de vis aan het water wordt afgestaan, kan benaderd worden door toepassing van de 'slender body' theorie opgesteld door Lighthill (1971). Dit vermogen wordt gebruikt om de weerstand van het water te overwinnen (P_w), om de vis een voorwaartse versnelling (Eng.: acceleration) te geven (P_a) en om impuls aan de omringende vloeistof te geven (P_v). De som is het totale bestede vermogen (P_{tot}). Van een efficiënte besteding van dit vermogen kan worden gesproken als het nuttig deel ($P_w + P_a$) groot is ten opzichte van het totale vermogen (P_{tot}). Deze hydrodynamische efficiëntie (Froude efficiëntie) van de meeste vissen is hoog en ligt tussen de 0,7 en 0,95. Een zwemmende mens haalt een waarde van 0,3 tot 0,4. Dit economische gebruik van het bestede vermogen illustreert nog eens duidelijke

lijk hoezeer de vis aan het water is aangepast.

De weerstand (een kracht) (Engels: drag) die een vis in het water ondervindt is binnen bepaalde grenzen van het Re-getal gelijk aan:

$$D = \frac{1}{2} \rho u^2 A C_D$$

A = het oppervlak van de effectieve dwarsdoorsnede in de voortbewegingsrichting;

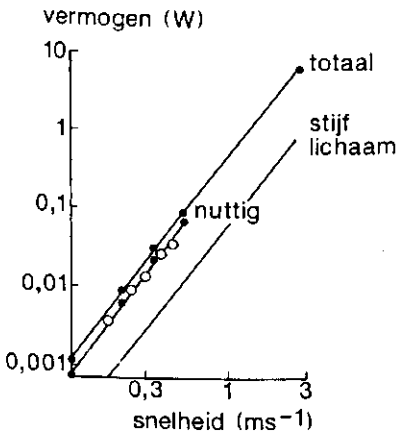
C_D = weerstandscoefficiënt afhankelijk van de vorm.

Uit deze formule is direct te zien dat het vermogen nodig om de waterweerstand te overwinnen bij het zwemmen met een constante snelheid evenredig is met de snelheid tot de derde macht. Immers het vermogen is het produkt van kracht en weg per tijd. De weerstandskracht is evenredig met u^2 en de weg per tijd is de snelheid (u). Een verdubbeling van de zwemsnelheid vereist dus een verachtvoudiging van het vermogen. De maximum snelheid kan alleen worden bereikt als de witte spieren hun maximale vermogen leveren. Deze zijn echter spoedig uitgeput. Aangetoond is dat een forel in twee minuten 50% van zijn opgeslagen glycogeen-voorraad uit de witte spieren verbruikt. Bij een schol duurde het acht uur voordat het glycogeen-niveau in de witte spieren op 70% van de oorspronkelijke waarde was (Wardle, 1978).

Een vis gebruikt dit totale te leveren vermogen in het algemeen slechts voor zeer korte, bliksemsnelle toeschiet- of ontsnapbewegingen. Deze zijn dan van direct levensbelang voor rovers en prooien. Toch rijst de vraag hoe een vis het zich kan veroorloven zijn hele leven 90% of meer van zijn spiermassa op te bouwen, te onderhouden en met zich mee te dragen om deze slechts af en toe enkele seconden te gebruiken. Waarschijnlijk geldt ook hier dat het leven in het water, de bijna gewichtsloosheid die hiervan het gevolg is en de noodzaak tot het bezit van een gestroomlijnde vorm, waarbinnen de ruimte zo efficiënt mogelijk dient gevuld te worden, hierop het antwoord is.

Figuur 11 geeft het verband tussen de zwemsnelheid en het gebruikte vermogen voor een regenboogforel. De weerstand die een oscillerend, gestroomlijnd lichaam ondervindt kan (hoeft niet) wel $3 \times$ tot $5 \times$ hoger zijn dan een overeenkomstig stijf lichaam. Door dit weerstandsverhogend effect is het voor veel vissen voordeliger om alternerend te versnellen door enkele lichaamsoscillaties en uit te glijden met een recht lichaam (onderbroken zwemmen) dan om continu te zwemmen. Dit onderbroken zwemmen kan iedereen bij aquariumvissen goed waarnemen. Het is een energiebesparende voortbewegingsstrategie.

Bovenvermelde visies op het zwemmechanisme van vissen zijn nog zeer onvolledig. Het gaat om gedetailleerde kennis van de stroming rond de vis. Bekend is dat zwemmende vissen een zogenaamde wervelstraat achter zich laten (figuur 6). Als de vis met continue snelheid zwemt moet, volgens de wet van behoud van impuls, de som van de snelheden van de wervels als geheel gelijk zijn aan nul. Immers de impuls die



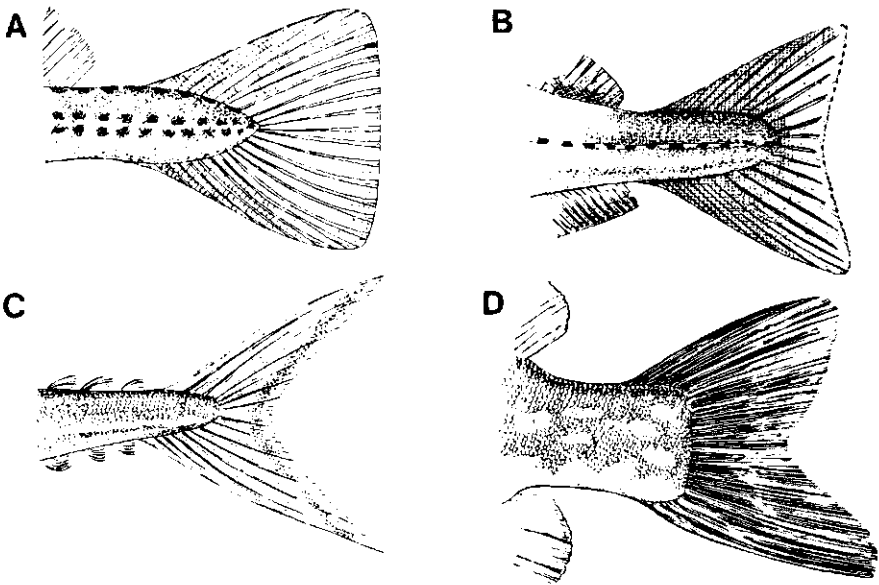
Figuur 11. Relatie tussen het vermogen (totaal geleverde vermogen, nuttig vermogen) en de zwemsnelheid van een 28 cm lange forel die 220 gram weegt. Ook is het vermogen berekend voor het overwinnen van de weerstand van een overeenkomstig stijf lichaam. De relatie is weergegeven in een grafiek met een dubbel-logaritmische schaal, waaruit blijkt dat het vermogen toeneemt met $(\text{snelheid})^{2,67}$, wat in de buurt ligt van de verwachte derde-machtsfunctie. De afwijking kan worden verklaard door het toenemende Reynoldsgetal. Een overeenkomstig stijf lichaam heeft veel minder weerstand en gebruikt daarom bij overeenkomstige snelheden veel minder vermogen. Bij het 'uitglijden' tijdens onderbroken zwemmen kan een vis als een stijf lichaam worden opgevat. Bron: Alexander (1978).

de vis naar voren toe heeft neemt niet toe, zodat ook de naar achter gerichte impuls van de vloeistof niet vergroot wordt (deze is bij zwemmen met eenparige snelheid zelfs nul). In zijwaartse richting wordt alternerend een impuls naar recht en links afgegeven. Ook de impuls van het oscillerende visselichaam varieert in deze richting, maar is gemiddeld nul.

Het kwantificeren van de relatie tussen visvorm en -beweging en de daarmee samenhangende impuls en energie van de afgegeven wervels zou een belangrijke toekomstige stap kunnen zijn in het zwemonderzoek.

Vorm van de staart

Bij vissen die zeer grote versnellingen kunnen leveren verwachten we intuïtief een relatief groot oppervlak van de staartvin om de massa van het versnelde water groot te maken. Dit kan bij een snoek worden waargenomen. Zo'n groot oppervlak is echter niet vereist voor het bereiken van een hoge continue snelheid, integendeel. Hier is het



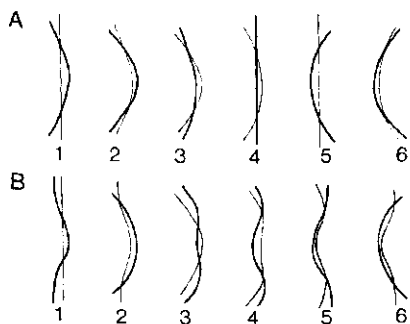
Figuur 12. Aspect ratio van een aantal staartvinnen: A = kabeljauw, B = koolvis, C = makreel, D = snoek. De aspect ratio is niet constant door de variabele vinvorm. De snoek heeft de rug- en anaalvin ver naar achteren geplaatst waardoor effectief een groot staartoppervlak ontstaat.

juist van belang de wrijvingsweerstand te minimaliseren door het lichaams- en staartoppervlak relatief klein te maken. Goede continue zwemmers hebben een staartvin met een grote 'aspect ratio'. Deze ratio geeft de verhouding aan tussen de hoogte van de vin in het kwadraat en het vinoppervlak. Voor de reeks kabeljauw, koolvis en makreel is continu zwemmen in toenemende mate van belang. De respectievelijke aspect ratio's zijn 1,8, 3,2 en 3,8 (figuur 12). De staartvin van bij voorbeeld een makreel of een tonijn produceert zeer efficiënte ring-wervels in het water met een groot oppervlak van de ring en een geringe wervelsterkte waardoor de watersnelheid binnen de wervel laag is (o.a. Rayner, 1985). Zo wordt de energie nodig voor de generatie van die wervels klein gehouden. Een bespreking van de grote variatie in staartvorm valt buiten het bestek van deze bespreking. De typische asymmetrische (heterocercale) staartvin van haaien is al eerder genoemd.

Verband tussen lichaamsgolven, spiercontracties en voortstuwing

Een continu zwemmende vis heeft constant een voortstuwende kracht nodig. Het dier is daarom continu in een overgangsstadium tussen buigingen van lichaam en staart naar de ene en de andere zijde (figuur 9). Dit betekent niet noodzakelijk dat de voortstuwing constant is over een hele cyclus, maar dat het dier één of ander niveau van voortstuwing kan handhaven gedurende zo'n cyclus.

Hoe ontstaat nu die golfvorm van het visselichaam? Is het noodzakelijk, dat bij voorbeeld vooraan de spieren aan de linkerzijde en even naar achteren de spieren aan de rechterzijde contraheren op een bepaald moment om die golfvorm te verklaren? Om dat te bestuderen beschouwen we een gladde homogene staaf, relatief lang en dun met een zekere stijfheid, als een model van een visselichaam. In rust is de staaf recht. Zou er een buigend moment op werken doordat de spieren aan de hele linkerzijde samentrekken dan zal de staaf als een C vervormen totdat de stijfheid (weerstand tegen buiging) een even grote passieve spanning in het materiaal heeft ontwikkeld als de actieve spanning van de spieren (figuur 13A). Contraheren nu de spieren aan de andere zijde dan zal de C-vorm naar links via de oorspronkelijke rechte vorm overgaan in een C-vorm naar rechts. In zo'n door stijfheid gedomineerd model met afwisselend éénzijdige contractie van de spieren treedt dus steeds een rechte middenpositie op. Deze treffen



Figuur 13. Bewegingen van een vis die wordt voorgesteld als een staaf die afwisselend naar rechts en naar links buigt. Steeds is de voorafgaande positie met een dunne lijn door de volgende heen getekend:

A. Stijfheid van de staaf domineert de bewegingen; in iedere cyclus komt tweemaal een rechte positie voor.

B. Weerstandskrachten domineren de bewegingen, begonnen vanuit een rechte positie; er treedt daarna geen rechte positie meer op, maar er ontstaat een golfbeweging, die afhankelijk is van de structuur en de bewegingen van het model.

Bron: Blight (1977).

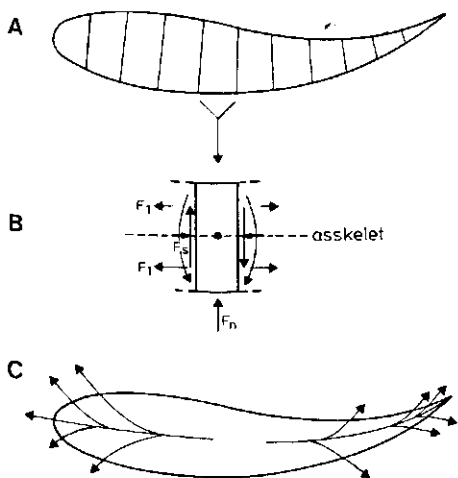
we bij een zwemmende vis niet aan. Als zo'n model in water beweegt, speelt echter ook de weerstand van het water een rol. Hierdoor zal het midden van de staaf een kleinere zijwaartse uitslag maken bij kromming en ook de uiteinden zullen de beweging slechts aarzelend volgen. Ze blijven achter. Het resultaat is dat bij de volgende contractie aan de andere zijde van de staaf deze niet via een rechte positie overgaat naar een volgende stand, maar een golfvorm vertoont, het centrum gaat al naar de andere zijde terwijl de uiteinden achterblijven (figuur 13B). De precieze vorm van de lengtegolven die zo over de lengte van de staaf ontstaan zal afhangen van structureigenschappen van de staaf en aard en frequentie van de spiercontracties. Dit is een door weerstand gedomineerd model (Blight, 1977). Het interessante resultaat van deze modelbeschouwing is dat de golfvorm van het lichaam van een vis blijkbaar ook door afwisselende linksrechts spiercontracties kan worden verkregen.

Blight kwam tot dit idee door op te merken dat een vis die door een hengelaar aan een lijn boven het water wordt gehaald nooit een golfvorm vertoont, maar C-vormig naar links en naar rechts buigt. In dat geval is de waterweerstand afwezig en hebben we een door stijfheid gedomineerd bewegingspatroon (figuur 13A). Is zo'n model ook te toetsen? Hoe wordt het vermogen, geleverd door de contractie van die rompspieren, getransporteerd naar de staart? Het is immers vastgesteld dat een onevenredig groot deel van het vermogen door de staartvin aan het water wordt afgestaan terwijl het centrum van de spiermassa ligt tussen kop en staartwortel. Dit energietransport is kort geleden bestudeerd door Hess & Videler (1984) en enige hoofdpunten zullen hieronder worden vermeld. We komen dan vanzelf tot een visie over de plaats en de synchroniciteit (gelijktijdigheid) van de spiercontracties.

Bij die analyse van krachtsleverantie en vermogenstransport wordt de vis benaderd door hem op te splitsen in een serie plakjes (figuur 14) van kop tot staart. Elk plakje wordt als een afzonderlijk lichaam opgevat en de som van de op dit plakje werkende krachten en momenten (moment van een kracht is de werkingsarm maal kracht) wordt bepaald. Het vermogen dat een plakje kan leveren kan leiden tot:

- a. een vergroting van de eigen kinetische energie;
- b. een vergroting van de aan het aangrenzende water afgestane kinetische energie; en/of
- c. tot een transport van het vermogen door aangrenzende plakjes naar voren of naar achteren.

Nu is het interessant om na te gaan wat er in de verschillende delen van het visseli-chaam gebeurt. De kop zelf levert geen arbeid, omdat deze niet kromt. De kop als geheel maakt echter wel (geringe) zijwaartse bewegingen. De kinetische energie van de kop fluctueert dus. Tevens wordt er door de kop energie overgedragen aan het water door voorwaartse en zijwaartse stuwung. Deze energie wordt geleverd door achter de kop gelegen rompspieren (figuur 14C).



Figuur 14. Analyse van buigende momenten en vermogenstransport binnen de vis.

A. Opdeling van visselichaam in een reeks elementen (voor berekeningen worden veel meer en kleinere elementen gekozen).

B. Diagram van een element, dat vrijliggend is weergegeven met de erop inwerkende krachten (Eng.: free body diagram); voor en achter gelegen elementen oefenen in de dwarsrichting schuifkrachten (F_1) uit. Deze leveren een moment ten opzichte van het centrum van het element. Doordat de krachten in de lengterichting (F_1) op het plakje links en rechts van het mediale vlak verschillen, oefenen deze krachten ook een moment uit, dat weergegeven is met de kromme pijlen. De wervelkolom wordt op druk belast (pijlen langs asskelet) en verder werkt er nog een hydrodynamische kracht (F_N) in op het plakje. Het buigend moment dat door het plakje geleverd wordt volgt uit de optelsom van de genoemde effecten.

C. Schematische weergave van de richting van het vermogenstransport.

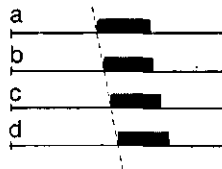
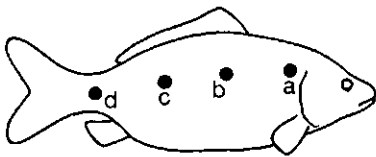
In het rompgedeelte van kop tot even caudaal van de anus wordt in hoofdzaak positieve arbeid, geleverd: de spieren verkorten terwijl ze kracht leveren. Buigend moment en kromming zijn er vrijwel in fase. In de staartwortel die in beweging achterblijft (figuur 9), verandert dit beeld: kromming en buigend moment zijn uit fase. Hier wordt *negatieve* arbeid geleverd, omdat de spieren en ligamenten kracht leveren terwijl ze worden uitgerekt. Deze structuren absorberen dus energie. In de ligamenten wordt deze als elastische (potentiële) energie opgeslagen en komt daaruit weer vrij bij de terugslag. De staartvin heeft een groot oppervlak, waardoor deze een relatief grote weerstand heeft bij zijwaarts bewegen. Daardoor blijft de staart achter als het voorste deel van het lichaam zich kromt naar links of naar rechts. De golfvorm die het lichaam toont als men van boven kijkt naar zwemmende vissen (figuur 7) kan bij eenzijdige spiercon-

tractie het gevolg zijn van de interactie tussen vis en water. Bovengenoemde suggestie van Blight (1977), werd bevestigd door berekeningen van Hess & Videler (1984). Een dergelijke beweging treedt op bij de koolvis. Bij de paling treedt er wel een vertraging op tussen vóór en achter in de produktie van de buigkracht. De golven die bij het zwemmen over het visselichaam ontstaan zijn het gevolg van de krachtsproduktie door de rompsspieren, elastische eigenschappen van de romp, traagheidskrachten t.g.v. de eigen massa van de romp en hydrodynamische krachten.

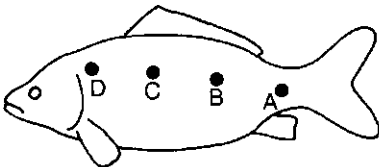
Deze gedeeltelijk synchrone, gedeeltelijk met een geringe tijdsvertraging optredende spieractiviteit bij het zwemmen is gemeten in vrijzwemmende vissen. Hierin werden op 8 plaatsen met 50 μm dikke koperdraadjes spieractiepotentialen afgeleid. Figuur 15 laat zien dat er, bij het starten, inderdaad sprake is van een totale contractie van de linker spiermassa op één tijdstip. Naast berekeningen ondersteunen dus ook experimenten de theorie. Het verrassende is dat de golfvormige zwembewegingen niet, zoals vroeger algemeen werd aangenomen, het directe gevolg behoeven te zijn van een contractie van een deel van de spieren links, een meer naar achter gelegen deel rechts etc. Spieractiviteit die alternerend aan één zijde van het lichaam optreedt kan, in interactie tussen vis en water, de vorm van de optredende beweging grotendeels verklaren.

Er is een belangrijk verschil in spierwerking tussen landdieren en vissen. Spieren in ledematen van landdieren verkorten zich bij contractie en bedienen daardoor hefboomen. Het dikker worden van de spieren van de ledematen bij landdieren leidt tot opbol-

elektrodenplaatsen rechts



elektrodenplaatsen links



Figuur 15. Tijdstip van spieractiviteit op 8 plaatsen gemeten in de karpers bij de start van een periode van zwemmen. Bij de start treedt synchrone activiteit over de hele lengte van het lichaam op. Bron: Van Leeuwen, Lankheet & Osse.

ling van de huid. Ook bij kromming van het visselichaam leidt spiercontractie tot lokale verdikking waarbij in dwarse richting een kracht de huid wordt uitgeoefend. In de huid liggen de kruiselings verlopende collagene vezels (figuur 3B). Ook de myosepten zijn, bij voorbeeld bij de kabeljauw, direct bevestigd aan de middelste strook van de huid aan de flanken van het lichaam. Diverse auteurs (Videler, 1975; Wainwright et al., 1976) menen dat de systemen van collagene vezels in de huid door deze dwarskrachten aangespannen worden, waardoor krachten kunnen worden overgebracht naar de staart. Welke bijdrage dit mechanisme levert aan de krachtsoverdracht is niet bekend, evenmin staat vast hoe het precies werkt. Kromming van het visselichaam kan dus zowel bereikt worden door verkorting, dus direct, als door het lokaal dikker worden van spieren. Het is bij voorbeeld niet bekend of de trekvastheid van de huid toeneemt in de richting van de staartvin. Dit zou een structurele oplossing zijn die men bij vermenstransport zou verwachten.

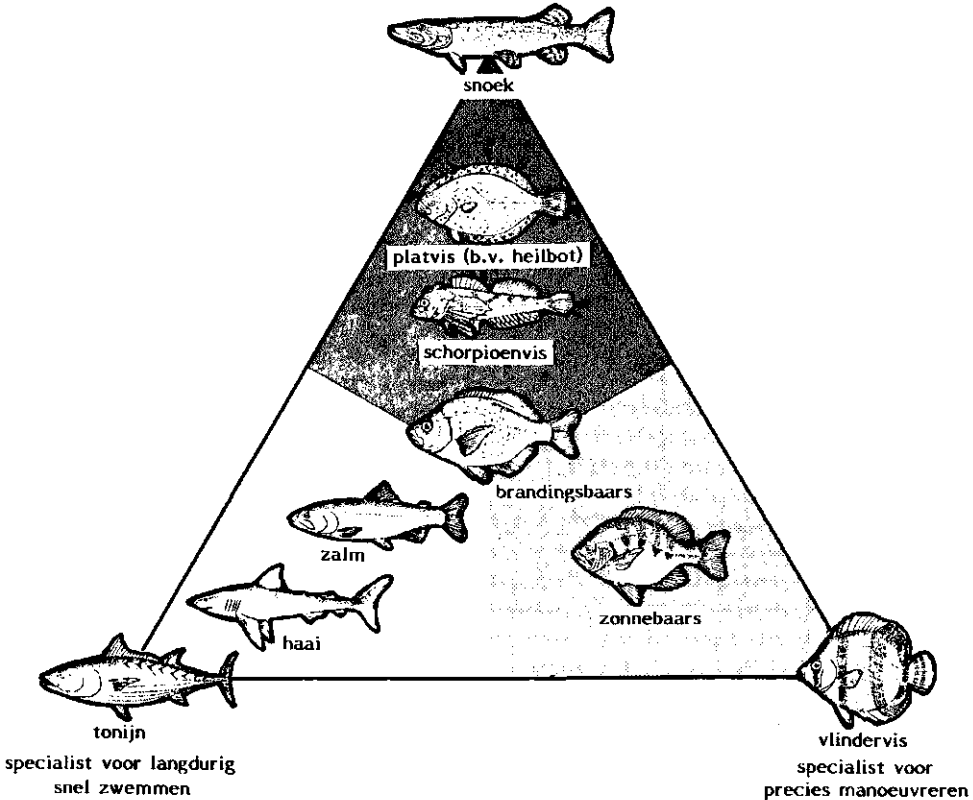
Zwemmen bij verschillende vissoorten

Volgens Webb (1984) kunnen vissen naar hun lichaamsvorm, vinbouw en zwembewegingen ingedeeld worden in drie specialistische en talloze intermediaire typen. Worden de specialisten op de drie hoeken van een driehoek (figuur 16) geplaatst dan kan aan andere soorten een plaats binnen die driehoek worden toegekend. Verreweg de meeste vissoorten zijn geen specialist voor een bepaald zwemtype, maar verenigen kenmerken van diverse typen. Onderscheiden worden: het extreem gestroomlijnde tonijn-type (*Thunnus*), het extreem versnellende snoek-type (*Esox*) en het korte afgeplatte manoeuvreer-type van de borsteltandige vliedervissen (*Chaetodon*).

Tonijnen hebben een perfecte stroomlijn, het breedste deel van het lichaam ligt op $\frac{1}{3}$ tot $\frac{1}{4}$ van de lengte, de staartbasis is extreem smal, de staartvin hoog en smal (hoge aspect ratio). Bij het voortdurende snelle zwemmen liggen de gepaarde vinnen en de rugvinnen aangesloten in verdiepte delen van de lichaamswand, het lichaam is vrijwel stijf, alleen de staart maakt grote uitslagen. Door de smalle staartwortel zijn in dit gebied van het lichaam de zijwaartse componenten van de reactiekracht van het water sterk gereduceerd waardoor het zijwaarts uitwijken van de vis uit de bewegingsrichting beperkt wordt. De spoelvorm heeft een optimaal lage C_D . Doordat de grootste massa van het lichaam geconcentreerd is achter de kop worden de slingerbewegingen van het lichaam extra gereduceerd. Zoals boven opgemerkt reduceert het geringe oppervlak van de staartvin de wrijvingskrachten, de grote hoogte leidt tot efficiënte voortstuwing. De sterke specialisatie voor snelheid heeft een nadelig effect op de wendbaarheid: slechts 10 – 15% van de beoogde prooivissen wordt succesvol opgenomen (Webb, 1984).

Snoeken, maar ook schorpioenvissen en zeedonderpadden zijn gespecialiseerde ver-

Specialist voor hoge versnellingen (kort)



Figuur 16. Rangschikking van de zwemtypen in een driehoek met op de hoekpunten de specialisten en naar het centrum toe meer generalisten onder de vissen. Extreme specialisaties voor alle drie verschillende zwemtypen kunnen niet in één visselichaam verenigd worden. De sterk gestroomlijnde tonijn (links onder) is een snelle continue zwemmer, de snoek (top) een zeer snel toeschietende rover en de vlindervis (rechts onder) een precies manoevrerende koraalvis. Voorts zijn linksonder goede zwemmers met een laterale golfbeweging weergegeven, rechtsonder de zonnebaars die naast de vinnen ook de staart gebruikt, en van de top naar het centrum soorten die steeds minder op toeschieten zijn gespecialiseerd. De brandingsbaars (fam. Embiotocidae, Periformes) die van alle markten thuis is, staat afgebeeld in het centrum. From: P. Webb, 1984. Form and function in fish swimming. Copyright by Scientific American Inc. All rights reserved.

snellers. Ze zwemmen weinig, kiezen een hinderlaag en stoten vandaar uit op hun prooi toe. Zoals uit het bovenstaande blijkt kunnen ze een zeer grote versnelling ontlenen door met een grote staartvin met bijbehorende rug- en anale vin een grote massa water achterwaarts te versnellen. Ze doen dit ook met een grote snelheid en kracht door alle, voornamelijk witte, spieren in te zetten. Het is daarom voor dit type van groot voordeel een grote spiermassa te hebben ten opzichte van de ingewanden en de kop. Dat blijkt wel te gelden voor het snoek-, maar minder voor het zeedonderpad-type. Dat is ook de reden waarom de snoek op de top van de driehoek staat. Het grote oppervlak van staart en staartvin lijdt tot een enorme wrijving bij het continue zwemmen. Gedurende de korte periode van versnelling is deze aanvankelijk nog laag, omdat het enige tijd duurt voordat de wrijvingsgrenslaag zich heeft gevormd. Om die grote snelle slagen te kunnen maken is een lang buigzaam lichaam nodig en dat is weer een nadeel voor het snelle wenden en subtiel manoevreren.

Het derde specialistische type wordt veel aangetroffen bij vissen die zeegrasvelden en koralen bewonen. Voor het zich richten op het voedsel, bij voorbeeld een borstelworm tussen koraaltakken, is nauwkeurig manoevreren nodig. Een grote snelheid kan niet bereikt worden en dit is ook niet nodig aangezien het milieu veel schuilplaatsen biedt om aan een predator te ontkomen. Deze manoevreerders hebben een kort en dus sterk wendbaar lichaam, de oscillerende vinnen leveren een voortstuwingskracht en zijn evenals de hoog ingezette borstvinnen rond het zwaartepunt van de vis gegroepeerd. Zij kunnen daardoor in alle richtingen stuwkracht leveren en zijn dus voor het subtiel manoevreren zeer geschikt. Soms worden borstvinnen voor de voortbeweging gebruikt als roeispanten, die met een hogere snelheid als die van het lichaam dwars op de voortbewegingsrichting naar achter slaan en horizontaal worden gehouden bij hun terugkeer naar voren. Een heel andere slagbeweging wordt gemaakt door de vinnen van de vliedervis (*Chaetodon*) of de lipvis (Geerlink, 1986). De vin wordt hierbij in een verticaal vlak loodrecht op de voortbewegingsrichting schuin naar beneden en naar voren bewogen en weer schuin naar boven en naar achter. Voortstuwung wordt verkregen op grond van hetzelfde principe als bij een starre vliegtuigvleugel. Door de voorwaartse snelheid en de vorm van het profiel van de vleugel wordt een liftkracht opgewekt die het vliegtuig in de lucht houdt. De genoemde slagbewegingen wekken door hun beweging loodrecht op de bewegende vin ook zo'n liftkracht op, die schuin naar voren is gericht. De voorwaartse component hiervan levert de voortstuwung. Deze wordt zowel bij neerslag als bij opslag opgewekt en daarom vertonen de snelste borstvinzwemmers dit principe. De smalle basis van deze vinnen levert een grote flexibiliteit voor de ingewikkelde slagbeweging, het afgeronde einde beperkt de nadelige stroming dwars op het bewegende vinprofiel.

In de driehoek van figuur 16 kunnen binnen deze extreme, specialistische typen de andere vistypen worden ondergebracht. Deze meer generalistische typen hebben niet

de wendbaarheid opgegeven om een grote constante snelheid te kunnen bereiken, ze hebben niet de stroomlijn opgegeven voor een korte draaiingsas en hebben evenmin een zo groot staartoppervlak dat de wrijving bij het periodiek zwemmen zeer hoge waarden aanneemt.

Uit het bovenstaande is het duidelijk dat het onmogelijk is om de verschillende eisen van continu zwemmen, stootgewijs versnellen en nauwkeurig manoevreren in één vistype optimaal te combineren. Dit wordt in de functionele morfologie het compromisprincipe genoemd en bij de meeste vissen treffen we dan ook een combinatie aan van verschillende kenmerken van de superspecialisten, aangepast aan de levenswijze van de soort. Duidelijk zal zijn, dat de gevolgde biomechanische benadering noodzakelijk is om de ingewikkelde relaties tussen levenswijze en lichaamsbouw bij zwemmende vissen te begrijpen.

Literatuur

- Akster, H.A., 1985. Muscle fibre types of fishes; structural and functional specialization. Proefschrift, Landbouwhogeschool, Wageningen, 143 pp.
- Alexander, R.McN., 1969. Orientation of muscle fibres in the myomeres of fishes. J. Marine Biol. Assoc. UK 49: 263 – 290.
- Alexander, R.McN., 1978. Fish swimming: size and shape related to energy consumption. Proc. of the Zodiac Symposium on adaptation, Wageningen, 1978. Pudoc, Wageningen, p. 44 – 47.
- Bainbridge, R., 1958. The speed of swimming as related to size and to the frequency and amplitude of tail beat. J. Exp. Biol. 40: 23 – 56.
- Boddeke, R., E.J. Slijper & A. van der Stelt, 1959. Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life. Proceedings, Series C, Vol. LXII, 1959, Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, p. 576 – 588.
- Blight, A.R., 1977. The muscular control of vertebrate swimming movements. Biol. Rev. 52: 181 – 218.
- Drost, M.R., 1986. Models of prey capture in larval fish. Proefschrift Landbouwniversiteit, Wageningen, 134 pp.
- Geerlink, P.J., 1986. Pectoral fins, aspects of propulsion and braking in teleost fishes. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, 154 pp.
- Gray, J., 1933. Studies in animal locomotion I. The movement of fish with special reference to the eel. J. exp. Biol. 10: 88 – 104.
- Hertel, H., 1963. Struktur-Form-Bewegung. Krausskopf-Verlag, Mainz.
- Hess, F. & J.J. Videler, 1984. Fast continuous swimming of saithe (*Pollachius virens*): A dynamic analysis of bending moments and muscle power. J. exp. Biol. 109: 229 – 251.
- Kashin, S.M. & V.V. Smoljaninov, 1969. On the question of the geometrical arrangement of body muscles in fish. Vop. Ikhtiol. 9: 1139 – 1142 (Russisch).

- Leeuwen, J.L. van, M.Lankheet & J.W.M. Osse (in voorbereiding). Red muscle activity of carp during swimming in different modes.
- Lighthill, M.J., 1971. Large-amplitude elongated-body theory of fish locomotion. Proc.R. Soc. Lond. 179B, 125 – 138
- Raamsdonk, W. van, 1978. De ontwikkeling van de rompmusculatuur van *Brachiodanio rerio* (de zebravis). Proefschrift, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Rayner, J.M.V., 1985. Vorticity and propulsion mechanics in swimming and flying animals. Paper presented at the Symposium 'Principles of construction in fossil and recent reptiles', Tübingen.
- Stelt, A. van der, 1968. Spiermechanica en myotoombouw bij vissen. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Symmons, S., 1979. Notochordal and elastic components of the axial skeleton of fishes and their functions in locomotion. J. Zool. Lond. 189: 157 – 206.
- Videler, J.J., 1975. On the interrelationships between morphology and movement in the tail of the Cichlid fish *Tilapia nilotica* (L.). Neth. J. Zool. 25: 143 – 154.
- Videler, J.J., 1985. Fish swimming movements: a study of one element of behaviour. Neth. J. Zool. 35(1,2): 170 – 185.
- Videler, J.J. & F. Hess, 1984. Fast continuous swimming of two pelagic predators, saithe (*Pollachius virens*) and mackerel (*Scomber scombrus*): a kinematic analysis. J. exp. Biol. 109: 209 – 228.
- Videler, J.J. & D. Weihs, 1982. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds. J. exp. Biol. 97: 169 – 178.
- Wainright, S.A., W.D. Biggs, J.D. Curry & J.M. Gosline, 1976. Mechanical design in organisms. Edward Arnold, London.
- Wardle, C.S. & J.J. Videler, 1980. Fish swimming. In: H.Y. Elder & E.R. Trueman (eds), Aspects of animal movement. Cambridge University Press, p. 125 – 150.
- Webb, P.W., 1976. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. J. Exp. Biol. 65: 157 – 177.
- Webb, P.W., 1984a. Bodyform, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. Amer. Zool. 24: 107 – 120.
- Webb, P.W., 1984b. Form and function in fish swimming. Sc. American Vol. 251, p. 58 – 68.
- Webb, P.W. & D. Weihs (eds.): 1983. Fish Biomechanics. Praeger, New York, 398 pp.
- Weihs, D., 1972. A hydrodynamical analysis of fish turning manoeuvres. Proc. R. Soc. Lond. B 182: 59 – 72.
- Weihs, D., 1973. The mechanism of rapid starting of slender fish. Biorheology 10: 343 – 350.

Waarnemen onder water

R.J.A. Buwalda, R.C. Peters en B.J. Roberts

Inleiding

Over het waarnemingsvermogen van vissen bestaat veel onbegrip. Zo kan de aanwezigheid van duidelijke, soms zeer grote ogen bij vissen, alsmede het ontbreken van uitwendig herkenbare oren, ons gemakkelijk verleiden tot even voor de hand liggende als onjuiste conclusies omtrent het belang van het gezichtsvermogen, respectievelijk het gehoor van een vis.

Een eeuw wetenschappelijk onderzoek heeft inmiddels duidelijk gemaakt waarom dergelijke conclusies, gebaseerd op onze eigen ervaringen als 'landbewoners', volledig onjuist kunnen zijn. Ze houden onvoldoende rekening met de mogelijkheden en beperkingen van water als het milieu waarin vissen leven en moeten waarnemen.

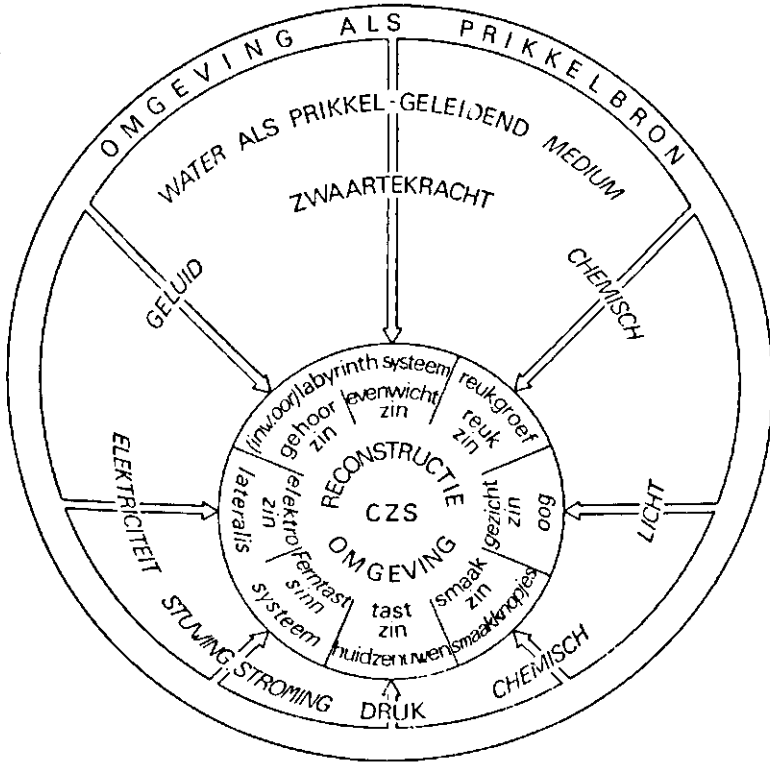
In dit hoofdstuk zal getracht worden een aantal bijzonderheden van waarnemen onder water aan de orde te stellen. Een bespreking van de verschillende zintuigen en hun prestaties zal dan illustreren hoe goed vissen aangepast zijn en hoeveel meer een vis kan waarnemen dan wij ons doorgaans realiseren.

Prikkels in water

Dat een organisme een kenmerk van de omgeving kan waarnemen berust op het feit dat voortdurend allerlei soorten prikkels vanuit de omgeving zijn zintuigen bereiken (figuur 1). Deze prikkels of stimuli zijn gecodeerd in mechanische, chemische, optische, thermische, elektrische of zelfs magnetische vorm en dragen deelgegevens van het omringende milieu over aan het organisme.

Bij een vis is water het omringende prikkelgeleidende medium. De fysische eigenschappen van water, vooral de $800\times$ grotere dichtheid dan van lucht, bepalen in hoge mate de efficiëncy waarmee de verschillende prikkelsoorten de zintuigen van de vis kunnen bereiken, en begrenzen zo ook de rol die ze bij de totstandkoming van de waarneming kunnen spelen. Prikkels zoals lucht- en waterbewegingen, versnellingen, geluid, licht, geur- en smaakstoffen hebben daarom voor vissen niet hetzelfde relatieve 'gewicht' als voor landdieren bij de vorming van een totaalbeeld van de omgeving.

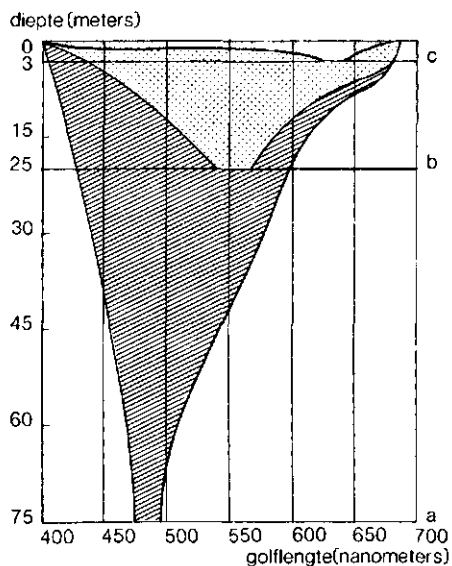
Licht dringt in water moeilijker door dan in lucht. Bovendien worden de verschillende kleuren niet in gelijke mate geabsorbeerd of verstrooid. Zelfs in zeer zuiver water blijft met toenemende diepte slechts blauw licht over dat na enkele tientallen meters



Figuur 1. Schematische voorstelling van het waarnemen door een vis. Vanuit de omgeving (buitenste ring) wordt informatie over een verschijnsel langs verschillende kanalen (de prikkelmodaliteiten, voorgesteld door pijlen, zoals geluid, licht e.d.) via het medium water overgebracht naar de vis (de excentrisch gelegen schijf). De zintuigen, zoals de inwendige oren, ogen e.d., staan als selectieve ontvangers aan de basis van de zintuiglijke vermogens (gehoor, gezicht e.d.). De waarneming die een min of meer volledig beeld van de omgeving inhoudt, ontstaat uit de deelgegevens die in het centrale zenuwstelsel (CZS) bewerkt zijn. De lengte van een pijl symboliseert het 'ruimtelijk bereik' van de betreffende modaliteit ten opzichte van de andere. Het relatieve belang van de zintuigen is niet voor alle vissen gelijk, onder andere omdat ze niet alle bij alle soorten vissen voorkomen (de elektrozin is bij voorbeeld niet universeel). Bovendien vertroebelt ook de enorme ecologische diversiteit het algemene beeld. Zintuigen, vermogens of prikkels die sterk beïnvloed worden doordat een vis in het water leeft, zijn cursief gedrukt.

ook al grotendeels geabsorbeerd is. Bovendien wordt het licht in allerlei richtingen verstrooid door de watermoleculen. Dit heeft gevolgen voor de ruimtelijke lichtverdeling. In nog sterkere mate geldt dit voor allerlei zwevende deeltjes die het water bovendien groen of bruin kunnen kleuren (figuur 2). De verstrooiing en het overheersen van één kleur leiden tot een zeer contrastarme omgeving te vergelijken met wat wij in een zeer dichte mist ervaren. Dit alles betekent dat het belang van het gezichtsvermogen bij visen beperkt is tot de nabije omgeving.

Waarneming van chemische signalen (chemoperceptie) is in water van groot belang, omdat vrijwel alle stoffen al dan niet opgelost in water meegevoerd kunnen worden naar het zintuigoppervlak. In lucht geldt dit alleen voor vluchtige stoffen en zeer kleine deeltjes. Chemische signalen kunnen in water, evenals in lucht, over grote afstanden getransporteerd worden en kunnen dus ook voor waarneming van ver verwijderde fenome



Figuur 2. Verandering van de spectrale samenstelling van licht bij toenemende diepte in water.

a. In helder oceaanwater en in meren wordt het licht bij toenemende diepte meer en meer monochromatisch; uiteindelijk blijft blauw licht over.

b. In zoet water met veel groen organisch materiaal wordt het licht meer geabsorbeerd dan in oceaanwater; uiteindelijk neemt het water een groene kleur aan.

c. In troebel water van rivieren en moerassen wordt het licht zeer sterk geabsorbeerd: rood licht blijft het langst aanwezig.

Vrij naar Levine & MacNichol (1982).

menen gebruikt worden. Het transport van chemische stimuli door diffusie en waterstroming is echter een relatief langzaam proces, zodat deze prikkels minder geschikt zijn voor de signalering van snelle gebeurtenissen.

Geluidsignalen breiden zich in water zeer efficiënt en vijf maal zo snel als in lucht uit. Geluid bestaat uit trillingen die na te zijn opgewekt zich als een golfverschijnsel over een afstand verplaatsen volgens bepaalde mechanische wetmatigheden met een karakteristieke snelheid in water van ca. 1500 m s^{-1} . De transportverliezen van geluid in water zijn bijzonder gering. Het ontploffen van een kleine springlading kan tot op meer dan 3000 km afstand geregistreerd worden door onderwatermicrofoons. Water biedt dus goede voorwaarden voor het gebruik van een gehoorsysteem. De dichtheid van water stelt echter bijzondere eisen aan het type detectieapparaat.

Nu wordt de onderwaterwereld wordt meestal geassocieerd met begrippen als rust en stilte. Geschiktere meetinstrumenten dan het menselijk oor onder water hebben inmiddels aangetoond hoe onjuist dit beeld is. Naast geluiden van branding en golven e.d. blijkt er een enorme variëteit aan geluiden van biogene oorsprong te zijn. Sommige van de meest intense geluiden worden geproduceerd door invertebraten (bij voorbeeld de 'Snapping shrimps'), maar ook vissen laten zich niet onbetuigd. Bij vissers waren vroeger sommige soorten al zo bekend om hun geluidsproductie dat ze op grond daarvan een naam kregen zoals 'knorhaan' (voor pionen, *Triglidae*), 'trommelvis' (genus *Pogonias*). Er is dus wel degelijk akoestische informatie beschikbaar onder water.

De detectie van de richting van de zwaartekracht is voor de ruimtelijke oriëntatie en evenwichtshandhaving van vissen van groter belang dan voor landdieren. Door het zweven in het water missen vissen contact met de ondergrond. Een verder gevolg van de dichtheid van het medium water is dat allerlei mechanische verstoringen zoals stuwingsverschijnselen veroorzaakt door langszwemmende soortgenoten veel verder van invloed zijn dan in de lucht. Vissen kunnen daarom ook zonder rechtstreekse aanraking 'voeling' houden met bewegende voorwerpen of organismen in de nabijheid.

Ten slotte is water een vele malen betere elektrische geleider dan lucht. Bepaalde elektrische fenomenen kunnen een rol spelen als zintuigprikkel.

Zintuigen en waarnemingsvermogen van vissen

Op een zintuig werken veel soorten *modaliteiten* (prikkels) in. Gewoonlijk worden hiervan met selectieve hulpstructuren slechts de zogenaamde *fysisch adequate* prikkels tot de gevoelige structuren toegelaten. Deze doorgelaten prikkels moeten soms nog omgevormd worden om de receptorcellen *fysiologisch adequaat* te kunnen prikkelen. Het zintuig vertaalt werkzame prikkels aldus in een patroon van zenuwimpulsen. De impulsen worden via de zenuwbanen doorgegeven aan het centraal zenuwstelsel (CZS), de hersenen. In het CZS worden de impuls patronen verwerkt tot één of meer afbeeldingen

van de buitenwereld die opgevat kunnen worden als chemische, akoestische, tactiele en andere 'plaatjes'. Uit de samenhang tussen verschillende soorten impulspatronen kunnen de hersenen een totaalbeeld vormen van de buitenwereld (figuur 1). Hoewel de interactie tussen vis en prikkels alleen in de 'binnenwereld' plaats vindt, dient de waarneming – dat wil zeggen de constructie van een min of meer compleet model van de buitenwereld – door de vis begrippen als 'nabij' en 'veraf' te bevatten, dus ruimtelijke dimensies.

Wat bekend is over het waarnemingsvermogen van vissen berust op elektrofysiologisch, psychofysisch en ethologisch onderzoek. De elektrofysiologische benadering – dat wil zeggen het meten van bioelektrische verschijnselen aan dieren die al dan niet geopereerd zijn – geeft inzicht in de samenhang tussen prikkels en zenuwimpulspatronen en is daardoor bij uitstek geschikt om werking en ontvangsteigenschappen van zintuigonderdelen te analyseren. De psychofysica berust op een methode waarbij exact bekende prikkels worden aangeboden aan proefdieren die daar een – meestal aangeleerde – reactie op moeten vertonen. Uit de zo gevonden verbanden tussen prikkel en gewaarwording kunnen conclusies getrokken worden over de werking van een zintuig als geheel met inbegrip van de centrale informatieverwerking. Met de ethologie of gedragsleer kan men o.a. het verband tussen biologisch adequate prikkelsituaties en gedrag beschrijven.

Vanwege de enorme soortenrijkdom en de veelheid van ecologische aanpassingen is het moeilijk om in generalisaties over de functies van de zintuigen van vissen te spreken. Toch blijken wel enige algemene opmerkingen over samenhang, functie, bouw en werking mogelijk. De eigenschappen van water zijn terug te vinden in de prikkel en prikkelgeleiding en ook in voorkomen, vorm en organisatie van de zintuigen zelf. Zo belemmert de torpedovorm van het visselichaam de bewegingen van de kop waarmee landbewoners ook de zeer nabije omgeving kunnen 'scannen'. De verspreiding van smaakorgaanjes over het lichaamsoppervlak en van andere zintuigen met kwetsbare uitwendige receptoren, zoals de zijlijn, betekent dan ook een nuttige aanvulling van de mogelijkheden om de omgeving in de onmiddellijke nabijheid waar te nemen. Dergelijke kwetsbare uitwendige organen zijn bij landdieren ondenkbaar.

Uiteraard is de bouw van zintuigen en hun hulpstructuren zodanig dat een optimale overdracht van de fysisch adequate prikkels naar de gevoelige structuren bereikt wordt. Tijdens de evolutie van landdieren zijn soms ingewikkelde zintuigaanpassingen aan het landleven nodig geweest. De eenvoudiger opbouw van zintuigen bij vissen – zoals de inwendige oren – of het geheel ontbreken van die aanpassingen bij vissen is ten onrechte beschouwd als een aanwijzing voor een inferieure zintuiglijke uitrusting. Eventuele beperkingen hangen meestal direct samen met de omgevingseigenschappen en kunnen, zoals bij de gezichtszin, ten dele worden opgevangen door andere zintuigen die ons ook vertrouwd zijn zoals reuk, smaak en gehoor. Vissen en sommige amfibieën

beschikken bovendien over unieke zintuigen, met name in het *octavo-lateralis complex*, waar relatief veel aandacht aan besteed wordt. Bij landvertebraten komen daarvan onderdelen voor, maar dit zintuigstelsel als totaliteit illustreert hoe goed vissen ingespeeld hebben op de mogelijkheden en moeilijkheden van een medium als water voor de geleiding en overdracht van prikkels.

De best onderzochte zintuigen van vissen zijn de ogen, reuk- en smaakorganen en het *octavo-lateralis complex*. Daarnaast is er een categorie zintuigfuncties waarvan minder bekend is. Hiertoe behoren o.a. de temperatuur-, tast- en drukzin.

Hoewel vissen 'koudbloedig' zijn, dat wil zeggen de temperatuur van het omringende water aannemen, kunnen ze temperatuur en temperatuurverschillen waarnemen. Bij beenvissen is bij voorbeeld door gedragsexperimenten onderzocht aan welke watertemperatuur ze de voorkeur geven. De grootste gevoeligheid is gevonden bij *Blennius* (Murray, in: Hoar & Randall, 1971), die verschillen van 0,03°C nog schijnt waar te nemen. Ondanks overtuigende gedragsexperimenten heeft men de temperatuurzin als zodanig nog niet kunnen lokaliseren. Of bij het waarnemen een 'klassiek' zintuigstelsel betrokken is, wordt betwijfeld. Veel zintuigsystemen zoals zijlijn en elektroreceptoren reageren op temperatuurverandering met een veranderende zenuwimpulsfrequentie, maar dat temperatuurschommeling de biologisch adequate prikkel voor deze systemen is lijkt onwaarschijnlijk: alle lichaamsfuncties en levensverrichtingen zijn immers temperatuurafhankelijk.

Ook van de tastzin is relatief weinig bekend. Men weet dat vissen goed reageren op tastprikkel – de baarddraden van de katvis tonen daarvan een goed voorbeeld –, maar er blijken in het algemeen geen gespecialiseerde tastreceptoren te zijn, zoals bij de mens. Wel is er een overvloed aan vrije zenuwuiteinden in de huid die zorgen voor de registratie van tastprikkel.

Over de zintuiglijke basis van de grote gevoeligheid van vissen voor verschillen of veranderingen in hydrostatische druk is evenmin veel bekend (Blaxter, in: Ali, 1978). Het materiaal over zintuigen voor het reguleren van inwendige lichaamsfuncties (*proprioceptoren*), en een eventuele 'pijnzin' is te fragmentarisch om in dit kader te behandelen.

In werkelijkheid gebruikt de vis zijn zintuigen niet apart. Het waarheidsgehalte van zijn waarneming, en vooral de bruikbaarheid hiervan voor gedragsstrategieën, wordt immers ook bepaald door de verschillende dimensies waaruit de 'afbeelding' van de buitenwereld is opgebouwd. Een uitsluitend akoestisch 'beeld' kan wel suggestief zijn, bij voorbeeld voor een luisteraar naar een hoorspel, maar is zeker minder informatief en realistisch dan een beeld waaraan de visuele dimensie is toegevoegd. Het gedrag van vissen, zoals communicatie en oriëntatie of migratie, zal dan ook meestal gestuurd worden door meer dan één zintuigstelsel (McKeown, 1984). Terwille van de overzichtelijkheid worden de diverse zintuigen hierna afzonderlijk behandeld.

Organen van het octavo-lateralis systeem

Een van de meest karakteristieke zintuigsystemen van vissen is het octavo-lateralis complex. De verschillende octavo-lateralis zintuigen bestaan alle uit groepjes *haarcellen*. In combinatie met geschikte hulpstructuren zijn verschillende groepjes haarcellen gevoelig voor verschillende soorten prikkels. De hulpstructuren maken de aparte onderdelen van het octavo-lateralis systeem selectief voor sterk uiteenlopende, mechanische prikkels, zoals zwaartekracht, hydrodynamische stuwingsverschijnselen en oppervlakterimpelingen, versnellingen als gevolg van positie- en standveranderingen, geluid in de vorm van geluidsdruk en/of deeltjestrilling en andere prikkels.

De *haarcellen* zijn in principe slechts gevoelig voor afbuiging van de op hun top staande microscopisch kleine haarbundels. Door de asymmetrische bouw hiervan, met een geordende groep microvilli (de *stereocilia*) en een excentrisch geplaatst zweefhaarachtig *kinocilium*, is de individuele haarcel richtinggevoelig: slechts afbuiging naar omlaag vanaf het kinocilium is effectief en leidt tot activering resp. remming. Per groep haarcellen steken de haarbundels samen in een gelatineuze *cupula* ('koepel'). Bij een geschikte ordening van de haarcellen kunnen in principe de mate en de richting van beweging van de cupula gedetecteerd worden. Welke mechanische stimulus de cupula doet verschuiven, is afhankelijk van de hulpstructuren.

De haarcelgroepjes komen in twee configuraties voor:

- verspreid over het lichaam als vrije *neuromasten* of verzonken neuromasten (het zijlijn- of lateralis systeem),
- geconcentreerd in de kop als een tweetal *labyrinth* ('inwendige oren'): het octavo-lateralis systeem.

Het zijlijn- of lateralis-systeem is uniek voor de lagere aquatische vertebraten en een typisch zintuiglijke aanpassing aan de waterwereld. Heel lang is de zijlijn beschouwd als een systeem van slijmklieren. Pas medio vorige eeuw werd de sensorische functie onderkend.

De haarcelgroepjes van het zijlijn- of lateralis-systeem liggen in min of meer geordende rijen of kanalen over het hele oppervlak van het lichaam inclusief de kop (figuur 3). Op de kop komt een uitgebreid stelsel voor van kanalen die doorgaans links en rechts paarsgewijs over het kieuwdeksel, boven en onder het oog, langs de kaakrand en over de oorstreek lopen. In de eenvoudigste, oppervlakkige vorm worden de haarcelgroepjes vrije neuromasten genoemd. In deze vorm komen ze voor bij vissen en amfibieën in het larvale stadium en bovendien bij sommige soorten volwassen vissen, bij volwassen amfibieën die aquatisch leven, bij voorbeeld de klauwpad (*Xenopus*) en salamanders. Bij volwassen exemplaren van veel vissoorten zijn de neuromasten verzonken in groeven en gesloten kanalen. De *linea lateralis* of zijlijn, waaraan het systeem zijn naam dankt, is een kanaal dat over de lengte van de flank loopt. De in kanalen

gelegen neuromasten staan, in tegenstelling tot de met hun cupulae in het water uitstekende vrije neuromasten, slechts indirect met de buitenwereld in verbinding via poriën in de kanaalwand, veelal na elke neuromast één. Soms ook communiceren de kanalen via veel, zeer kleine poriën met de buitenwereld. Dit is bij voorbeeld het geval bij de haringachtigen, die overigens een nogal afwijkend lateralis-systeem hebben dat functioneel en anatomisch nauw verbonden is met de labyrinthen (Blaxter, Denton & Gray in: Tavalga et al., 1981).

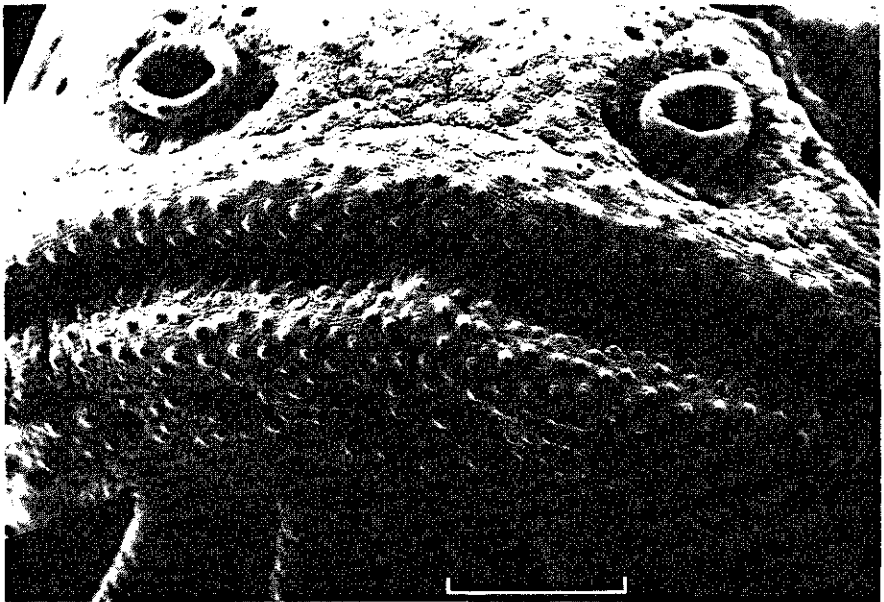
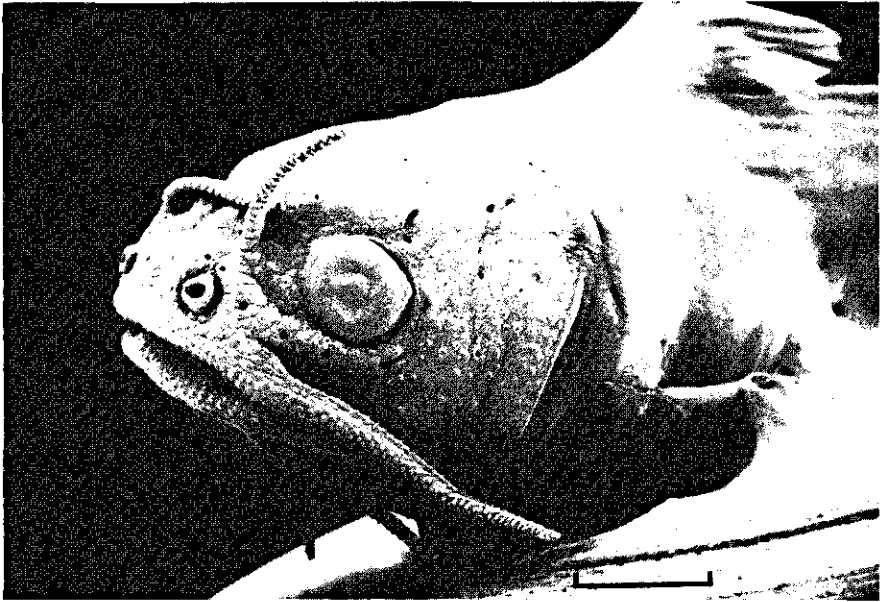
Het oppervlakkig verspreide lateralis-systeem is bij uitstek geschikt om het ruimtelijke patroon van hydrodynamische (stromings- en stuwings-)verschijnselen in de onmiddellijke nabijheid van het visselichaam waar te nemen. Rond de eeuwwisseling werd op grond van embryologische en neuroanatomische gegevens de mogelijke verwantschap met het octavus-systeem van de labyrinther benadrukt. Het feit dat in het lateralis-systeem eveneens haarcellen als de gevoelige elementen voorkomen, deed de toenmalige onderzoekers vrijwel eensgezind besluiten tot een gevoeligheid voor mechanische prikkels: waterbewegingen laten – via wrijvingskrachten – de cupula verschuiven en stimuleren zo de haarcellen. De gevoeligheid voor zeer zwakke elektrische prikkels van sommige gespecialiseerde lateralis-organen zonder cupulae en cilia werd pas later geaccepteerd.

De labyrinthen zijn aangesloten op (worden geïnnerveerd door) de achtste hersenzenuw (*nervus octavus*) (figuur 4). De bijbehorende haarcelgroepen zijn geconcentreerd in de vloeistofruimten van de twee labyrinthen die nauw met elkaar samenhangen en communiceren. De onderhuidse ligging van het paar labyrinthen bij de vissen voorkomt stimulatie door onbedoelde prikkels, zoals nabije mechanische verstoringen waar het lateralis-systeem juist gevoelig voor is.

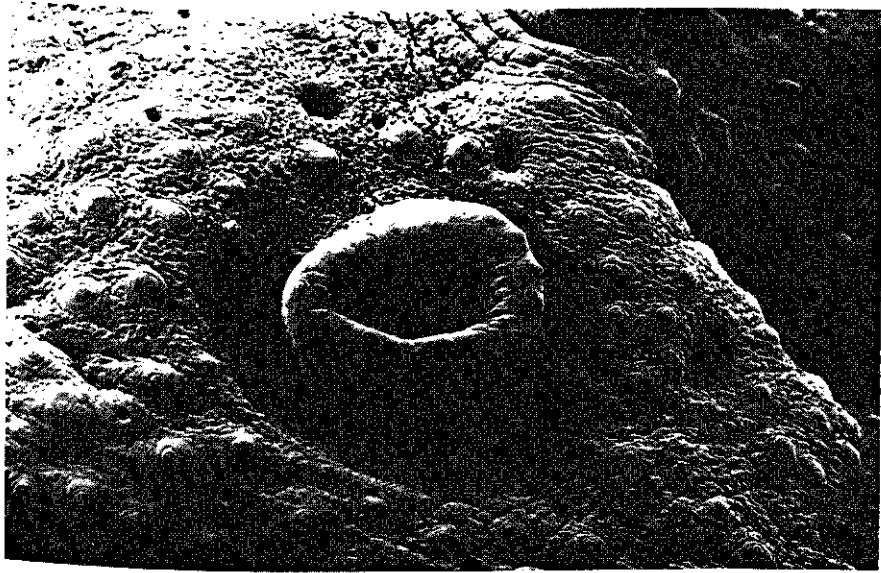
In principe heeft het gepaarde labyriath bij alle gewervelde dieren dezelfde algemene organisatie (figuur 5). Het linker of rechter bovenste deel bestaat uit een vliezige zak (de *utricleus*), waarin drie kanalen (de *halfcirkelvormige kanalen* of *booggangen*) uitkomen. Elk van deze laatste bevat een vloeistofring die echter in een plaatselijke verwijding (de *ampulla*) volledig onderbroken wordt door een cupula-achtige structuur waarin de haarbundels van de zintuigcellen uitsteken.

De zintuigcellen in de utricleus zijn eveneens bedekt met een cupula die beladen is met een zware otoliet (letterlijk 'oorsteen'). De otoliet bestaat voor een groot deel uit kalkzouten. Deze is bij de meeste vissen massief en van een constante, soortspecifieke vorm. Deze otolieten vertonen gewoonlijk duidelijke, jaarlijkse groeiringen die een tamelijk nauwkeurige leeftijdsbepaling van de vis mogelijk maken. Bij kraakbeenvissen zoals haaien en roggen zijn de otolieten niet massief, maar bestaan uit brokjes (*otoconia*) ingebed in de cupula.

De *sacculus* en de *lagena* zijn otolietorganen van het onderste deel van het labyriath. De bouw en werking verschillen bij vissen niet erg veel van de bij evenwichtshandha-



Figuur 3. Een dwergmeerval (13 dagen oud), gefotografeerd met een Scanning Elektronen Microscop (SEM) met toenemende vergrotingsfactor.



A. Duidelijk te zien zijn: het oog, de baarddraden met smaakknoppen, de instroomopeningen van het reukorgaan en de openingen van zijlijnkanalen (onder en boven langs het oog en parallel aan kieuwdeksel). Vergroting $8\times$.

B. Niet alleen de 'neusgaten' zijn goed te zien, maar ook de openingen van het zijlijn systeem. Zelfs de zeer kleine openingen van de elektroreceptoren zijn als zwarte putjes zichtbaar. Vergroting $55\times$.

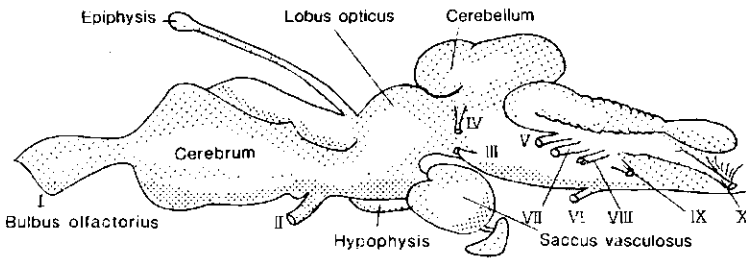
C. Als B. Vergroting $120\times$.

Foto's: Jan van der Linden & Cees Eigenhuis.

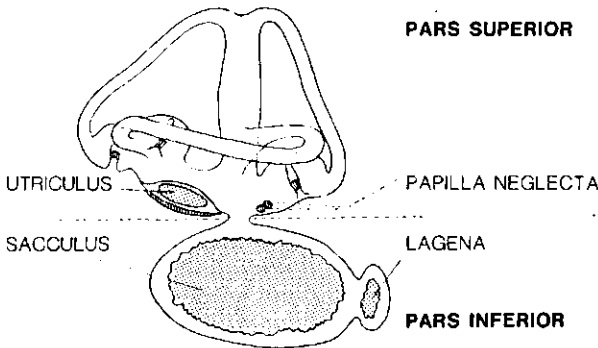
ving betrokken utriculus, maar ze blijken in combinatie met hulpstructuren een ander soort waarneming te bewerkstelligen, namelijk van geluid.

Tot het lateralis-systeem rekent men bovendien de *elektroreceptoren*, die bij veel vissoorten voorkomen. Dit zijn zintuigen waarmee vissen elektrische stromen en spanningen kunnen waarnemen die in hun omgeving voorkomen. Een grote groep vissen beschikt over elektroreceptoren. De elektrische zin is pas in de jaren vijftig als zodanig herkend, hoewel de zintuigstructuren die bij de detectie van elektriciteit betrokken blijken te zijn al tientallen jaren, zelfs honderden jaren eerder beschreven waren.

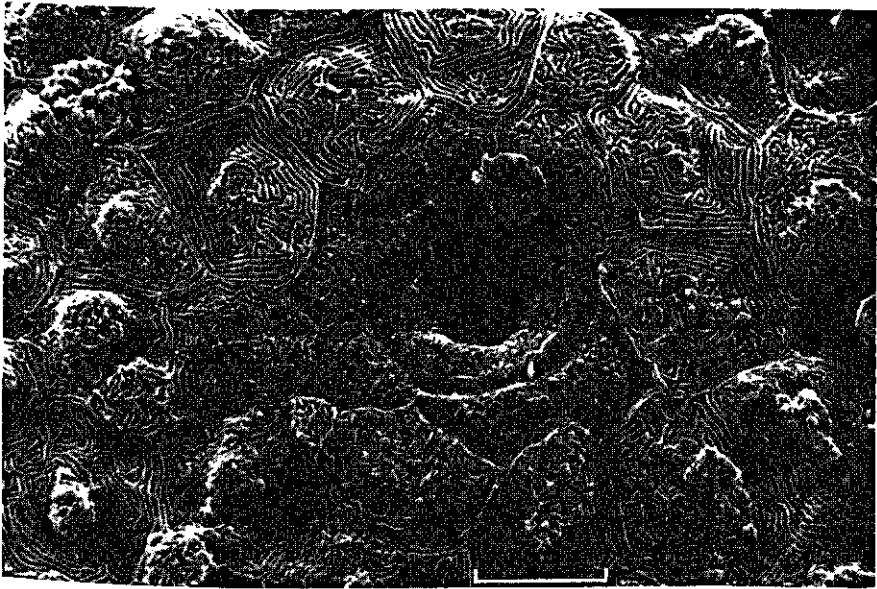
De zogenaamde passieve elektroperceptie werd begin deze eeuw door Parker & Van Heusen voor het eerst waargenomen bij de dwergmeerval (*Ictalurus nebulosus*) en later ook bij de hondshaai (*Scyliorhinus canicula*) gevonden door de Nederlander Dijkgraaf. In beide gevallen bleken de vissen heftig te reageren op de corrosiestroomp-



Figuur 4. Schematisch (linker) zij-aanzicht van de hersenen van een haai (*Scymnus* sp.). Cerebrum en cerebellum zijn morfologisch en gedeeltelijk ook functioneel enigszins vergelijkbaar met de grote en kleine hersenen van hogere gewervelde dieren. Boven op de middenhersenen is duidelijk de epifyse te zien, het 'derde oog'. Verder zijn uiteinden van kopzenuwen weergegeven die aangesloten zijn op de belangrijkste zintuigorganen. De *Bulbus olfactorius* (I) innerveert het reukorgaan. De *Nervus opticus* (II) komt van het oog af. De *Nervus octavus* (VIII) is aangesloten op het labyrinth. De zintuigenorganen van het mechanisch (en evt. elektrisch) gevoelige lateralis-systeem die over kop en romp verspreid zijn, en de smaakknopjes worden geïnnerveerd door zenuwen die meelopen met N, VII, IX en X.



Figuur 5. Schema van het linker labyrinth van een beenvis van buiten af gezien. Het labyrinth is aan weerszijden van de hersenen gelegen en aangesloten op de achtste kopzenuw (N. VIII). Het labyrinth is qua afmetingen te vergelijken met het oog. In het bovenste deel (*pars superior*) zijn duidelijk de booggangen te zien met daarin de zintuighevels (cupulae met haarcellen) die draaibewegingen registreren. In het onderste deel (*pars inferior*) zijn de verschillende haarcelvelden aangegeven die geprikkeld worden door de verschuivingen van de steentjes (de otolieten). De sacculus en de lagena die samen het 'inwendige oor' van de vissen vormen, spelen een belangrijke rol bij het gehoor van vissen.



Figuur 6. SEM-opname van de opening van een ampullaire elektroreceptor van een dwergmeerval. De geribbelde cellen zijn huidcellen, de eigenlijke zintuigcellen die op de bodem van de ampul liggen. Ze zijn ontoegankelijk voor SEM-fotografie. Vergroting 1800 \times . Foto: Jan van der Linden & Cees Eigenhuis.

jes aan het oppervlak van metalen voorwerpen in water. Bij de hondshaai werd vervolgens aangetoond dat deze schrikreactie berustte op de extreme gevoeligheid van de zogenaamde ampullen van Lorenzini voor elektriciteit, die genoemd zijn naar hun ontdekker. De zintuigen die bij deze passieve elektroperceptie een rol spelen, worden de ampullaire receptoren genoemd. Elektroreceptieve ampullen zijn gevonden bij veel min of meer primitieve groepen, zoals *Elasmobranchii*, *Holocephali*, *Dipteriformes*, *Acipenseriformes*, *Brachyopterygii* en *Siluriformes*, maar ook bij amfibieën die permanent in het water wonen, zoals wormsalamanders en *Axolotls*. Er zijn aanwijzingen dat bij vele fossiele vissen ampullaire elektroreceptoren aanwezig waren.

De ampullaire organen, waar hulpstructuren en soms zelfs 'ciliën' ontbreken, blijken zelfs zeer zwakke elektrische prikkels te kunnen onderscheiden. Het hierdoor mogelijke gamma aan sensaties onttrekt zich aan ons voorstellingsvermogen.

De lengte van de ampullen is aangepast aan het geleidingsvermogen van het water. Bij zoetwatervissen zijn deze ampullen microscopisch kleine instulpingen van de huid (figuur 3, figuur 6). Bij zeevissen zijn het langgerekte met gelei gevulde kanalen. Zo vinden

we dat alle mariene kraakbeenvissen (*Elasmobranchii*) lange ampullen hebben, maar zoetwaterroggetjes (*Potamotrygon* sp.) microampullen. Alle zoetwaterkatvissen hebben microampullen, maar de (doorzichtige) mariene katvis (*Plotosus anguillaris*) heeft lange ampullen, die ideaal zijn voor vergelijkend fysiologisch onderzoek.

Er komen ook soorten voor die elektroreceptoren combineren met het vermogen om elektriciteit op te wekken, de zogenaamde actieve elektroperceptie, vergelijkbaar met radar of sonar. De ontdekking van deze vorm van elektroperceptie danken wij aan Hans W. Lissmann (1951). Lissmann legde verband tussen de als zwak of pseudo-elektrisch bekend staande organen van de nijsnoek (*Gymnarchus niloticus*) en de orgaantjes die Erdl in 1846 al als elektroreceptoren had bestempeld. Lissmann's klassiek geworden experimenten toonden aan dat bij de nijsnoek elektrische organen en elektroreceptoren gebruikt worden om als het ware de omgeving elektrisch af te tasten. Verstoringen van het door de vis opgewekte veld vertellen iets over de aanwezigheid van dieren of voorwerpen met een geleidingsvermogen dat afwijkt van water. De nijsnoek kan op deze wijze de aanwezigheid van een dun nylon draadje in een centimeters dikke poreuze stenen pot waarnemen.

Waarneming van waterbewegingen met de zijlijn

De vraag naar de functie en het functioneren van het lateralis-systeem heeft de wetenschap veel hoofdbrekens gekost. Het onderzoek naar het antwoord op deze vraag heeft de kennis over de werking van haarcellen bij de mens trouwens ook veel groter gemaakt. Het hoe en waarom van de configuraties van het lateralis-systeem is voorlopig nog een bron van speculaties. Wel is er een duidelijke relatie tussen de mate van ontwikkeling van de kanalen en de levenswijze van een vis (Dijkgraaf, 1963). Goed ontwikkelde gesloten kanalen komen vooral voor bij snelle zwemmers of vissen in stromend water. Gedegeneerde kanalen, soms overgaand in vrije neuromasten, treffen we juist aan bij bewoners van stilstaand water, met een weinig dynamische leefwijze. Zeer grote, maar functioneel 'openstaande' kanalen zijn kenmerkend voor sommige holenvissen en diepzeebewoners, maar ook de inlandse pos (*Acerina cernua*). Klaarblijkelijk is de vrije neuromast of het 'open' kanaal de gevoeligste configuratie, maar levert snel zwemmen, met de daarbij horende stroming langs het lichaam, problemen op voor het functioneren die slechts door een verzonken ligging en afscherming opgelost kunnen worden.

Voor welke waterbewegingsverschijnselen het zijlijnsysteem de aangewezen detector is blijft tot op de dag van vandaag een bron van onenigheid, waarbij het hele spectrum van geluid tot indirecte aanraking ter discussie stond en staat. Het gaat hierbij om de vraag welke fysiologisch adequate prikkelingen van het lateralis-systeem ook biologisch adequaat zijn. Een bewijs dat de zijlijnorganen geprikkeld worden door signalen

die duidelijk fysiologisch adequaat zijn betekent nog niet dat dergelijke prikkels ook doorgaans via dit zintuig worden waargenomen.

De functie van het zijlijnsysteem waarvoor de meest talrijke en overtuigende bewijzen zijn aangevoerd, is die van 'Ferntastsinn', dat wil zeggen de detectie van door nabije organismen veroorzaakte lokale en kleinschalige waterbewegingen (Dijkgraaf, 1963). Aldus kan dit zintuig betrokken zijn bij prooivangst en paringsgedrag, en bij veel andere gedragsfuncties waarbij communicatie en detectie over korte afstand vereist zijn. Hiertoe behoort ook schoolgedrag. Recent is aangetoond dat de (romp-)zijlijn een belangrijke rol speelt bij het handhaven van de schoolformatie, mogelijk door detectie van wervelingspatronen die door regelmatige zwembewegingen worden veroorzaakt (Partridge in: Tavolga et al., 1981).

Een variant op het thema 'Ferntastsinn' komt voor bij sommige vissen die hun voedsel van het wateroppervlak halen, zoals het uit aquaria bekende streepsnoekje (*Aploncheilus*), een tandkarperachtige. Deze soorten zijn in staat de oppervlaktegolven of rimpelingen te detecteren die zich concentrisch uitbreiden vanaf het punt waar bij voorbeeld een spartelend mugje in de oppervlaktelaag gevangen zit. Een golfhoogte van ca. 2 μm blijkt nog waarneembaar. De betrokken zintuigjes zijn special gevormde zijlijnkanaalen en -groeven die, aan de bovenzijde van de kop gelegen, zich op niet meer dan 10 – 20 mm diepte vanaf het wateroppervlak bevinden. Hiermee is de vis in staat, zelfs na enkele rimpels, tot op een afstand van 20 – 30 cm de trillingsbron nauwkeurig te lokaliseren en vervolgens te pakken. Verder verwijderde trillingsbronnen roepen geen of slechts een onnauwkeurige reactie op, niet zozeer omdat de gevoeligheid niet groot genoeg zou zijn, maar kennelijk omdat de lokalisatiekenmerken van de stimulus, zoals golffrontkromming en frequentiesamenstelling, dan vervagen (Bleckman et al., 1981).

Bekend is dat vissen zich in stromen en rivieren op de stroming *rheotactisch* kunnen oriënteren. Hoewel het hier ook om waterbewegingen gaat, ontleent de vis de benodigde informatie uit de tactiel of visueel waarneembare verschuiving ten opzichte van de ondergrond. De zijlijn kan hierbij slechts een secundaire rol spelen, bij voorbeeld door via detectie van eventuele asymmetrieën in het stromingspatroon langs het lichaam te helpen de energetisch gunstigste houding, dat wil zeggen pal tegen de stroom in, te handhaven.

Een stromings- of stuwdrukpatroon rondom het lichaam ontstaat natuurlijk ook wanneer een vis in stilstaand water zwemt. In principe zou vooral het kopkanalenstelsel in staat moeten zijn dit patroon te detecteren en veranderingen daarin te signaleren die veroorzaakt worden doordat de vis een of ander voorwerp nadert. Inderdaad is vastgesteld dat bepaalde holenvissen en experimenteel geblindeerde vissen met behulp van hun zijlijnstelsel obstakels op enige centimeters afstand kunnen detecteren en vermijden. Daarentegen zijn er geen aanwijzingen dat detectie van het stromingspatroon door vissen gebruikt wordt om de zwembeweging in het algemeen te controleren (Dijk-

graaf, 1963).

Een veel gehoorde veronderstelling is, dat het lateralis-systeem dienst doet als (hulp)gehoororgaan. Uit fysiologische studies is onder andere gebleken dat de neuro-masten van vissen kunnen reageren op laagfrequente vibraties met frequenties tot ca. 200 Hz, zoals die opgewekt kunnen worden door een zeer nabije trillingsbron. De optimale gevoeligheid voor dergelijke vibraties ligt gewoonlijk bij 50 – 100 Hz, en de bijbehorende juist waarneembare amplitudes zijn in de orde van grootte van 10^{-8} – 10^{-6} m. Fysisch gezien gaat het hierbij overigens niet om geluid in de zin van een zich voortplantend golfverschijnsel, maar om stuwingsverschijnselen met zeer beperkte reikwijdte die optreden rond elk in een medium bewegend of trillend voorwerp, het 'near field effect'. Er zijn echter geen aanwijzingen dat de zijlijn als een (hulp)gehoororgaan fungeert, zelfs als men de begrippen 'geluid' en 'horen' in een zeer ruime betekenis neemt. Gedragsexperimenten waaruit een spontane, niet-aangeleerde gevoeligheid voor laagfrequent geluid van de zijlijn blijkt, ontbreken volledig. Sterker nog, in enige klassieke studies is beschreven hoe de gevoeligheid voor (intense) lage tonen niet verdwijnt na uitschakeling van het zijlijnsysteem. Die gevoeligheid blijft soms ook nog over na uitschakeling van de inwendige oren of labyrinten. Klaarblijkelijk is de detectie van laagfrequente nabije geluidsbronnen niet de normale taak van het lateralis-systeem.

Een zeer hardnekkige variant op het thema 'zijlijn als hulpgehoororgaan' stelt dat dit zeer richtingsgevoelige zintuig het om theoretische redenen gering geachte lokaliseringsvermogen van het eigenlijke gehoororgaan kan aanvullen, althans dichtbij een geluidsbron. Deze visie is inmiddels achterhaald nu aangetoond is dat vissen juist heel goed ruimtelijk kunnen horen (Schuijf & Buwalda in Popper & Fay, 1980; Schuijf & Hawkins, 1983; Buwalda et al., 1983). Recent is nog eens bevestigd dat de deeltjestrillingen en geluidsdruk van een lopende golf op enige afstand van de bron, dat wil zeggen 'gewoon' geluid, nauwelijks fysisch adequate prikkels voor de zijlijn zijn (Sand in Tavalga et al., 1981), behalve misschien bij de haringachtigen (Blaxter, Denton & Gray in: Tavalga et al., 1981).

Ruimtelijke oriëntatie en waarneming van versnellingen door de labyrinten

De zwaartekracht en geluiden van verre bronnen zijn relatief grootschalige en ruimtelijk homogene stimuli. Om deze waar te nemen hoeft de vis niet te beschikken over detectoren die over het hele lichaam verspreid liggen. De vis detecteert ze dan ook met de labyrinten, ook wel 'inwendige oren' genoemd (figuur 5).

De booggangen en de utriculus spelen een rol bij de detectie van evenwicht, ruimtelijke oriëntatie en beweging. Voor de meest primitieve soorten vrijzwemmende vissen waren deze vermogens al van levensbelang.

De hiermee samenhangende selectiedruk moet al vroeg in een optimale organisatievorm voor de betrokken zintuigen geresulteerd hebben. Omdat er bij de overgang van water- en landleven eigenlijk aan aard, sterkte en inwerking van de prikkels niets veranderde, hoeft het ons niet te verbazen dat we boven het niveau van de zeer primitieve kaakloze vissen, zoals lampreien en (slijm)prikken, een nagenoeg onveranderlijk bouwplan van het bovenste labyrintdeel aantreffen. Dit conservatisme sluit uiteraard relatief kleine variaties op het thema niet uit. Een recent overzicht over de situatie bij vissen is te vinden in Platt (in: Northcutt & Davis, 1983).

Bij draaibewegingen van de kop en dus van booggangwand en zintuigcellen in het vlak van een booggang zal de vloeistofring in die booggang door zijn massatraagheid willen achterblijven. De cupula buigt dan in tegengestelde richting door en prikkelt zo de receptoren. De onderling loodrechte oriëntatie van de drie booggangen maakt de gewaarwording naar richting en grootte van rotaties in alle vlakken mogelijk.

Otolieten komen algemeen voor bij vertebraten in de utriculi van de labyrinten. Hoe de otoliet adequate prikkeling van de haarcellen bewerkstelligt is voor het eerst aangetoond bij vissen: in een buitengewoon elegant gedragsexperiment werd de schuinstand van een vis onder invloed van centrifugaalkrachten en compenserende 'richtende' prikkels gekwantificeerd. Bij een normale, horizontale lichaamsstand rust de otoliet op de bodem van de utriculus. Onder invloed van de zwaartekracht verschuift de otoliet zelfs bij zeer geringe standsveranderingen, een effect van de 'zware massa'. Door deze verplaatsing – en niet door het zonder meer omlaag drukken – worden de haarcellen geprikkeld. De haarcellen signaleren dit aan het centrale zenuwstelsel, waardoor ruimtelijke oriëntatie via waarneming van stand- en positieveranderingen mogelijk wordt.

De otoliet kan niet alleen veranderingen in de stand ten opzichte van de zwaartekracht, maar ook versnellingen signaleren die de vis bij actieve of passieve beweging ondergaat. Dit is het effect van de otoliet als 'trage massa', waardoor de otoliet bij versnellingen enigszins achterblijft bij de beweging van de utriculus.

Waarneming van geluid door de labyrinten en de zwemblaas

Bij hogere vertebraten spelen waarneming van geluiden en van trillingen door de lagena en de daaruit ontstane *cochlea*, een belangrijke rol. De spectaculaire evolutie naar een complex gebouwd oor bij landbewonende vertebraten moet echter vooral niet opgevat worden als een bewijs van onvermogen voor het vissegehoororgaan. Integendeel, ruim een halve eeuw onderzoek heeft aangetoond dat de gehoorcapaciteiten van veel vissen in een aantal opzichten ten minste gelijkwaardig zijn aan die van hogere vertebraten, en in enige punten zelfs essentieel superieur moeten worden geacht.

Een vis is in akoestisch opzicht vrijwel gelijk aan water. In een geluidsveld ondergaat

een vis dezelfde trillingen als het omringende medium en dit leidt tot adequate prikkeling van de otolietorganen die immers als versnellingsdetectoren fungeren. Bij het passeren van een geluidsgolf komen de mediumdeeltjes in beweging. Ze gaan trillen om hun evenwichtspositie in een richting afwisselend naar en vanaf de geluidsbron. Deze deeltjestrilling kan gemeten worden als momentane of gemiddelde deeltjesverplaatsing, -snelheid of -versnelling.

Uit elektrofysiologische metingen en psychofysische (dressuur)experimenten is gebleken dat de otolietorganen al kunnen reageren op trillingsamplitudes van minder dan 10^{-10} m (Popper & Fay, 1980; Hawkins in: Tavolga et al., 1981). De gevoeligheid van het visse oor voor de deeltjestrilling ofwel de vectorcomponent van geluid is derhalve groot genoeg om biologisch bruikbaar te zijn, ook op behoorlijke afstand van een geluidsbron.

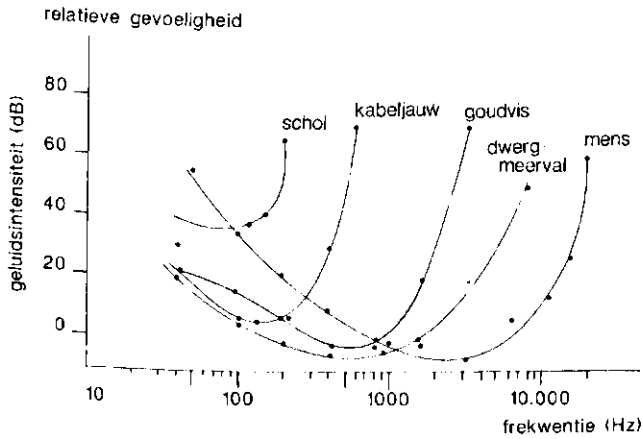
Een nog grotere gevoeligheid kan worden bereikt indien het visse oor tevens gevoelig zou zijn voor de drukcomponent van geluid. Deze scalaire (d.i. niet-gerichte) grootheid ontstaat doordat de onderlinge afstanden tussen de trillende deeltjes ook variëren, zodat plaatselijke verdichtingen resp. verdunningen optreden. Aangezien in een slecht samendrukbaar medium als water de hierbij in het spel zijnde krachten bijzonder groot zijn, is de drukcomponent, dat wil zeggen de kracht per oppervlakte-eenheid, in water relatief groot. Desondanks is druk niet rechtstreeks effectief bij haarcellen, aangezien alzijdige (de-)compressie van cellichaam en haarbundel niet tot afbuiging leidt.

Vele vissen hebben echter een met gas gevulde *zwemblaas*. Deze is veel gemakkelijker samendrukbaar dan een overeenkomstig volume water, en zal onder invloed van geluidsdruk hevig gaan pulseren. Deze pulsaties kunnen via de tussenliggende weefsels de min of meer nabij gelegen oren bereiken en de receptorcellen ten opzichte van de zware en trage otolieten doen oscilleren.

Vele vissen hebben bovendien anatomische specialisaties die de overdracht van zwemblaaspulsaties op vooral de sacculus optimaliseren. Hiertoe behoren uitlopers van de zwemblaas tot bij de oren (bij onder meer sommige *Holocentridae* ofwel eekhoornvissen) en ook met gas gevulde holten tegen of zelfs in de labyrinten (bij *Clupeidae* ofwel haringachtigen en *Mormyridae* ofwel olifantvissen).

Bij de grote, bijna 80% van de zoetwatersoorten omvattende groep van de *Ostariophysi* komt zelfs een compleet functioneel 'middenoor' voor. Uit gemodificeerde nek-werveluitsteeksels is een uiterst efficiënte hydraulo-mechanische overbrenging tussen sacculus en zwemblaas ontstaan. Tot deze groep horen onder meer de karperachtigen en de meervalachtigen. Wat betreft gevoeligheid slaat de dwergmeerval *Ictalurus nebulosus*, tot dusverre de kampioen onder de vissen, de mens in het laagfrequentiegebied en geeft in het hoogfrequentie gebied maar weinig toe (figuur 7).

Het gehoorsysteem van vissen met een zwemblaas is (direct) gevoelig voor deeltjestrilling én (indirect) voor de geluidsdruk, en is daarmee in theorie superieur aan



Figuur 7. Audiogrammen van enkele beenvissen en de mens. Op de horizontale as is de frequentie van het geluid uitgezet, op de verticale as de geluidsintensiteit. De curves geven voor de diverse soorten aan welke intensiteiten nodig zijn om bij allerlei frequenties een juist waarneembare sensatie op te wekken: hoe hoger de curve ligt, des te ongevoeliger is het dier. Als referentiewaarde (0 dB) is de drempel van het menselijk gehoor bij 1000 Hz genomen. Vissen met een zwemblaas (bij voorbeeld kabeljauw) zijn gevoeliger en hebben een groter frequentiebereik dan platvissen zonder zwemblaas.

dat van de landbewonene vertebraten die slechts drukgevoelig zijn. In principe zouden vissen namelijk in staat kunnen zijn de wetmatige relaties tussen beide akoestische input-grootheden te meten. Deze relaties betreffen onder andere hun amplitudeverhouding en hun onderlinge verschuiving in de tijd en zijn afhankelijk van factoren zoals frequentie, afstand tot de geluidsbron en aanwezigheid van reflecterende vlakken zoals wateroppervlak of bodem. Een vis kan aldus niet alleen informatie over de aard en sterkte van een geluidsbron krijgen, maar ook over bij voorbeeld de ruimtelijke relaties tussen vis, bron en omgeving (Schuijf in Tavolga et al., 1981).

Onderzoek naar dergelijke, vroeger onvermoede, later ontkende vermogens van vissen is inmiddels mogelijk geworden door vérgaande technische beheersing van de benodigde geluidsstimuli in het laboratorium of in open water. Toepassing van wat beeldend, maar niet geheel correct, als 'onderwater-quadrafonie' kan worden omschreven, heeft aangetoond dat bij voorbeeld de kabeljauw op basis van gelijktijdige detectie van druk en trilling in staat is tot 3-dimensionaal richtinghoren en afstandhoren (Buwald et al., 1983; Schuijf & Hawkins, 1983). Deze vermogens zijn verder nog slechts bij uilen en de mens min of meer aangetoond en berusten daar op een totaal andere, eigenlijk inferieure basis. De vermogens van walvissen en vleermuizen die sonar bezit-

ten zijn in dit verband een klasse apart.

De temporele structuur, d.i. het verloop in de tijd, van een signaal blijkt voor veel vissen uiterst belangrijk. Bij het herkennen van de vorm of kwaliteit van een geluidsstimulus speelt de spectrale samenstelling, d.i. frequentie-inhoud, een ondergeschikte rol. De temporele structuur van geluidsignalen is in principe ook minder afhankelijk van akoestische condities en dus geschikter om informatie te coderen die over enige afstand of onder variërende omstandigheden gedetecteerd moet worden (te vergelijken met een telegraaf). Zo kan een juist ritme van opeenvolgende geluidspulsen beslissend zijn voor herkenning van bij voorbeeld een soortspecifiek signaal. Bij sommige soorten is het vermogen om subtiele tijdspatronen te detecteren buitengewoon ontwikkeld: een goudvis kan dermate kleine, regelmatige amplitude-fluctuaties in een toon ontdekken (Fay, 1980) dat voor dit dier vermoedelijk de beste Hi-Fi afspeelapparatuur nog niet vrij van 'wow' en 'flutter' zou zijn.

Vissen kunnen ook onderscheid maken tussen verschillende geluidsfrequenties. De complexe gehoorprestaties die samenhangen met het bestaan van kritische banden en de daaraan ten grondslag liggende filtereigenschappen van het gehoor werden oorspronkelijk slechts bij hoger ontwikkelde vertebraten aanwezig geacht. Dat vissen dergelijke vermogens ook hebben is des te opmerkelijker, omdat ze het zonder een cochlea als frequentie-analysator moeten doen.

De prestaties lopen uiteen van grofweg enkele procenten verschil (d.i. een kwart tot halve toonafstand) bij de gespecialiseerde karperachtigen tot ca. 10% (1 tot 2 tonen verschil) voor niet-gespecialiseerde vissen (Enger in: Tavalga et al., 1981). Dit vermogen lijkt niet zozeer ten dienste te staan van een spectrale analyse van geluidsignalen (te vergelijken met het detecteren van 'melodie', 'klankkleur' e.d.). Relevanter is waarschijnlijk dat een vis in staat is een belangrijk signaal op grond van spectrale verschillen te onderscheiden van storende achtergrondstimuli en ruis. Slechts een klein deel van de gewoonlijk een breed frequentiegebied omvattende achtergrondruis kan niet gescheiden worden van het signaal: het betreft hier die ruiscomponenten die in de zogenaamde kritische bandbreedte dicht rondom de belangrijkste signaalfrequentie liggen (Hawkins in: Tavalga et al., 1981). Deze overblijvende ruis is natuurlijk veel minder effectief in het storen ofwel 'maskeren' van het gewenste signaal dan de hele ruisband zou zijn. Een geluidsbron kan dus veel verder verwijderd zijn en toch nog gedetecteerd worden: de verbetering in de effectieve signaal/ruis-verhouding in het zintuig vergroot de reikwijdte van het gehoor aanzienlijk. Bij de gezichtszin komen vergelijkbare verschijnselen voor in de vorm van contrast en camouflage.

Geluidssignalen die door vissen worden opgewekt en communicatie

Veel geluiden worden door vissen geproduceerd door middel van aangepaste organen, zoals de door speciale spieren in trilling gebrachte zwemblaas, en hebben een kenmerkend communicatieve functie. In dit geval zendt de geluidsproducent opzettelijke, gerichte informatie uit, veelal om één of meer andere individuen tot een specifieke reactie te brengen. Het zal geen verbazing wekken dat akoestische communicatie vooral bij sociaal levende vissen sterk ontwikkeld kan zijn. Bij juffervissen (genus *Eupomacentrus*) is vastgesteld dat de leden van een kolonie hun burens aan de stem kunnen herkennen (Myrberg, pers. comm.).

Geluidsuitingen zijn inmiddels geregistreerd bij honderden vissoorten. Hieronder vallen ook triviale geluiden veroorzaakt door vreten en zwemmen die niet strikt communicatief zijn, maar wel onbedoeld opgevangen of onderschept kunnen worden door soortgenoten of andere dieren. Myrberg (in: Tavolga et al., 1981) noemt dit 'interception' (onderschepping). Een spectaculair voorbeeld is dat van haaien die over honderden meters aangetrokken kunnen worden door het geluid van spartelende vissen (of zwemmers!).

De relatie tussen gehoorprestaties en geluidsproductie is nog verre van duidelijk. Sommige van de meest opvallende vocalisten onder de vissen hebben een uitgesproken ongevoelig gehoor, terwijl de gehoorgespecialiseerde *Ostariophysi* ondervertegenwoordigd lijken te zijn in de groep der geluidsproducenten. Mogelijk zijn de *Ostariophysi* voornamelijk aangewezen op interceptie, waarbij immers niet a priori vaststaat van welke aard het te detecteren signaal is, zodat een grote bandbreedte en gevoeligheid van het gehoor noodzakelijk is om de omgeving effectief af te kunnen luisteren. Bij akoestische communicatie daarentegen is het gamma aan relevante signalen veel beperkter en is, zeker bij sociale dieren, de geluidsbron vaak dichtbij en sterk, zodat een relatief beperkt gehoorvermogen toereikend kan zijn.

Waarneming van elektriciteit met de elektroreceptoren en knolorganen en opwekken van elektriciteit

Het is duidelijk geworden dat de elektrische zintuig een volwaardig zintuig is dat een heel belangrijke plaats inneemt in de levensverrichtingen van een vis. In het wetenschappelijk onderzoek gaat de elektroreceptie een steeds belangrijker rol innemen, omdat via dit modelsysteem bij uitstek de kennis omtrent de elektrische aspecten van zintuig en zenuwwerking vergroot kunnen worden.

Kalmijn (in: Fessard, 1974) heeft een overzicht samengesteld van de 'klassieke' literatuur over passieve elektroperceptie.

De ampullaire elektroreceptoren reageren niet op de snelle ontladingen van het elek-

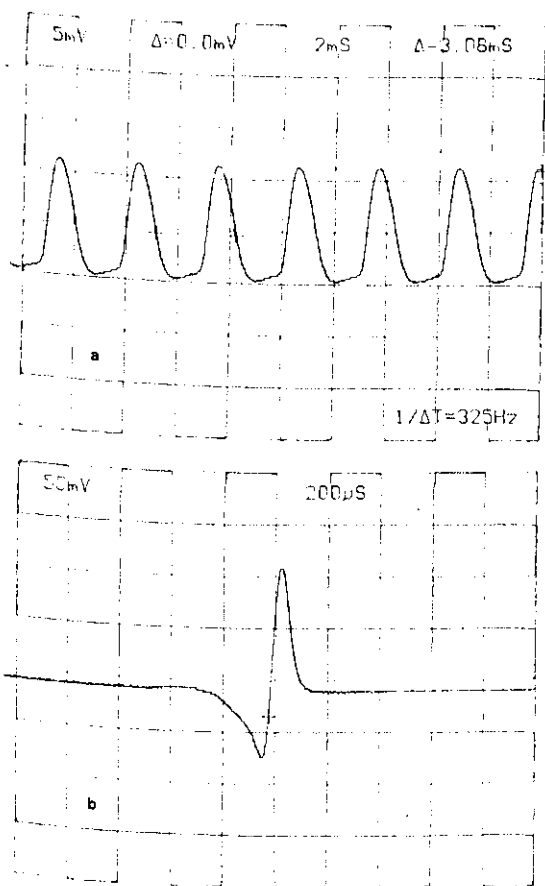
trisch orgaan, maar op laagfrequente wisselspanningen tussen 'dc' en 50 Hz. De hoogste gevoeligheid is gevonden door Kalmijn (1982) bij *Urolophus halleri*, nl. 5nV/cm. Een zintuig met zo'n extreme gevoeligheid blijkt bij waterorganismen de uitwendige kringstromen te kunnen registreren waarmee het handhaven van de ionenbalans gepaard gaat. Wormen, insecten, larven, slakken en vissen blijken alle een zeer zwak elektrisch veld te produceren, waarvan vissen met ampullaire elektroreceptoren gebruik kunnen maken bij het lokaliseren van een prooi. Niet alleen de elektrische velden van dieren, maar ook velden opgewekt door planten en chemische of fysische factoren van het watermilieu blijken een rol te spelen. Water dat stroomt in het magnetisch veld van de aarde gedraagt zich als een soort dynamo. In de bewegende (zee)waterkolom wordt een elektrisch veld opgewekt dat in sommige gevallen gebruikt kan worden voor oriëntatiedoeleinden (Kalmijn, 1982). Ook potentiaalpatronen, veroorzaakt door verschillen in de bodemsamenstelling of rottingsprocessen, kunnen elektrisch gevoelige vissen gebruiken voor elektro-oriëntatie. Naast deze elektrische of elektromagnetische oriëntatie wordt overigens nog een vorm van magneto-oriëntatie verondersteld die berust op de aanwezigheid van magnetiet in het lichaam. Dit materiaal is inmiddels bij veel magnetisch beïnvloedbare dieren aangetoond en zou onder meer bij zalmen voorkomen. De werking van magnetiet is nog onbekend.

Actieve elektroperceptie is aangetoond bij sommige *Cypriniformes* (*Gymnotoidei*) en bij *Mormyriiformes*. Deze groepen vissen worden *zwak elektrisch* genoemd, omdat hun ontladingen niet het vermogen hebben om in water dieren te verstijven of te verlammen. De *Gymnotoidei* komen voor in het zoete water van Zuid-Amerika. Deze groep bestaat uit 6 families met zo'n 80 species. De *Mormyriiformes* met zo'n 200 species komen voor in Afrika, evenals de nijsnoek (genus *Gymnarchus*). De elektrische ontladingen van de *Mormyriiformes* en de *Gymnotoidei* komen in tweeërlei vorm voor: een continue wisselspanning met een zeer stabiele frequentie of een reeks korte impulsen (figuur 8).

Hoorbaar gemaakt met een geluidsinstallatie klinken dergelijke ontladingen als gezoem of gespetter. De bijbehorende zintuigen zijn afgestemd op de frequentie-inhoud van de ontladingen en op de sterkte. De zintuigen die gebruikt worden voor het registreren van deze ontladingen heten *knolorganen*. Het zijn microscopisch kleine instulpingen van de huid die zich afgesnoerd hebben tot onderhuidse knollen. Deze knollen reageren op prikkelfrequenties van 50 tot 10 000 Hz, afhankelijk van het type zintuigen en vissoort. De tot nu toe gevonden gevoeligheidsdrempels zijn van de orde van grootte van enkele $\mu\text{V}/\text{cm}$ (Heiligenberg, 1977): voor deze receptoren is een grote, absolute gevoeligheid minder belangrijk dan het vermogen om *kleine veranderingen* in veldsterkte te detecteren.

Eén van de meest bestudeerde eigenschappen van de zwak elektrische vissen is de 'Jamming Avoidance Response'. Wanneer twee vissen die elk een golfvormige ontlading

ding van een zelfde frequentie afgeven, elkaar naderen, 'verstemmen' zij hun ontladingsfrequentie totdat er geen interferentie voor het systeem meer optreedt. Dit gedrag is vooral door Heiligenberg modelmatig uitgewerkt en wordt gepropageerd als een veel-



Figuur 8. Registraties van elektrische ontladingen van twee soorten zwak elektrische vissen.
 a. *Eigenmannia* sp. (Zuidamerikaanse groene mes-aal): de waarde van het signaal dat in dit geval enkele centimeters naast een vis in een plastic zak werd gemeten, bedraagt van piek tot piek ongeveer 10 mV. Opvallend is het zeer regelmatige ontladingspatroon waarvan de herhalingsfrequentie 325 Hz bedraagt ('zoemen').
 b. *Gnathonemus* sp. (Afrikaanse olifantsvis): de waarde van het signaal dat op dezelfde manier als bij *Eigenmannia* is gemeten, bedraagt van piek tot piek 150 mV. Het ontladingspatroon is zeer wisselvallig, maar bestaat uit onderling identieke, snelle pulsen ('spetteren').

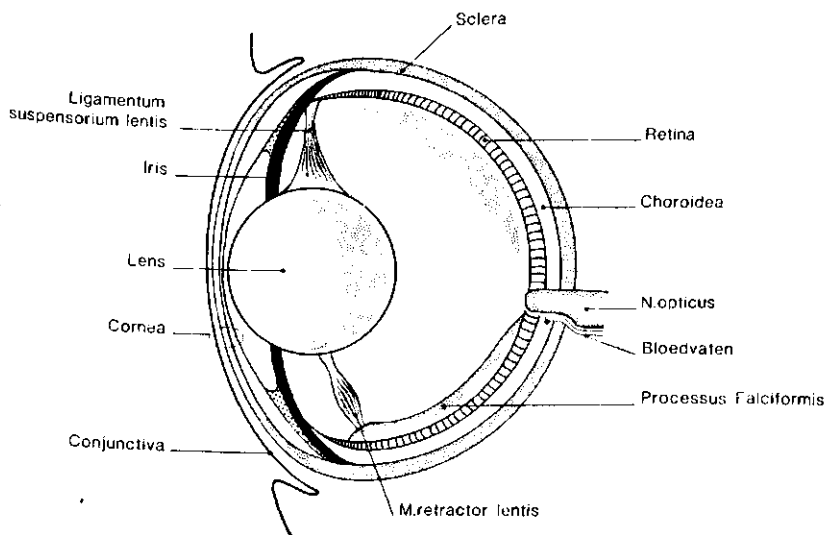
belovend modelsysteem voor neuro-ethologisch onderzoek (Bennett in: Hoar & Randall, 1971; Fessard, 1974; Heiligenberg, 1977; Northcutt & Davis, 1983).

Het opwekken van elektrische schokken door dierlijke organismen, zoals vissen, wordt dierlijke elektriciteit genoemd. Dit verschijnsel was duizenden jaren geleden al bekend. De kennis omtrent het vermogen van de siddermeerval om prooien, maar ook argeloze vissers te verlammen door elektrische ontladingen, kan getraceerd worden tot ca. 3000 v. Chr. Op de reliëfs van de tombe van Ti te Sakkara bij Kairo treffen we afbeeldingen van deze nijlbewoner en zijn vissers aan die het eerste historische aanknopingspunt vormen. Inmiddels weten we dat siddervissen hun ontladingen produceren met behulp van een speciaal elektrisch orgaan dat eigenlijk een gemodificeerde spier is. De sidderaal (*Electrophorus electricus*) uit het Amazonegebied, de siddermeerval (*Malapterurus electricus*) uit het Nijlgebied, de sidderrog (*Torpedo torpedo*) en de sterrenkijker (*Astroscopus* sp.) uit de Middellandse Zee vormen samen de groep van de sterk elektrische vissen. Zij kunnen met hun elektrische organen spanningsstoten opwekken van respectievelijk 500, 300, 60 en 5 Volt. De ontladingsstroom en -spanning is aangepast aan het geleidingsvermogen van het water. Piekvermogens van 1 kW komen voor. De functie van deze sterke ontladingen is niet uitgebreid onderzocht. In ieder geval spelen ze een rol bij verdediging en verlamming van prooidieren. Ons hedendaags woord narcose verwijst nog naar het verschijnsel 'narkè', waarmee Aristoteles en Athenaeus de effecten van siddermeerval en de sidderrog aanduiden.

Het oog en de waarneming van licht

Het visse-oog wijkt in bouw niet af van andere vertebratenogen (figuur 9). Het bestaat in essentie uit een *lens* en een lichtgevoelige *retina*. Toch vinden we enkele typische specialisaties voor het leven in water. Het gaat vooral om aanpassingen aan de vaak geringe hoeveelheid licht op grotere diepte en aan de beperkte spectrale bandbreedte. Voorts kan een vis geen gebruik maken van de lichtbrekende eigenschappen van een kromme *cornea*, die zich op het grensvlak bevindt tussen lucht en oogbolvloeistoffen zoals bij landvertebraten. Vissen moeten het daarom helemaal hebben van het zeer grote lichtbrekende vermogen van de lens, die enerzijds het gevolg van de bolvorm is, anderzijds berust op een toename van de brekingsindex van de rand naar het midden, zodat een door vallende lichtstraal steeds verder gebroken wordt.

Dit principe dat in de optische industrie geïmiteerd wordt door lenzen op te bouwen uit verschillende glassoorten zorgt bovendien voor een hoge optische kwaliteit van de visselens met verminderde sferische of chromatische aberratie. Het beeld wordt scherp gesteld op het netvlies door de lens naar voren of naar achteren te bewegen, waarbij de *lensvorm* niet verandert in tegenstelling tot veel landdieren die de lens platter of boller maken.



Figuur 9. Schematische langsdorsnede van een visseog. De meest kenmerkende aanpassing aan water is de bolvormige lens. Gewijzigd naar: Lagler et al. (1977).

Kraakbeenvissen (*Elasmobranchiën*) kunnen de ooggevoeligheid net als landdieren reguleren door middel van de iris. De overige visgroepen doen dit doorgaans door middel van de zogenaamde retinomotoriek. Dit houdt in dat ze de pigmentcellen die tussen de lichtgevoelige receptoren liggen, zodanig kunnen bewegen dat ze het licht afschermen. Bij de meeste kraakbeenvissen en enkele beenvissen passeert het licht de fotoreceptoren tweemaal, omdat het teruggekaatst wordt door een zogenaamd *tapetum lucidum*, een spiegel. Zulke ogen lichten net als katteogen. Het tapetum is opgebouwd uit cellen die guaninekristallen bevatten of andere reflecterende deeltjes.

De optische as van het oog hoeft niet altijd samen te vallen met de visuele as of blikrichting. Bij sommige vissen, vooral bij rovers die in voorwaartse richting moeten kijken om de afstand tot hun prooi te schatten, is de pupil peervormig. Een deel van de pupil wordt dan niet bedekt door de lens. Dit zorgt ervoor dat beeldvorming op het netvlies mogelijk is door schuin door de lens vallend licht. Snoeken hebben zelfs kijkgroeven op hun snuit vlak voor hun ogen waardoor de prooi toch door de twee zijdelings geplaatste ogen tegelijkertijd kan worden waargenomen. Dit is nuttig voor dieptezien. Vaak vinden we in zulke gevallen ook nog karakteristieke aanpassingen in de retina, op de plaats van beeldvorming.

Vissen kunnen ook om een hoekje kijken, maar de lichtbreking van water naar lucht stelt een grens aan de hoek waaronder vissen door het wateroppervlak naar de luchtwe-

reld kunnen kijken. De hele bovenwereld wordt samengevouwen in een kegel met een openingshoek van 97°. Dit komt er bij afwezigheid van rimpeling op neer dat de bovenwereld voor de vis afgebeeld wordt in een cirkel waarvan de doorsnee 2,26 maal de diepte van de vis bedraagt: het zogenaamde Snellius-venster. Kijkt een vis onder een grotere hoek naar het wateroppervlak, dan gaat dit als spiegel werken en kan hij via het wateroppervlak bij voorbeeld de bodem zien.

Het lichtgevoelige gedeelte van het oog – retina of netvlies genaamd – ligt binnenin de achterzijde van het oog en bevat, net als bij andere gewervelde dieren twee typen receptorcellen. *Staafjes* vindt men bij alle vissoorten, maar *kegeltjes*, die in het algemeen alleen bij hoge verlichtingssterkten werken, vinden we niet bij soorten die in duister water leven. Zowel staafjes als kegeltjes bevatten zogenaamde *fotopigmenten* die licht van bepaalde golflengten absorberen, afhankelijk van hun moleculaire bouw. De pigmenten zijn doorgaans het best aangepast aan de golflengten van het licht dat doorgelaten wordt tot het water waarin de vissen leven. Vissen uit de diepzee zijn doorgaans gevoeliger voor blauw dan vissen uit het oppervlaktewater. Bij trekkende vissen verandert de organisatie van de retina wanneer de omgeving waarin zij leven verandert. De paling bij voorbeeld krijgt, wanneer hij gaat trekken niet alleen grotere ogen, ook zijn fotopigment past zich aan aan het blauw van het diepe zeewater.

Vissen met slechts één fotopigment komen voor in goed verlicht zeewater. De golflengte van maximale absorptie van dat pigment past precies bij de overheersend blauwgroene kleur van de achtergrondverlichting. In deze habitat zien ze donkere, niet-reflecterende voorwerpen goed tegen de lichte achtergrond, maar lichte voorwerpen slecht. Een pigment dat niet correspondeert met de golflengte van het achtergrondlicht zal het juist mogelijk maken om een licht voorwerp te onderscheiden van de achtergrond die een relatief donkere impressie geeft voor dit pigment. Donkere voorwerpen worden daarentegen moeilijker waargenomen.

Vissen met beide fotopigmentsystemen kunnen lichte en donkere objecten goed onderscheiden van alle achtergronden, zelfs als beide systemen niet tegelijkertijd gebruikt worden. Gelijktijdig gebruik van beide systemen zal onder de verschillende omstandigheden gewaarwordingen opleveren die niet alleen verschillen wat betreft contrast, maar ook als een primitieve vorm van kleurgewaarwording kunnen worden opgevat. Dergelijke voorbeelden illustreren hoe kleuren zien met verschillende pigmentsystemen geëvolueerd kan zijn door de noodzaak tot contrastverhoging (Levine & MacNicoll, 1982; Lythgoe in: Ali, 1980).

Voor diepgaande en gedetailleerde overzichten over structuur en functie van het visseog wordt verwezen naar publikaties (Ali, 1975; Powers & Easter in: Northcutt & Davis, 1983).

Vissen blijken ook over een zogenaamd *pineaal orgaan* – een ‘derde oog’ – te beschikken. De pineale organen, gelegen op het dak van de tussenhersenen, bevatten fo-

topigment in staafjesachtige structuren die lichtgevoelig zijn. Hoewel hierover nog veel onbekend is, blijken deze 'ogen' te fungeren als lichtreceptoren en hormoonklieren. Waarschijnlijk vindt er geen beeldvorming plaats, maar registreren zij de totale verlichtingssterkte. Men neemt aan dat deze 'derde ogen' zintuighormoonklieren zijn die een rol spelen bij dag- en nachtritmen en bij voortplantingscycli.

Reuk- en smaakzintuigen

Vissen hebben een reukzin en een smaakzin zoals alle andere gewervelden. Bij vissen worden reuk en smaak echter beide gestimuleerd door prikkels die in water zijn opgelost. Toch heeft het zin om het onderscheid tussen reuk en smaak te handhaven vanwege de bouw van de zintuigstructuren, hun innervatie en vooral de biologische betekenis.

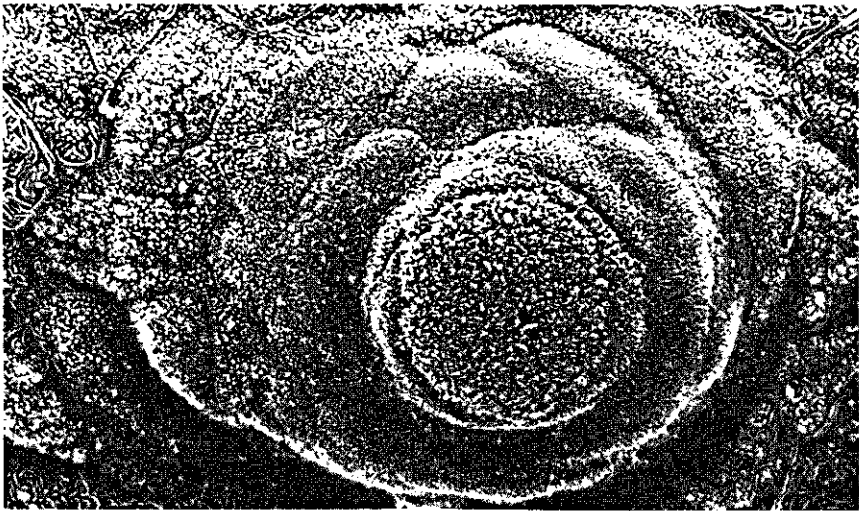
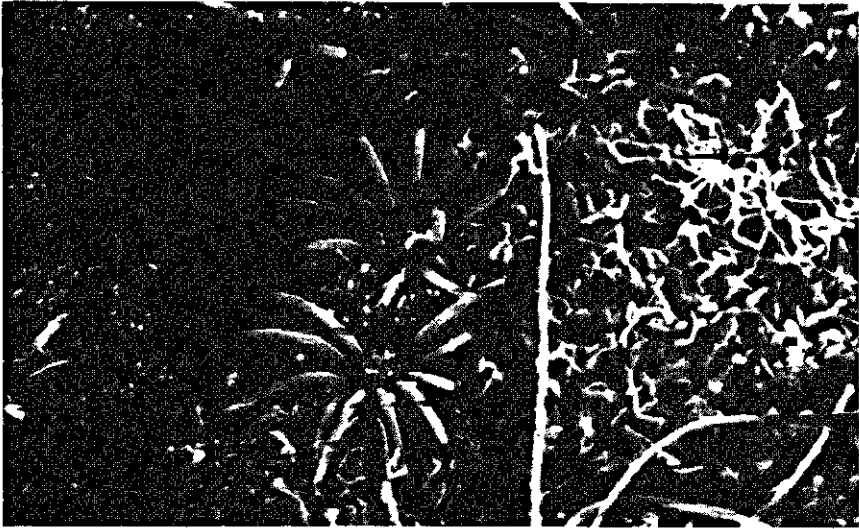
Een argument voor de taakverdeling tussen smaak en reuk vinden we bij voorbeeld in de reacties van meervalachtigen op stimulatie met aminozuur: aminozuren wekken via de reuk andere gedragspatronen op dan via de smaak.

Een vergelijking met de chemische zin van landdieren toont aan dat de functie van de reuk voor waterdieren en landdieren ruwweg genomen hetzelfde is, maar dat de smaakzin bij vissen van relatief groter belang is. Uitgebreid worden reuk- en smaakzin behandeld door o.a. Hara (in: Hoar & Randall, 1971), Jonsson (in: Ali, 1980), Finger, Tucker en Litte (in: Northcutt & Davis, 1983). Een vergelijking met de reukzin van landvertebraten wordt gegeven in Stoddart (1980).

Het reukzintuig is een in duplo uitgevoerde doorstroomkamer op de snuit van de vis, bekleed met plooien reukepiteel (figuur 3). De reukholte, ook wel reukgroef genoemd, is volledig gescheiden van het ademhalingscircuit. De plooien van het reukepiteel variëren in aantal per vissoort. Zo heeft de stekelbaars slechts 2 plooien per reukgroeve, maar de paling met zijn uitstekende reukzin wel 80. In het reukepiteel liggen de eigenlijke zintuigcellen. Het zijn gespecialiseerde uitlopers van de reukzenuwcellen, waarbij de zenuw ongemerkt in de zintuigcel overgaat. Zulke zintuigzenuwcellen noemt men de primaire zintuigcellen. De zintuigcellen zijn voorzien van ciliën die zorgen voor de voortbeweging van het water zorgen als voor de detectie van geurstoffen. Per zintuigcel vinden we zo'n 20 tot 30 ciliën van ca. 25 μm lengte (figuur 10).

Water met geurstof wordt door de instroomopening naar binnen gevoerd en door de trilharen van het reukepiteel verder gepompt. Daarna verlaat het via de uitstroomopening de reukholte weer. Het reukzintuig wordt geïnnerveerd door de eerste kopzenuw, de *nervus olfactorius*, die de vertaalde reukprikkel doorgeeft naar het *telencephalon*, de eindhersenen (cerebrum) (figuur 4).

De gevoeligheid van de reuk is onderhevig aan seizoensschommelingen. Recent heeft men aanwijzingen gevonden dat de wisselingen in gevoeligheid onder andere onder invloed staan van hormoonspiegels. Bekend is de haast ongelooflijk grote gevoeligheid



Figuur 10. Scanning-elektronenmicroscopische foto van chemisch gevoelige receptoren van een 13 dagen oude dwergmeerval.

A. Een stukje reukepiteel met ciliën; de ciliën staan bekend als de receptieve structuren die bovendien zorgen voor transport van water en geurstof langs het reukepiteel. Vergroting $2200\times$.

B. Een smaakknop op de huid; de zintuigcellen met microvilli liggen midden in de ringvormige structuur. Vergroting $2200\times$.

Foto's: Jan van der Linden & Cees Eigenhuis.

van vissen voor sommige geurstoffen. De paling reageert bij voorbeeld op 3×10^{-18} M β -fenylethanol — een bepaalde bloemengeur — wat overeenkomt met slechts enkele moleculen per mm^3 . Opgemerkt dient te worden dat deze testgeurstof normaliter eigenlijk niet in water voorkomt! De meest effectieve prikkels zijn in het algemeen aminozuren, de bouwstenen van eiwitten. Bij dwergmeervallen (*Ictalurus*) vindt men nog reacties op aminozuren in concentraties van $0,5 \times 10^{-8}$ M.

De reuk is belangrijk bij de voedselvererving en wel speciaal bij de 'appetitieve' aspecten daarvan: het detecteren en het opwekken van de eetlust. Zo worden haaien door geuren ertoe aangezet om prooien op te sporen. Experimenteel is aangetoond dat de reukzin gebruikt wordt bij oriëntatie en migratie van bij voorbeeld paling en zalm. Verder schijnt de reuk een rol te spelen bij schoolvorming, bij het paaien en andere vormen van sociaal gedrag. Vermeldenswaard is ook de reactie op 'schrikstof', bij voorbeeld bij karperachtigen. Schrikstof is een specifiek voorbeeld van signaalstoffen die ook wel feromonen genoemd worden. Beschadigingen van de huid zorgen voor het vrijkomen van zo'n geurstof die een zeer sterke alarmreactie oproept bij de soortgenoten. De plaats des onheils wordt daarna gemedend.

De smaakzin komt voor in de vorm van de 'echte' smaakzintuigen die door kopzenuwen worden geïnnerveerd (figuur 4) en als 'vrije zenuwuiteinden' van ruggemergzenuwen. Deze echte smaakreceptoren zijn epiteelcellen met microvilli, die tot smaakknoppen gegroepeerd zijn (figuur 3 en figuur 4). De zintuigcellen maken via synapsen contact met hun zenuwen en worden daarom secundaire zintuigcellen genoemd. Ze komen voor in de mondholte en bij veel vissoorten zelfs over het hele lichaamsoppervlak. Op de lippen, in de mond en soms ook op de baarddraden liggen smaakknoppen die geïnnerveerd worden door de VII^e kopzenuw, de *nervus facialis*. Een andere tak van dezelfde zenuwwortel, de *nervus VII recurrens*, innerveert de smaakknoppen op de huid van vissoorten zoals de meerval (*Ictalurus*). Deze groep smaakknoppen wordt voornamelijk gebruikt voor het 'voorproeven' dat bij meervallen dus ook kan plaatsvinden op het hele lichaamsoppervlak. Dieper in de mondholte, in de kieuwkorf en op de kieuwbogen ligt een groep smaakknoppen die wordt geïnnerveerd door de IX^e kopzenuw, de *nervus glossopharyngeus*, en de X^e, de *nervus vagus*. Deze groep smaakknoppen speelt een belangrijke rol bij de doorslikfase van het voedselopnemen. De smaakzin als geheel is dus, anders dan de reukzin, betrokken bij de zgn. 'consummatore' aspecten van de voedselopname.

Van de vrije zenuwuiteinden op de huid is eigenlijk weinig bekend uit fysiologisch onderzoek. Op de huid zijn bij sommige vissoorten losse chemoreceptieve zintuigcellen gevonden die via een synaps aangesloten zijn op de spinale zenuwen.

Literatuur

- Ali, M.A. (ed.), 1975. Vision in fishes. NATO Advanced Study Institutes Series A, vol. 1. Plenum press, New York, 836 pp.
- Ali, M.A. (ed.), 1978. Sensory ecology. NATO Advanced Study Institutes Series A, Vol. 35. Plenum Press, New York.
- Ali, M.A. (ed.), 1980. Environmental physiology of fishes. NATO Advanced Study Institutes Series A, vol. 35. Plenum Press, New York, 723 pp.
- Bleckman, H., I. Waldner & E. Schwarz, 1981. Frequency discrimination of the surface feeding fish *Aplocheilichthys lineatus* – a prerequisite for prey localization? *Journal of Comparative Physiology* 143: 485 – 490.
- Buwalda, R.J.A., A. Schuijff & A.D. Hawkins, 1983. Discrimination by the cod of sounds from opposing directions. *Journal of Comparative Physiology* 150: 175 – 184.
- Dijkgraaf, S., 1963. The functions and significance of the lateral-line organs. *Biological reviews* 38: 51 – 105.
- Fay, R.R., 1980. Psychophysics and neurophysiology of temporal factors in hearing by the goldfish: Amplitude modulation detection. *Journal of Neurophysiology* 44: 312 – 332.
- Fessard, A. (ed.), 1974. Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. III, part 3. Springer Verlag, New York.
- Heiligenberg, W., 1977. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. A neuro-ethological approach. Springer Verlag, Berlin, 85 pp.
- Hoar, W.S. & D.J. Randall (eds.), 1971. Fish physiology V. Academic Press, New York/London, 600 pp.
- Kalmijn, A.J., 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science* 218: 916 – 918.
- Lagler, K.F., J.E. Bardach & R.R. Miller, 1977. Ichthyology. 2nd Ed. John Wiley & Sons Inc., 546 pp.
- Levine, J.S. & E.F. MacNichol, 1982. Color vision in fishes. *Scientific American* 246: 140 – 149.
- Lissmann, M.W., 1951. Continuous electric signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus*. *Nature* 167: 201.
- McKeown, B.A., 1984. Fish migration. Croom Helm, London, 224 pp.
- Northcutt, R.G. & R.E. Davis (eds.), 1983. Fish neurobiology. Vol. 1: Brainstem and sense organs. University of Michigan Press, Ann Arbor, 414 pp.
- Popper, A.N. & R.R. Fay (eds.), 1980. Comparative studies of hearing in vertebrates. Springer Verlag, New York, 457 pp.
- Schuijff, A. & A.D. Hawkins, 1983. Acoustic distance discrimination by the cod. *Nature* 302: 143 – 144.
- Stoddart, D.M., 1980. The ecology of vertebrate olfaction. Chapman & Hall, London/New York, 234 pp.
- Tavolga, W.N., A.N. Popper & R.R. Fay (eds.), 1981. Hearing and sound communication in fishes. Springer Verlag, New York, 608 pp.

Leven met kieuwen

A.D.F. Addink, S.E. Wendelaar Bonga en C.M. Ballintijn

Inleiding

Alle waterbewoners, behalve de meest eenvoudige, gebruiken kieuwen voor hun ademhaling. De functies van kieuwen betreffen:

- opname van zuurstof en afgifte van koolzuur en ammoniak,
- ionenregulatie en zuurbase evenwicht, en
- stofwisselingsregulatie en excretie.

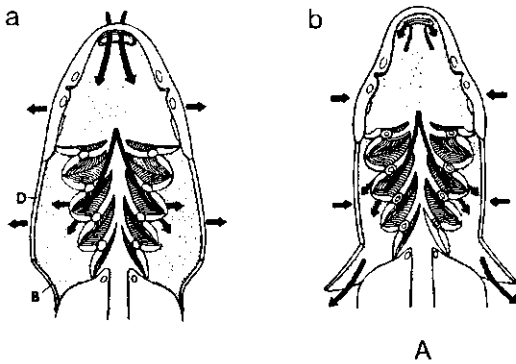
Deze processen zijn op velerlei manieren aan elkaar gekoppeld.

Bij de vissen heeft de kieuwademhaling haar hoogste ontwikkeling bereikt. Deze ontwikkeling heeft in de loop van de evolutie onder zware druk gestaan, omdat water een zeer ongunstig ademhalingsmedium is. De concentratie zuurstof is in water maar $\frac{1}{30}$ deel van die in lucht. In vergelijking met lucht moet er voor een gelijke zuurstofopname een veel groter volume langs de kieuwen – de organen voor zuurstofopname – gepompt worden. Bovendien vergt het pompen van water ook veel meer energie dan het pompen van lucht. Dat komt niet alleen door het grote volume, maar ook omdat water veel visceuzer is en het bovendien een veel grotere massa heeft dan lucht. Niettemin zijn vissen er in de loop van de evolutie in geslaagd om een zeer efficiënt systeem voor zuurstofopname met kieuwen te ontwikkelen. In dit hoofdstuk zal een drietal specifieke kenmerken van het leven met kieuwen worden behandeld:

- bouw en werking van kieuw- en ademhalingsmechanismen;
- gas-, ionen-, en stofwisseling;
- milieufactoren, onder te verdelen in enerzijds zoetwater- en zoutwatervissen, anderzijds zuurstofbeschikbaarheid, alsmede de invloed van verzuring en vervuiling van water op het functioneren van de kieuw.

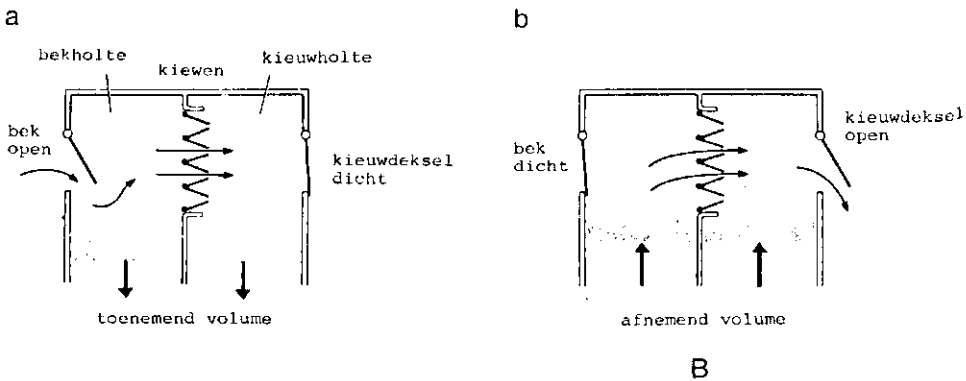
Werking van de kieuw

In de horizontale doorsnede van de kop van een vis zien wij de waterstroom in de bek komen (figuur 1Aa) en via de voorste vier kieuwbogen die aaneengesloten liggen, in de richting van de kieuwdeksel stromen. De beide kieuwdeksels zijn gesloten. Nader



Figuur 1A. Doorsnede van de kop van een beenvis en het ademhalingspompmechanisme (D = kieuwdeksel; B = gesloten kieuwdekselrand).

- a. Inademen met de bek open.
- b. Uitademen met gesloten en geopende kieuwdekselrand.



Figuur 1B. Schema van het pompmechanisme in de kieuwventilatie van een beenvis. Het water stroomt steeds van voor naar achteren door de kiewen.

- a. Inademen: zowel bekholte als kieuwholte nemen water op, kieuwdeksel gesloten.
- b. Uitademen: kieuwdekselrand open en bek gesloten.

Bron: Eckert & Randall (1983).

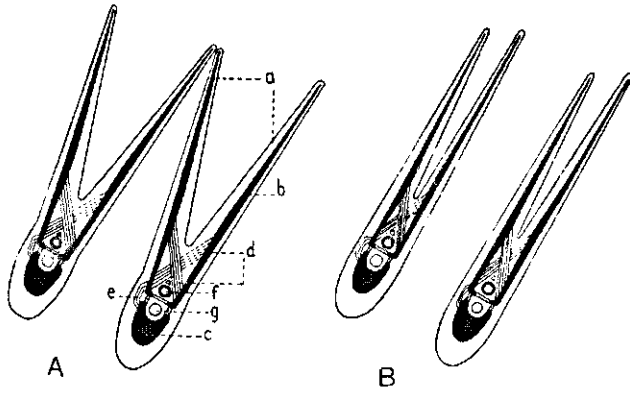
gepreciseerd blijkt het pompmechanisme in twee delen uiteen te vallen. Eerst vult de bek zich door een onderdruk met water, evenals de holte binnen de gesloten kieuwdeksels. De bekholte en de kieuwdekselholte verwijden zich ondertussen verder. Vervolgens sluit de vis zijn bek. Het water wordt uit de bekholte via de kieuw naar de geopende kieuwdeksels gepompt. De ruimte tussen kieuw en kieuwdeksels wordt ook ver-

kleind (figuur 1Ab). Schematisch is deze dubbele pomp weergegeven in figuur 1B. In a wordt water opgenomen. In b wordt het water na passage door de kieuwen via de kieuwdeksels weggepompt.

Met een tiental kopspieren wordt alle water in één richting langs de kieuwen gepompt. De kieuwen zelf bevatten veel kleine spiertjes die de stand van de kieuwbogen en filamenten bepalen. De filamenten (figuur 2) worden door hun elasticiteit met de uiteinden tegen elkaar gedrukt, zodat een aaneengesloten kieuwgordijn gegarandeerd wordt. Toch wijken in een ademcyclus de filamenten tweemaal uiteen door contractie van kleine spiertjes (d): één maal voor het verkrijgen van een goede pompwerking en één maal met als resultaat een besparing van energieverbruik bij het verplaatsen van het visceuze water.

De dubbelwerkende zuig-perspomp pompt het water zowel tijdens de inademing als tijdens de uitademing (contractie) in één richting over het kieuwepiteel. Dit draagt sterk bij tot de efficiëntie van het systeem, omdat het op snelheid brengen/afremmen van een zwaar medium als water zeer veel energie kost. Nauwkeurige, via het zenuwstelsel gestuurde contracties van de bovengenoemde spiertjes bewerkstelligen gedurende elke ademcyclus de continuïteit van de waterstroom waardoor opgeloste gassen en ionen beter uitgewisseld kunnen worden.

Ook de regeling van de ventilatie geschiedt op een zo efficiënt mogelijke wijze. Het



Figuur 2. Doorsnede van 2 kieuwbogen (a = kieuwfilament; b = kraakbeen in de filamenten; c = kraakbeen in de kieuwbogen; d = spiertjes; f, g = bloedvaten).

A. De filamenten van 2 kieuwbogen worden elastisch tegen elkaar aangehouden. Bij contractie van spiertjes d gaat het filamentgordijn open.

B. Door contractie van de spiertjes d wijken de filamenten en kan het water ongehinderd doorstromen.

Bron: Eckert & Randall (1983).

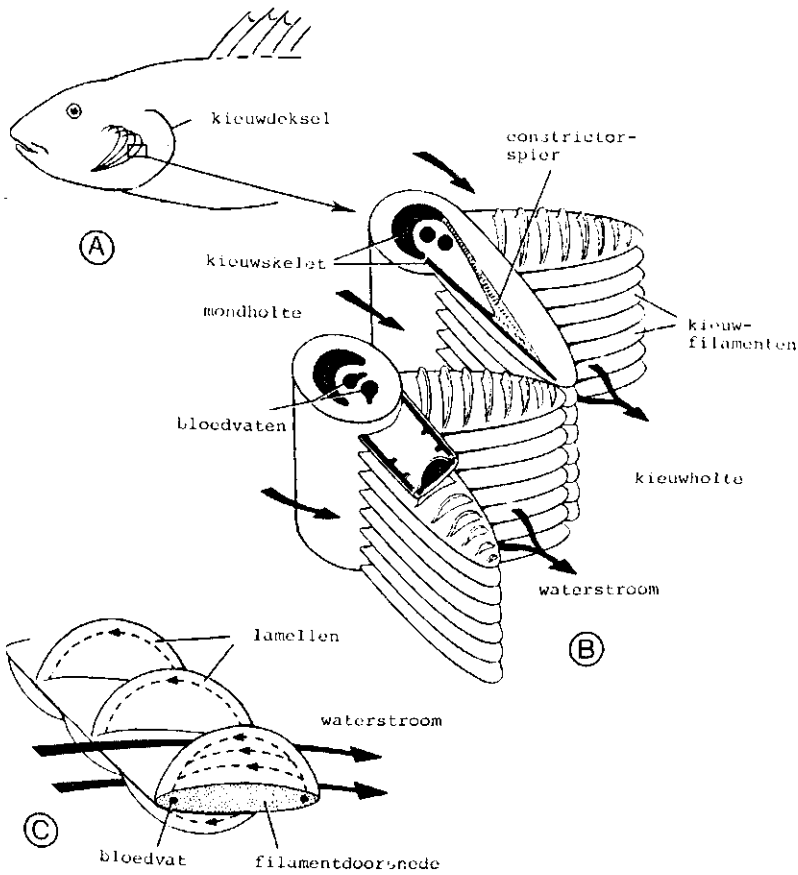
centrale zenuwstelsel van beenvissen, dat met name bestaat uit kernen in de hersenstam en in de middenhersenen, bestuurt de ademhaling o.a. via de 5e, 7e, 9e en 10e kopzenuw, enerzijds qua ademhalingsritme of frequentie, anderzijds qua ademhalingsvolume. Vissen hebben daar een ingenieuze oplossing voor. Veel van hun kopspiers – meestal ongeveer 10 – kunnen namelijk een bijdrage leveren aan de ademhalingspomp, doordat er in het kopskelet allerlei gewrichten en banden zorgen voor een sterke mechanische koppeling die beweging overdraagt. De ademintensiteit wordt sterk geregeld door het geheel in- of uitschakelen van spieren. Hierdoor werken de deelnemende spieren altijd dicht bij hun optimale belasting. Bij zwakke ademhaling zijn alleen enkele zogenaamde primaire ademspieren actief. Bij hogere ademintensiteit worden meer spieren gerecruiteerd en werken spieren mee die normaal bij voedselopname worden gebruikt. Omdat een spier bij een bepaalde belasting zijn energetisch hoogst mogelijke efficiëntie bereikt, is een systeem waarbij de sterkte van de ademhaling geregeld wordt door het verlagen, respectievelijk verhogen van de contractie van alle deelnemende spieren, niet gunstig.

Door de goede oplosbaarheid van CO₂ in water vindt de regulatie van de ademhaling van vissen plaats onder invloed van zuurstof en niet door CO₂ zoals bij zoogdieren.

Een aantal vissoorten, zoals de karper (*Cyprinus carpio* L.) en de zeelt (*Tinca tinca* L.), vertoont tijdens perioden van lage lichamelijke activiteit in zuurstofrijk water een aanpassing in het ademhalingspatroon, de zogenaamde ‘periode-ademhaling’. Series van drie tot tien ademhalingscycli worden dan afgewisseld met pauzes van tientallen seconden in een zeer regelmatig patroon. Bij een dergelijke lage zuurstofbehoefte is het economischer om periodiek een serie ademhalingsbewegingen van een redelijke intensiteit uit te voeren, dan continu zeer zwakke ademhalingsbewegingen waarbij allerlei verliezen (o.a. wrijvingsverliezen) een onaanvaardbaar deel van de totale belasting gaan uitmaken.

Ten slotte is er bij waterademhaling nog een specifiek punt dat niets met energetische efficiency te maken heeft. In water komen zeer veel meer verontreinigingen in de vorm van zwevende partikeltjes voor dan in de lucht. Deze bereiken met de ademwaterstroom de kieuwen en dreigen de fijne poriën van het uitwisselingsstelsel te verstopen. Dit wordt tegengegaan doordat op de kieuwen zintuigen aanwezig zijn die deze partikels detecteren en reflexmatig een ‘hoest’ opwekken. Een waterstroom gaat van achter naar voren waardoor de kieuwen worden schoongespoeld. Vissen die vaak in troebel water vertoeven, zoals de karper en de zeelt, bezitten in de hersenen zelfs een zogenaamde ‘hoestgenerator’, een stelsel dat met regelmatige intervallen de normale ademhaling onderbreekt en een hoest opwekt.

De gasuitwisseling van zuurstof en koolzuur is geoptimaliseerd, doordat in de kieuwen water en bloed in tegengestelde richting langs elkaar stromen (figuur 3). Door toe-



Figuur 3.

- A. Ligging van vier kieuwbogen aan de linker zijde van de vis (onder het kieuwdeksel).
 B. Detail van twee kieuwbogen; de filamenten raken elkaar aan de uiteinden.
 C. Detail van een kieuwfilament met lamellen; de zwarte pijlen geven de waterstroomrichting aan, het bloed stroomt volgens het tegenstroomprincipe door de lamellen.

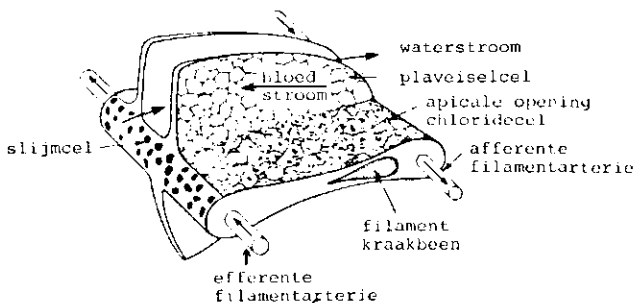
passing van dit tegenstroomprincipe kan het bloed een hogere zuurstofspanning bereiken dan het de kieuwen verlatende ademhalingswater en bereikt de uitwisselings-efficiëntie een niveau van soms wel 80%. Bij een mens is de efficiëntie van de gasuitwisseling slechts ongeveer 25%.

Bouw van de kieuw

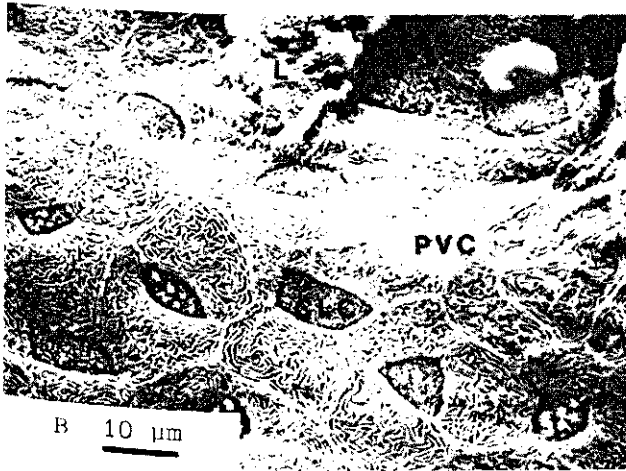
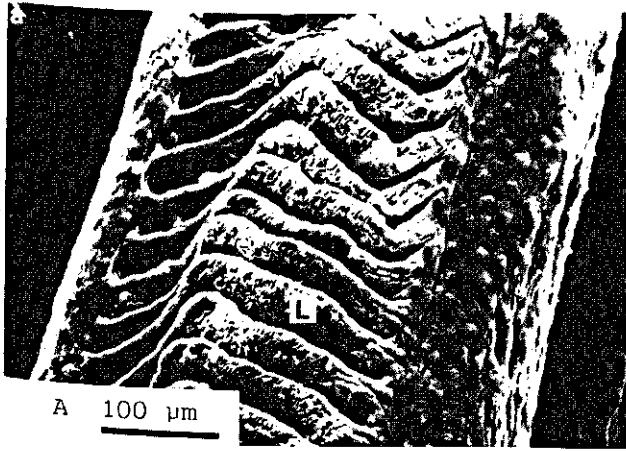
In de eerste plaats is het uitwisselingsoppervlak, de buitenste cellaag van de kieuwen of epiteel, betrekkelijk dun (hoewel door de minder beschermde ligging niet zo dun als het longepiteel van zoogdieren), zodat de diffusieweg van water naar bloed gering is (figuur 4). Gassen worden daardoor gemakkelijk uitgewisseld. Dit diffusiegemak beperkt zich uiteraard niet tot gassen alleen, maar betreft ook andere in een waterig milieu oplosbare stoffen. Aan de ene kant vormt het kieuwsysteem een belasting voor water- en zouthuishouding door verlies of overmatige opname, maar anderzijds kan het ook een rol spelen bij excretieprocessen van een vis. In de tweede plaats is het oppervlak van het kieuwepiteel relatief groot: tot 90% van het totale lichaamsoppervlak. Het epiteel is gelegen op de lamellen die op de kieuwfilamenten staan (figuur 4). De kieuwlamellen (i) bestaan uit centrale bloedcapillairen met smalle, dunne cellen, het epiteel, die naar het water toe met een slijmlaag bedekt zijn, zoals bij de zalm in figuur 5.

De doorbloeding via dat capillair vatennetwerk kan beïnvloed worden door o.a. adrenaline dat, evenals stress, de doorstroming vergroot. In het epiteel zijn de openingen van chloridecellen waarneembaar, zoals afgebeeld in figuur 5B. Het totale oppervlak dat voor ademhaling van vissen in water beschikbaar is, is meestal aanmerkelijk kleiner dan dat van zoogdieren op het land. Een uitzondering vormt de tonijn – snel zwemmend in volle zee – met 13 m² bij een gewicht van 1,5 kg, terwijl een mens van 70 kg een longenoppervlak van 63 m² tot zijn beschikking heeft.

Uit tabel 1 blijkt, dat de forel, zwemmend in zuurstofrijk beekwater, een aanzienlijk kleiner oppervlak tot zijn beschikking heeft, terwijl meervallen, verblijvend in troebel



Figuur 4. Doorsnede en zij-aanzicht van een filament met drie lamellen, waarop zich plaveiselcellen bevinden. Ertussen zijn enkele openingen van chloridecellen waarneembaar. Aan de voorkant van het filament zijn veel slijmcellen gelegen.



A. Foto van een filament van de zalm waarop de asymmetrische lamellen (L) zichtbaar zijn (opname met een scanning elektronenmicroscop). De waterstroom gaat van links naar rechts. De balk is 100 μm .

B. De vergroting van de rechterkant van het filament laat de plaveiselcellen (PVC) zien, versierd met een complex netwerk van microrichels. Tussen de plaveiselcellen is het apicale vlak van de chloridecellen (CIC) te zien. De staaf is 10 μm .

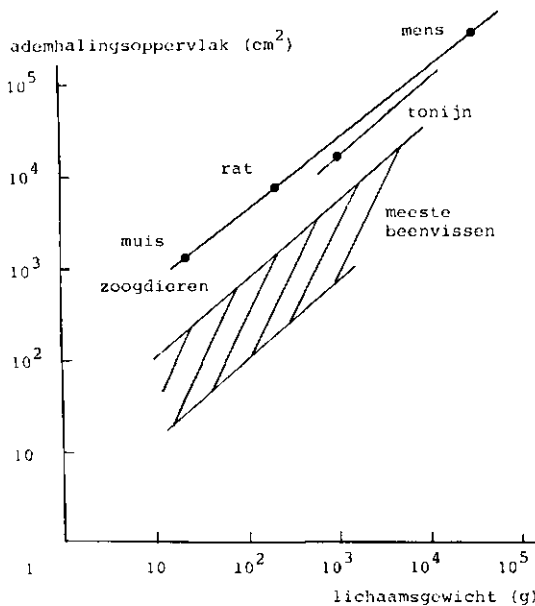
Bron: Hoar & Randall (1984).

water van kleine, tropische, zuurstofarme vijvers, vaak lucht ademen met een zogenaamd arborescent orgaan.

Met het gewicht van de vis neemt het kieuwoppervlak toe (figuur 6). Afhankelijk van de gemiddelde hoeveelheid zuurstof in het water kunnen verwante vissoorten een uiteenlopend oppervlak aan lamellen bezitten. Dit is een aanpassing aan het milieu.

Tabel 1. Vergelijking van de ademhalingsparameters van de mens en enkele vissoorten.

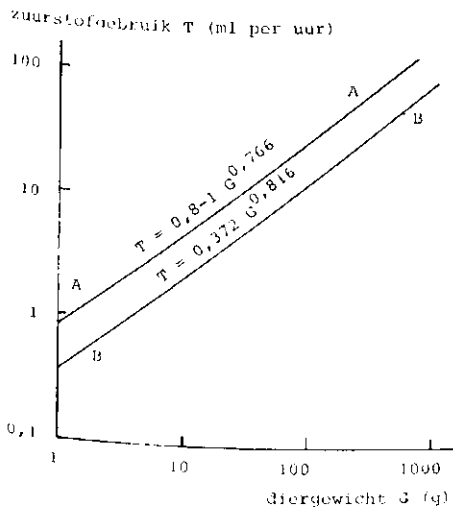
	Mens 37 °C	Tonijn	Forel 15 °C	Meerval 20 °C
lichaamsgewicht W (g)	55000	1450	200	50
ademhalingsoppervlak A (m ²)	63	13,4	0,2	0,008
A/W (cm ² /g)	11,5	9,21	2,97	1,58
zuurstofverbruik \dot{M}_{O_2} (ml/g'uur)	0,23	0,48	0,04	0,046
A/ \dot{M}_{O_2}	50	19	74	34
difussieafstand lucht/water-bloed (μ m)	1	0,6	5	10



Figuur 6. De relatie tussen het ademhalingsoppervlak en het lichaamsgewicht voor beenvissen en enkele zoogdieren. De waarden voor de beenvissen liggen in het gearceerde gedeelte. Bron: Hoar & Randall (1984).

De gasuitwisseling van het water naar de kieuw, vervolgens via bloed naar weefsels, cellen en intracellulaire organellen, verloopt sprongsgewijs. Het grootste verschil met de zoogdieren vormt de overgang lucht-long-bloed, omdat de uitwisseling (dode ruimte) minder efficiënt verloopt. Ook de koolzuurafgifte verloopt bij waterdieren gunstiger. Die kieuw heeft verder een duidelijke excretiefunctie in de ammoniakafscheiding. De concentratie van het giftige ammoniakgas (NH_3) blijft daardoor laag. Landdieren zetten het afvalprodukt NH_3 in de lever om in ureum, dat door de nier wordt uitgescheiden in de urine.

Het zuurstofverbruik van vissen is enerzijds onderhevig aan een dag- en nachtritme waarbij er overdag aanzienlijk meer zuurstof nodig is voor tal van activiteiten. Anderzijds blijkt het zuurstofverbruik van karpers afhankelijk van voedselopname. De voedselverwerking bij vissen vereist veel extra zuurstof (figuur 7). Het houdt echter ook in dat beenvissen hun voedsel op basis van gewicht aanzienlijk efficiënter gebruiken dan bij voorbeeld kippen of varkens, omdat deze tussentijds veel meer energie verbruiken. De productie van vissen-eiwit is aanzienlijk goedkoper dan dat van landdieren wat van groot belang is voor derde wereldlanden.

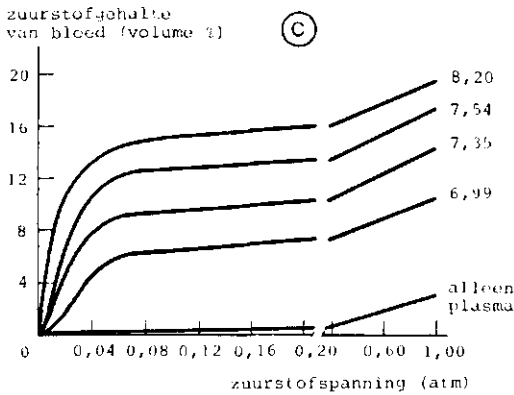
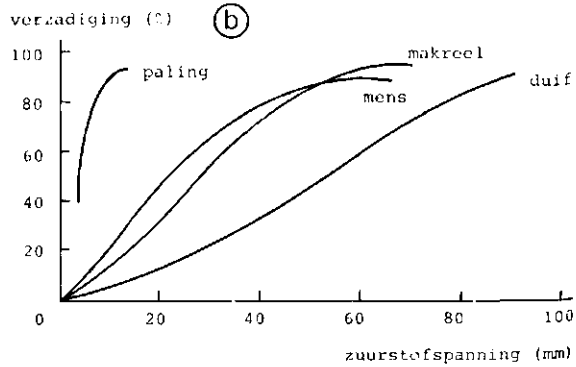
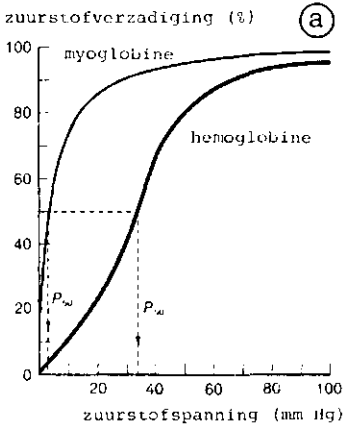


Figuur 7. Relatie tussen het zuurstofverbruik (T) en het diergewicht (G):

A. van een karpers die gevoerd wordt,

B van een hongerende vis.

Bron: E.A. Huisman (1974).



(d)

$$\text{pH} = \text{p}K' + \log \frac{[\text{HCO}_3^-]}{\alpha P_{\text{CO}_2}}$$

Figuur 8a. Zuurstofdissociatiekrommen van myoglobine en hemoglobine.

Figuur 8b. Vergelijking van de hemoglobineverzadigingskrommen als functie van de zuurstofspanning voor enkele gewervelde dieren.

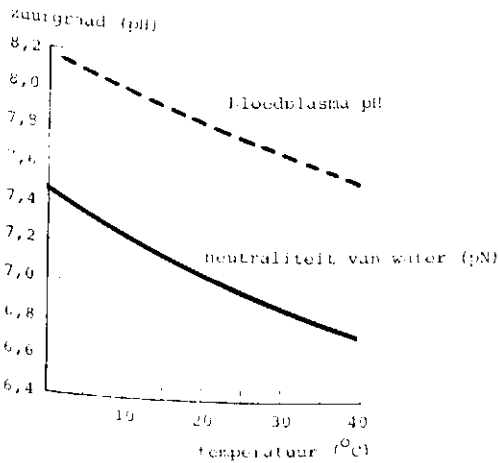
Figuur 8c. Zuurstofgehalten van het bloed van een paling in afhankelijkheid van de zuurheidsgraad. Bron: Hoar & Randall (1984).

Figuur 8d. De Henderson-Hasselbalch vergelijking. Dit is de relatie tussen de partiële CO_2 -spanning en de zuurheidsgraad (pH). α = oplosbaarheidscoëfficiënt voor CO_2 .

Kieuwfuncties en zuurstoftransport

In het algemeen wordt het zuurstoftransport vanuit de kieuw vergemakkelijkt met de rode bloedkleurstof, het hemoglobine, dat zich in de rode bloedcellen van vissen bevindt. Voorts bevindt zich in de rode spieren onder de zijlijn of in de kop, het myoglobine-eiwit dat ook zuurstof bindt. Bij een toenemende concentratie van zuurstof in het bloed of weefsel is de binding aan deze twee ijzerhoudende eiwitten groter (figuur 8a).

Bij relatief lage zuurstofspanning bindt het myoglobine echter meer zuurstof dan het hemoglobine, zodat het weefsel meer zuurstof ter beschikking krijgt vanuit het bloed. De zuurstofbindingscurve van hemoglobine verschuift naar rechts tengevolge van zowel een verhoogde concentratie CO_2 in de weefsels die tot een verlaging van de zuurheidsgraad leidt (het zogenaamde 'root effect') als een verhoogd gehalte aan adenosine trifosfaat (ATP) in de rode bloedcellen. Daardoor komt er nog meer zuurstof vanuit het bloed in de weefselcellen terecht. Het bloed dat naar de kieuw terugkeert, raakt het koolzuur kwijt waardoor de zuurheidsgraad of pH stijgt. Tegelijk daalt het ATP-gehalte in de rode bloedcellen. Door deze (pH- en ATP-)regelsystemen kan het bloed in de kieuw juist weer meer zuurstof aan het hemoglobine binden, enzovoort. Uit figuur 8b blijkt, dat de zuurstofbindingscapaciteit ofwel opnamecapaciteit van het hemoglobine van vissen veel groter is dan die van landdieren. De samenhang tussen de hoeveelheid gebonden zuurstof en de pH van het bloed van de paling is in figuur



Figuur 9. De pH van het bloedplasma wordt door de temperatuur beïnvloed volgens de onderbroken balk. De getrokken lijn (pN) geeft het verloop van de neutraliteit van water aan.

8c weergegeven. De relatie tussen zuurheidsgraad (pH) en de koolzuurspanning in water wordt weergegeven door de formule van Henderson-Hasselbalch (figuur 8d).

De temperatuur van koudbloedige dieren wordt volledig bepaald door die van de omgeving. Een zelfde soort vis heeft onder identieke zuurstof- en koolzuurgehalten in het milieu een hogere pH van het bloed naarmate de temperatuur lager is (figuur 9). Met name het aminozuur histidine (gebonden in eiwitten) draagt hiertoe bij. De bloed-pH-lijn loopt evenwijdig aan de neutraliteitslijn van water (pN). Door deze temperatuurafhankelijkheid van de pH zal ook de zuurstofcapaciteit van vissen bij hogere temperatuur nadelig worden beïnvloed, terwijl het basaal metabolisme onder invloed van die hogere temperatuur juist hoger is. Vissen worden daardoor bij hogere temperaturen gevoeliger voor verzuring van het water.

Invloed van gassen op de ademhaling, circulatie en stofwisseling; zuurstofschuld

Op de bodem van sloten en zeker erin heerst onder normale omstandigheden een zuurstofloze situatie (anoxie). Sneeuw op het ijs doet de lichtval zeer sterk afnemen waardoor alle mogelijke fotosynthese processen geremd worden en daardoor het zuurstofgehalte daalt en veelal het CO₂-gehalte stijgt. Zowel binnen de groep van zoetwatervissen, als ook bij mariene vissen, treffen we anoxie-resistente soorten aan.

Beenvissen kunnen een laag zuurstofgehalte (hypoxie) via zintuigorgaanjes in de slagaderlijke bloedstroom en mogelijk ook in het centrale zenuwstelsel vaststellen. Daardoor wordt de ventilatie versneld. Onder andere zalmen kunnen bovendien een te laag zuurstofgehalte van het ademhalingswater vaststellen via zintuigen op de kieuwboog. Via deze signalering wordt een vertraagde hartslag bewerkstelligd (bradycardie), als ook vaatvernauwing in de weefsels. Oppervlakteademhaling (luchthappen) komt bij veel vissen voor in hypoxie-situaties. Bij een te hoog zuurstofgehalte (hyperoxia) wordt de ventilatie juist vertraagd.

Vissen kunnen naar hun aanpassingsvermogen onderscheiden worden in twee typen:

- ventilatie-regelende vissen: zij passen hun ventilatievolume of ventilatiefrequentie aan, zodat er toch voldoende zuurstof beschikbaar komt voor het dier, bij voorbeeld de (gras)karper;
- stofwisselingsaanpassende vissen: zij passen hun stofwisselingsactiviteit aan aan de gedaalde zuurstofspanning (goudvis).

Hypoxie en anoxie bij vissen zijn mede afhankelijk van de temperatuur. Bij een verhoogde temperatuur is voor veel vissen een verhoging van kritische en letale zuurstofspanningen waargenomen, mede tengevolge van een toegenomen basaal stofwisseling die meer zuurstof vraagt. Het overleven van anoxie geschiedt juist op basis

van een lagere metabolische snelheid en bovendien is dan vaak de stofwisseling veranderd. De overleving van hypoxie (hypoxie-resistentie) wordt positief beïnvloed door een verhoogde opname en een verhoogde transportcapaciteit voor zuurstof, een verhoogde affiniteit van hemoglobine voor zuurstof, een verlaagd metabolisme en een bloedvatverwijdingsreactie.

Wanneer er meer arbeid verricht moet worden, bij voorbeeld bij zwemmen, beïnvloedt dit de hypoxie- of anoxie-overleving negatief. Als bij voorbeeld spieren van aërobe water- of landdieren gedurende enige tijd anaëroob gewerkt hebben, dan kan er een zuurstofschuld worden opgebouwd. In de volgende rustperiode wordt deze zuurstofschuld ingelost, als er weer voldoende zuurstof beschikbaar is; CO_2 en NH_3 kunnen dan worden afgevoerd.

Kieuwstofwisseling

De stofwisseling in kieuwen is voor het hele orgaan onderzocht. De kieuwcellen van beenvissen verbruiken zelf zuurstof en produceren CO_2 en NH_3 . De actieve stofwisseling en energievoorziening in het kieuwweefsel is in hoge mate afhankelijk van substraten die via de bloedbaan worden aangeboden: koolhydraten en vetten. In de kieuwen is glycogeenvoorraad laag en men heeft geen vetafzettingen kunnen waarnemen, ook niet elektronen-microscopisch. Het onderzoek is met name gedaan bij forel.

Wat betreft koolhydraten blijkt melkzuur of lactaat met een concentratie van 2 mM in het bloed door de kieuwen actiever geoxideerd te worden dan glucose. In vergelijking met andere weefsels wordt in de kieuwen van de forel in de zuurstofrijke omgeving lactaat het meest actief afgebroken (tabel 2).

Het iso-enzym patroon voor het katalyserend melkzuurdehydrogenase in de kieuw lijkt op dat van het vissenhart dat ook lactaat oxideert: de biochemische karakteristieken van melkzuurdehydrogenase zijn zodanig, dat de omzetting:

lactaat + NAD = pyruvaat + NADH
 efficiënter verloopt dan andersom, zoals in lactaat producerende weefsels in de snelle twitch spier. Door oxidatie wordt pyruvaat tot CO_2 en H_2O omgezet met een goede

Tabel 2. Verbruik van voedingsstoffen uit het bloed door de kieuwen van de forel.

Voedingsstof	Verbruik (in $\mu\text{mol g}^{-1}\text{uur}$)
α -D-glucose	0,10
l-lactaat	0,14
l-alanine	0,07
palmitaat	$0,39 \times 10^{-3}$

energie opbrengst. Bij verlaagde zuurstofspanning (hypoxie) dreigen oxidatie- en reductieproblemen te ontstaan, maar lactaat wordt dan door een ander substraat vervangen, zodat de gerezen oxidatie- en reductieproblemen niet verder versterkt worden.

Wat betreft eiwitten en aminozuren is het verbruik van alanine ongeveer de helft van dat van melkzuur. Dat neemt echter niet weg dat alanine één van de belangrijkste koolstofbronnen is voor vele weefsels in de vis, terwijl ook het alaninegehalte in vissenbloed weinig afwijkingen vertoont, zelfs na zware arbeid of uithongering. Alanine levert na deaminering onder meer pyruvaat. Glycine en serine komen in vissenbloed in redelijke concentraties voor, maar hieraan en ook aan andere aminozuren zal meer onderzoek moeten worden gedaan, ook wat betreft de kieuwstofwisseling. De transaminase activiteit in de kieuw is hoog. Dit houdt verband met de hoge eiwit- en lipidesynthese capaciteit van de kieuw. Bij ongunstige milieuomstandigheden kunnen er snel grote aantallen chloridecellen gevormd worden via de ionenregulatie. Ammoniak als stofwisselingsafvalprodukt wordt via de kieuw uitgescheiden. Aan het kunstmatig doorstroomde forellenkoppereparaat is vastgesteld dat eigen ammoniakproductie in de kieuw alleen plaatsvindt, als er geen ammoniak in de perfusievloeistof aanwezig is. In de kieuw zijn zowel de deaminerende als transaminerende enzymsystemen aanwezig. De deaminerende enzymsystemen splitsen NH_2 af en transaminerende dragen NH_2 over.

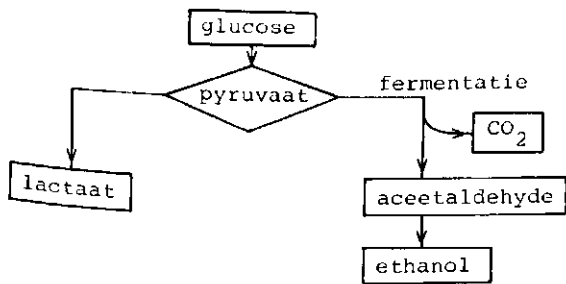
Het gebruik van vetten en vetzuren lijkt in de vissenkieuw een zeer beperkte rol te spelen. Dit blijkt zowel uit waarnemingen aan het verbruik van palmitaat bij forel, als ook uit de lage activiteit van enzymen die vetzuren afbreken. De vetzuursamenstelling van membranen wijzigt uiteraard tijdens aanpassing aan verandering van temperatuur en zoutgehalte om de membraanvloeibaarheid constant te houden. De synthescapaciteit van kieuwen voor fosfolipiden en sulfolipiden is aanzienlijk in verband met de hoge 'turnover' van kieuwlipiden bij bijvoorbeeld aanmaak van extra chloridecellen door milieu-effecten. Bij de paling is gebleken dat de biosynthese niet in verband staat met een toegenomen Na-K-ATPase bij aanpassing aan het zoutgehalte.

Milieu-afhankelijke ionenregulatie

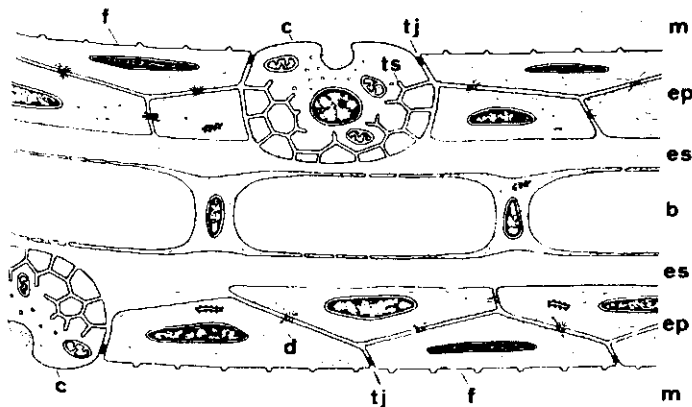
De kieuwen dragen in hoge mate bij tot het handhaven van de ionensamenstelling van de extracellulaire vloeistof en het bloed, doordat over het kieuwepiteel een nauwkeurig gereguleerde uitwisseling van ionen plaatsvindt tussen het bloed en het omringende water. Op de kieuwfilamenten komt zowel aan de basis van, als ook verspreid over de lamellen (figuren 7 tot en met 11), tussen de normale epiteelcellen een gespecialiseerd celtype voor, de chloridecellen of ionocyten (figuur 11). Dit zijn de cellen die beschikken over mechanismen voor het uitwisselen van ionen en andere stoffen tussen het water en het bloed. De ionenuitwisseling is gedeeltelijk afhankelijk en gedeeltelijk

onafhankelijk van de ionensamenstelling van het milieu. Vissen zijn in staat om de concentraties en samenstelling van ionen zoals Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} en Mg^{2+} in hun lichaam te handhaven in zowel zoet als zout water. Zoet water vormt een sterk hypotisch milieu dat zeer arm is aan ionen. De osmotische waarde van het bloed

Anaërobe glycolyse



Figuur 10. Anaërobe glycolyse (fermentatie) in de goudvis die resulteert in de vorming van alcohol (vergelijk biergist).



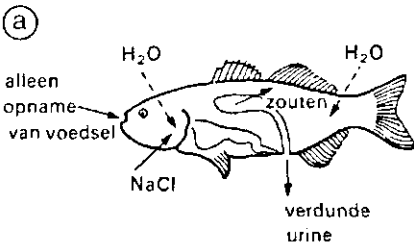
Figuur 11. Schematische weergave van een kieuwlamel op dwarsdoorsnede. Van buiten naar binnen zijn de volgende onderdelen te onderscheiden: m = slijmlaag, ep = epiteel, es = extracellulaire ruimte, b = bloedcapillair. Voorts een chloridecel (c), met tight junctions (tj) verbonden aan de plaveiselcellen (f). Tussen de epiteelcellen zijn desmosomen (d) te onderscheiden. In de chloridecel is een buizenstelsel (ts) aanwezig met daartussen gelegen veel mitochondria voor energieproductie.

(280-320 mOsmol/l) van vissen is veel hoger dan die van het zoete water (1-5 mOsmol/l). Zeewater is sterk hyperosmotisch, dat wil zeggen dat de concentraties van genoemde ionen vele malen hoger zijn dan die in het bloed.

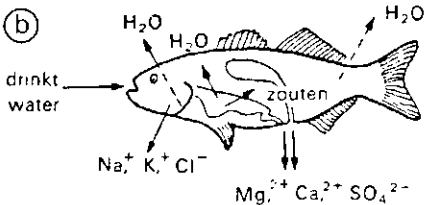
Het concentratieverschil in zoet water heeft osmotische wateropname en verlies door diffusie van ionen tot gevolg, met name van Na^+ , Cl^- en Ca^{2+} via huid- en kieuwoppervlak. De osmotische wateropname wordt gecompenseerd door uitscheiding van veel urine, hetgeen ondanks het lage zoutgehalte van de urine leidt tot extra ionenverlies. Deze verliezen worden voor het overgrote deel gecompenseerd door ionenopname uit het milieu via de chloridecellen (figuur 12).

Een schematische weergave van deze transporten is te vinden in figuur 13. Dit schema is niet volledig. Aan de apicale zijde van deze cellen vindt uitwisseling plaats van Na^+ -ionen tegen H^+ - of NH_4^+ -ionen en veelal ook Cl^- tegen HCO_3^- of (OH^-) via elektrochemische gradiënten tussen het water en het cytoplasma van de chloridecellen. Ook Ca^{2+} -ionen komen zo de cellen binnen. Vanuit het cytoplasma kunnen ionen actief naar het bloed worden getransporteerd, tegen de ter plaatse heersende elektroche-

zoetwaterbeenvis hyperosmotisch t.o.v. milieu

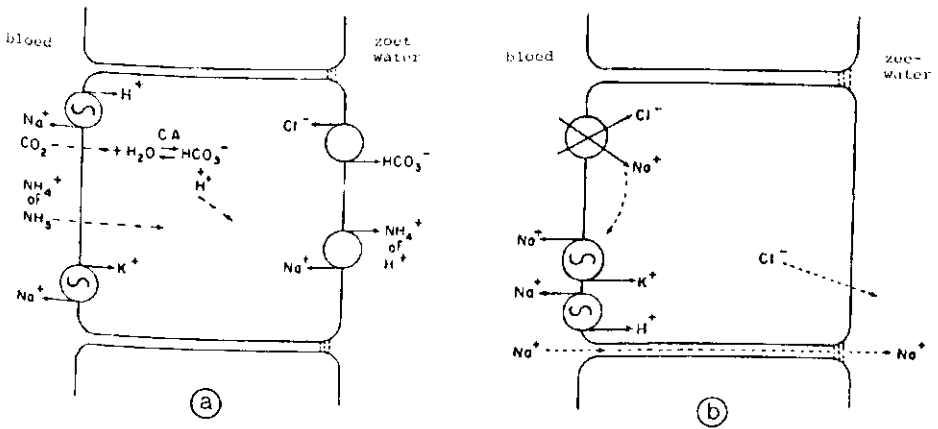


zoutwaterbeenvis hyposmotisch t.o.v. milieu



Figuur 12. Schema van de osmo-regulatie van een beenvis in zoet en zout water.

- a. De zoetwatervis is hyperosmotisch ten opzichte van de omgeving.
- b. De zoutwatervis is hyposmotisch ten opzichte van de omgeving en moet dus actief zout blijven uitscheiden.



Figuur 13. Schema van het ionentransport van de chloridecel:

- In een zoutwateromgeving katalyseert het enzym koolzuuranhydrase (CA) de omzetting van CO_2 naar bicarbonaat (HCO_3^-).
- In een zoutwatervis wordt keuzenzout (NaCl) uitgescheiden.

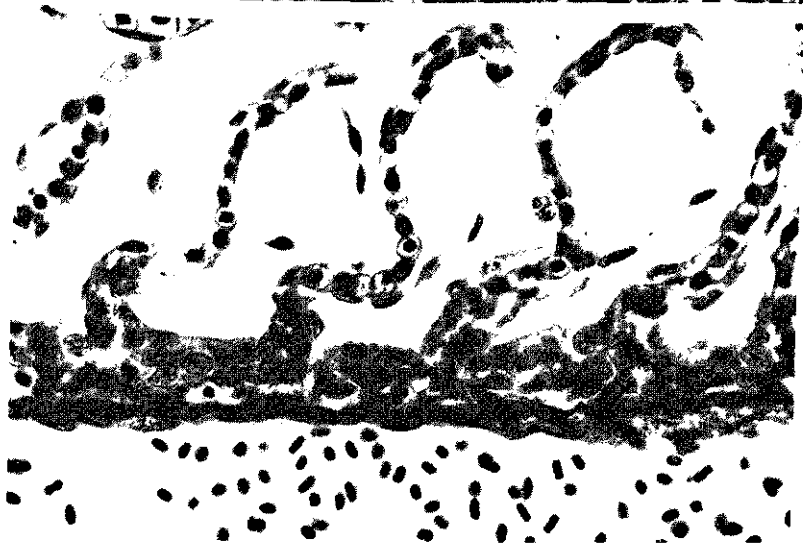
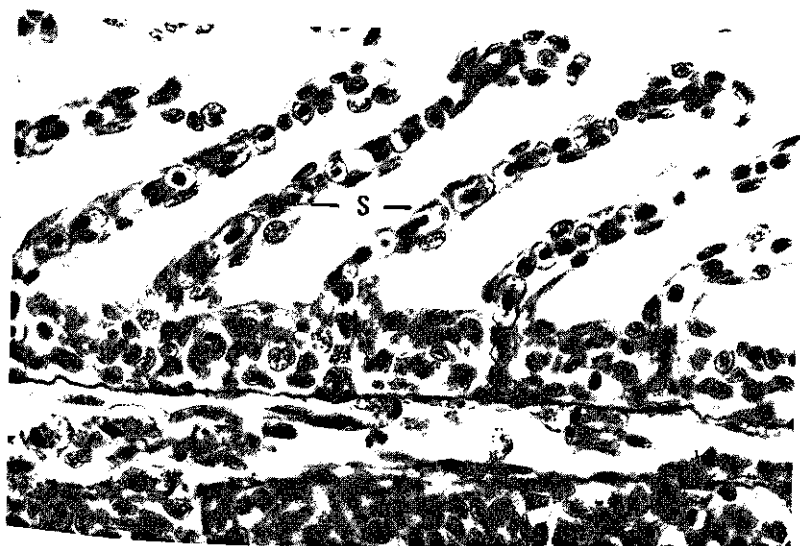
mische gradiënten in. De benodigde energie wordt geleverd door met name ATP-splitsing met ion-specifieke ATPasen. Er vindt onder meer Na^+ uitwisseling plaats tegen K^+ uit het bloed via het enzym Na^+/K^+ -ATPase. Recent zijn aanwijzingen verkregen voor de aanwezigheid van een Na^+/H^+ -ATPase, dat de uitwisseling van Na^+ -ionen uit de chloridecellen tegen H^+ -ionen en mogelijk ook NH_4^+ -ionen uit het bloed zou kunnen katalyseren. Al deze transportenzymen zijn waarschijnlijk gelegen in de membranen die een groot netwerk van buizen vormen in de chloridecellen. Deze buizen monden uit via poriën in de basale en laterale buitenmembranen van de chloridecellen (figuur 11). Zo is onlangs ook een Ca^{2+} -ATPase gevonden in de kieuwen van diverse vissoorten dat beschouwd kan worden als de pomp die Ca^{2+} -ionen transporteert vanuit het cytoplasma van de chloridecellen naar het bloed. Zoetwatervissen blijken voor 90% of meer voor hun behoefte aan calcium voor groei en voortplanting afhankelijk te zijn van het water. Het voedsel is daarvoor als calciumbron niet nodig.

Het totaal aan opgeloste verbindingen, de zogenaamde osmotische waarde, van het bloed van zoutwaterbeenvissen is weinig hoger dan dat van zoetwatervissen (ca. 350 mmol/l), maar de osmotische waarde van zee-water is driemaal zo hoog als die van het bloed. Daardoor worden vissen in zee-water met uitdroging bedreigd. Het osmotisch waterverlies wordt gecompenseerd doordat zeevissen veel water drinken en relatief weinig urine uitscheiden. Met het drinken komen met name veel Na^+ - en Cl^- -ionen via de darm het lichaam binnen. Ook komen deze ionen binnen via diffusie door

de huid. Al deze ionen worden weer uitgescheiden via de kieuwen. De kieuwen zijn voor zeewatervissen vooral van belang voor de uitscheiding van zeer grote hoeveelheden Na^+ en Cl^- (figuur 12b). De drijvende kracht hiervoor wordt grotendeels geleverd door het Na^+/K^+ -ATPase, dat ook bij zeevissen is gelegen in membranen van het buizensysteem van de chloridecellen. De richting waarin dit enzym het Na^+ transporteert is, zoals blijkt uit figuur 13, in zeewater gelijk aan die van zoetwater. Op *indirecte* wijze resulteert dit echter in een excretie van zowel Na^+ als Cl^- . Tweewaardige of divalente ionen zoals Mg^{2+} , Ca^{2+} en SO_4^{2-} dringen veel minder gemakkelijk het lichaam binnen. Voor zover deze ionen via drinken binnenkomen, worden zij grotendeel via de faeces weer verwijderd. De overmaat aan divalente ionen die in het bloed kan optreden wordt via de nier uitgescheiden.

Onder de ruim twintigduizend soorten beenvissen die in zoet of zout water leven, zijn er enkele die met regelmaat van milieu veranderen. Vissen zoals zalmen, sommige soorten forellen en bepaalde rassen van de driedoornige stekelbaars trekken tegen voortplantingstijd vanuit zee de rivieren op om zich voort te planten. Palingen doen het omgekeerde. Tijdens dergelijke migraties vinden er ingrijpende veranderingen plaats in met name de chloridecellen van de kieuwen. Deze cellen dienen dan om te schakelen van het zoetwatertype naar het zoutwatertype of omgekeerd. Tijdens een dergelijk adaptatieproces worden veel afstervende chloridecellen waargenomen, maar ook ontstaan er jonge chloridecellen door deling uit ongedifferentieerde cellen (Baggerman, 1978). Het lijkt er dus op dat bestaande chloridecellen niet in staat zijn zich aan de sterk veranderende omstandigheden aan te passen. Zij worden vervangen door een ander type chloridecel. Deze adaptatieprocessen in de kieuwen worden gereguleerd door hormonen. Cortisol uit de bijnierschors is de belangrijkste bij migratie naar zee en prolactine uit de hypofyse, dat waarschijnlijk nauw samenwerkt met cortisol, de belangrijkste tijdens migratie naar het zoete water.

De uiterst dunne huidlaag (epiteel) van vissen maakt deze dieren erg kwetsbaar voor invloeden van buitenaf, zoals verzuring van het water of verontreiniging door organische oplosmiddelen en zware metalen. Al deze vormen van verontreiniging hebben naast specifieke gevolgen één effect gemeenschappelijk: verstoring van de water- en ionenhuishouding, voornamelijk door beschadiging van het huidepiteel van de kieuwen. De binding van Ca^{2+} aan de fosfolipiden van de apicale celmembranen en de verbindingen tussen de cellen (de 'tight junctions') en daarmee de barrière tussen het water en de intercellulaire ruimte worden daardoor verstoord. Een typerend verschijnsel is, dat de doorlatendheid van het huidepiteel voor water en ionen wordt verhoogd. Voor zoetwatervissen heeft dit tot gevolg dat de osmotische wateropname en het verlies van ionen sterk toenemen, zoals bij voorbeeld bij de forel (figuur 14). Bij ernstige verontreiniging leidt dit tot een sterke daling van de osmotische waarde en de ionenconcentraties in het bloed en vaak tot de dood van de dieren. Bij subletale verontreiniging



Figuur 14. Kieuwfilamenten met verschillende lamellen van een forel uit zoet water (vergroting 650 \times):

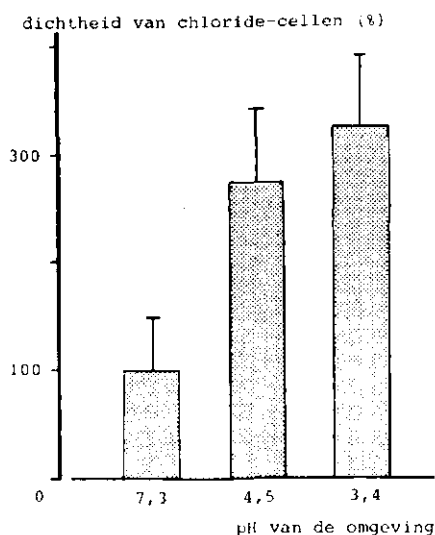
A. Controle (pH = 7,3).

B. Gedurende 4 dagen blootgesteld aan pH = 5 in zoet water.

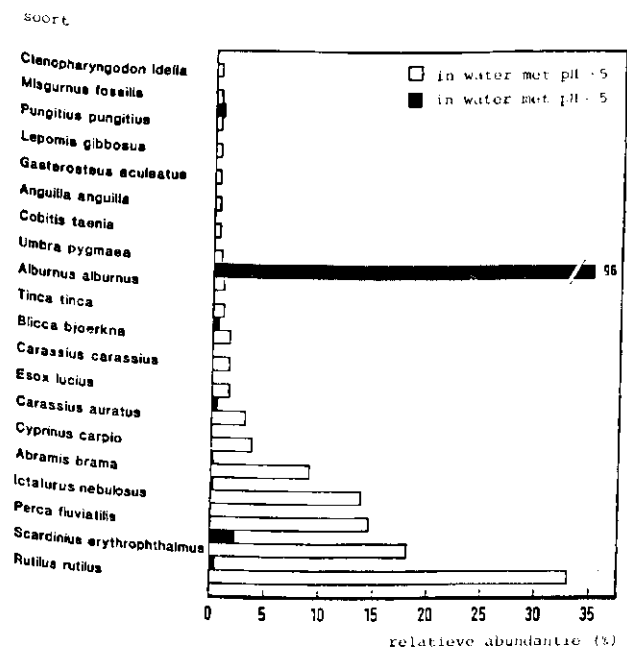
Door de blootstelling aan pH = 5 blijken de lamellen sterk op te zwellen door wateropname. Hierdoor is de interne lamelstructuur beschadigd, terwijl ook de doorbloeding waarschijnlijk verstoord is. Eén en ander resulteert in een sterk verstoorde ademhaling.

blijven de dieren in staat om hun water- en ionenhuishouding op een min of meer normaal peil te handhaven. Daarvoor is echter een sterk verhoogde activiteit van de chloridecellen nodig. Oorzaken van de verzuring van het water zijn een overmaat aan meststoffen (nitraat) en industriële vervuiling. NO_x leidt tot de vorming van salpeterzuur en nitraten en SO_2 leidt tot zwavel(ig) zuur. Een zuurheidsgraad (pH) van 4 is in Nederland niet meer uitzonderlijk. Verzuring tast het hele aquatische ecosysteem aan. Wel is duidelijk dat het vermogen tot het handhaven van het ionenevenwicht van de lichaamsvloeistoffen hiervoor een eerste fysiologisch vereiste is. Bij $\text{pH} = 4$ kon bij Natalbaarzen een verdrievoudiging van het aantal chloridecellen worden waargenomen (figuur 15).

Ook de activiteit van het enzym Na^+/H^+ -ATPase nam sterk toe, hetgeen wijst op verhoogde opname van Na^+ -ionen via de uitwisseling tegen H^+ -ionen. Dit houdt in dat in verzuurd water het handhaven van het water- en ionenevenwicht van de lichaamsvloeistoffen veel meer energie kost dan normaal. Het gevolg is dan ook dat de groei vermindert, evenals de voortplanting. Eieren en jonge vissen blijken veel gevoeliger te zijn voor verzuring dan volwassen dieren. Slechts weinig soorten blijken in staat om bij een dergelijke pH in leven te blijven. Inheemse vissoorten, zoals rietvoorn, bleken



Figuur 15. Effect van verzuring op het aantal chloridecellen in de kieuwen van de Natalbaars. Naarmate de pH daalt neemt het aantal met meer dan 300 % toe.



Figuur 16. De relatieve abundantie in % van diverse vissoorten in twee soorten zoet water met verschillende zuurheidsgraad: pH > 5 en pH < 5. De aantallen zijn zeer sterk gereduceerd met uitzondering van de hondsvij (Umbra pygmaea). Bron: Leuven & Schuurkes (1985).

tot een dergelijke adaptatie niet in staat. De gevolgen die dit alles heeft gehad voor de visstand in een aantal Nederlandse wateren worden duidelijk uit de resultaten van een recente inventarisatie (figuur 16).

In de wateren met een pH 3-5 is het aantal vissoorten zeer beperkt. Eén soort overheerst sterk in aantal: de Amerikaanse hondsvij (Umbra pygmaea) (De Kay). Dit visje behoort tot dezelfde familie als de snoeken en is uit Noord-Amerika ingevoerd. Het is veelzeggend dat dit dier weinig actief is en over erg kleine kieuwen beschikt die zijn bedekt door een relatief dikke huid. De hondsvij is in staat tot luchtaademhaling waarbij de zwembblaas als long wordt gebruikt. Uiteraard zijn er verschillende factoren die bepalen of een soort in verzuurd water kan overleven.

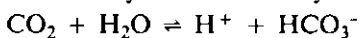
Hoewel bij voorbeeld in het Amazonegebied diverse soorten zich in de loop van de evolutie hebben aangepast aan het leven in mineraal-arm water met een pH van ongeveer 4, is het tempo van de verzuring die de mens teweegbrengt, te hoog om veel van een dergelijke adaptatie te verwachten. Bij forellen is echter al sprake van genetisch

verhoogde zuur-resistentie bij populaties die tenminste sinds het begin van deze eeuw in verzuurd water hebben geleefd.

Een bijkomende factor die het overleven van vissen in verzuurd water sterk bemoeilijkt, is het feit dat door de lage pH de concentratie aan zware metalen (met name cadmium en zink) en aluminium sterk toeneemt. Dit is het geval in Zweedse en Nederlandse meren. Zware metalen kunnen chloridecellen beschadigen en bij hoge concentraties het huidepiteel meer doorlatend maken. Dit verstoort de water- en ionenregulatie. De combinatie met verzuurd water versterkt deze kwalijke gevolgen in hoge mate.

Milieu-onafhankelijke ionenregulatie

Onder de milieu-onafhankelijke ionenregulatie worden ionenregulerende processen verstaan die dienen om veranderingen in de ionensamenstelling van de lichaamsvloeistoffen te corrigeren die niet direct worden veroorzaakt door verschillen in ionensamenstelling en concentraties tussen het dier en zijn milieu. Met name spieractiviteit leidt tot de productie van organische zuren en tot pH-daling van het bloed. H^+ -ionen worden slechts ten dele gegenereerd door spieractiviteit. Een deel is afkomstig van de door het enzym koolzuuranhydrase gekatalyseerde omzetting:



(figuur 13). Ook schrikreacties hebben dit effect.

Door het gebruik van eiwitten als energiebron vindt er een sterk verhoogde deaminering van eiwitten plaats waardoor ammoniak wordt geproduceerd, dat gedeeltelijk als ammonium-ion, gedeeltelijk als ammoniak in het bloed gaat circuleren. Deze stoffen kunnen via de kieuwen naar het water diffunderen. Bij het verwijderen van H^+ - en NH_4^+ -ionen spelen de chloridecellen een belangrijke rol. Vrijwel alle H^+ -ionen en zeker de helft van de NH_4^+ -ionen worden via uitwisseling tegen Na^+ met de Na^+ -afhankelijke ATPases in de chloridecellen gepompt, waarna ze de cel kunnen verlaten via de uitwisselingsmechanismen van Na^+/H^+ en Na^+/NH_4^+ die ATP-onafhankelijk zijn. Voor diverse zoet- en zoutwatervissen is aangetoond dat de H^+ -excretie vrijwel totaal en de NH_4^+ -excretie voor ongeveer de helft kan worden geblokkeerd door de dieren in water te plaatsen waarin geen Na^+ -ionen aanwezig zijn. In zoet water kan de noodzakelijke opname van Na^+ -ionen plaatsvinden via de eveneens noodzakelijke excretie van H^+ of NH_4^+ . Voor zeewatervissen betekent de noodzaak tot excretie dat Na^+ -ionen moeten worden opgenomen, terwijl er al door het drinken van zeewater via de urine een zeer groot overschot aan Na^+ -ionen in het bloed moet worden weggevoerd.

Slot

Kieuwen stellen vissen in staat zuurstof op te nemen uit en koolzuur af te staan aan het omringende water. Hun ademhaling, bestuurd vanuit de hersenen, is afgestemd op een optimale uitwisseling van deze gassen op basis van de bouw en het functioneren van de kieuwen en het spiersysteem van de kop. Maar ook dragen de kieuwen in hoge mate bij tot het handhaven van de ionensamenstelling van bloed en lichaamsvloeistoffen door middel van de chloridecellen op de kieuwfilamenten. Vooral voor het handhaven van het interne milieu van de vis ten opzichte van het hun omringende water zijn deze onontbeerlijk: aanpassingen ten opzichte van veranderde milieufactoren zoals zoet- of zeewater, zuurstofbeschikbaarheid, zuurheidsgraad of temperatuur. Hun intensieve contact maakt kieuwen en daarmee de vis echter ook zeer kwetsbaar voor veranderingen zoals verontreinigingen van het water door menselijke activiteiten. Het handhaven van het interne milieu kost, voorzover dat overigens mogelijk is, veel meer energie dan onder gewone omstandigheden. Groei en voortplanting verminderen daardoor. Bovendien zijn viseieren en larven veel gevoeliger voor verstoringen dan volwassen dieren. De grenzen van de tolerantie voor deze verstoringen en de veranderingen die zich in de dieren tengevolge daarvan voordoen zijn onderwerp van een nader onderzoek. Dan kan uiteindelijk mede gebruikt worden bij het aangeven van de maximaal toelaatbare verstoring van het aquatische milieu.

Literatuur

- Addink, A.D.F., N. Lourijzen & H. Smit, 1983. Hypoxia tolerance of grasscarp *Stenopharyngodon idella* Val. Arch. Int. Physiol. Biochim. 91: 45 – 46.
- Addink, A.D.F., G.E.E.J.M. van den Thillart & H. Smit, 1985. Communicatie en stress. Vakblad Biol. 65: 377 – 382.
- Baggerman, B., 1978. Het endocriene systeem en aanpassingen van stekelbaarzen aan hun milieu. In: J. Lever & J. de Wilde (red.): Endocrinologie. Biologische Raad Reeks, Pudoc, p. 64 – 92.
- Ballintijn, C.M., 1969. Movement pattern and efficiency of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). J. Exp. Biol. 50: 593 – 613.
- Ballintijn, C.M., 1982. Neural control of respiration in fishes and mammals. In: A.D.F. Addink & N. Spronk (eds.): Exogenous and endogenous influences on metabolic and neural control. Pergamon Press, Oxford, p. 127 – 140.
- Ballintijn, C.M., 1985. Neural representation of a behavioural pattern: fish respiration. Neth. J. Zool. 35: 186 – 208.
- Ballintijn, C.M., B.L. Roberts & P.G.M. Luiten, 1983. Respiratory responses to stimulation of branchial vagus nerve ganglia of a teleost fish. Respir. Physiol. 51: 241 – 257.
- Eckert, R. & D.J. Randall, 1983. Animal Physiology. Freeman and Comp., San Francisco.

- Fenwick, J.C. & S.E. Wendelaar Bonga, 1982. Hormones and osmoregulation in teleosts. In: A.D.F. Addink & N. Spronk (eds.): Exogenous and endogenous influences on metabolic and neural control. Pergamon Press, Oxford, p. 339 – 350.
- Flik, G., 1983. Calcium balance in freshwater teleost fish: Ca-uptake mechanisms and internal distribution of calcium. Proefschrift KUN, Nijmegen.
- Flik, G., S.E. Wendelaar Bonga & J.C. Fenwick, 1983. Ca⁺⁺-dependent phosphatase activities in eel gill plasma membranes. 1. Comp. Biochem. Physiol. 76B: 745 – 754. 2. Comp. Biochem. Physiol. 79B: 9 – 16.
- Hoar, W.S. & D.J. Randall, 1984. Fish physiology. Vol. X, part A: Anatomy, gas transfer and acid-base regulation (incl. metabolism); part B: Ion and water transfer. Acad. Press Inc., New York.
- Huisman, E.A., 1974. Optimalisering van de groei van de karper. Dissertatie. Wageningen.
- Jüch, P.J.W. & C.M. Ballintijn, 1983. Tegmental neurons controlling medullary respiratory centre activity in the carp. Respir. Physiol. 51: 95 – 107.
- Leuven, R.S.E.W. & J.A.A.R. Schuurkes, 1985. Effecten van zure neerslag op zwak gebufferde en voedselarme wateren. Publikatiereeks Lucht 47, Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer, Den Haag, 131 pp.
- Luiten, P.G.M., 1977. Analysis of the proprioceptive reflex loop of respiratory muscles in the carp, *Cyprinus carpio* L. Proefschrift Universiteit Groningen, 63 pp.
- Luiten, P.G.M., 1979. Proprioceptive reflex connections of head musculature and mesencephalic trigeminal nucleus in the carp. J. Comp. Neurol. 183: 903 – 912.
- Mourik, J., 1982. Anaerobic metabolism in red skeletal muscle of goldfish. Proefschrift Rijks Universiteit Leiden, Leiden.
- Thillart, G.E.E.J.M. van den, 1982. Adaptations of fish energy metabolism to hypoxia and anoxia. Mol. Physiol. 2: 49 – 61.
- Waarde, A. van, 1982. De aërobe en anaërobe ammoniakproductie van de goudvis. Vakblad Biol. 62: 294 – 297.
- Waarde, A. van, 1985. Ammonia production in teleosts. Proefschrift RUL, Leiden.
- Wendelaar Bonga, S.E., G. Flik & J.C.A. van der Meij, 1984. Prolactin and acid stress in the teleost *Oreochromis mossambicus*. Gen. Comp. Endocrinol. 55: 323 – 332.
- Zandee, D.I. & C.M. Ballintijn, 1986. Vergelijkende Dierfysiologie. 3e ed., Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

Het vangen van een prooi

J.W.M. Osse en J.L. van Leeuwen

Manieren om voedsel op te nemen

Er zijn verschillende wijzen waarop vissen voedsel kunnen opnemen. De belangrijkste zijn:

- filterende voedselopname,
- afbijten of schrapen,
- 'particulate feeding', dat wil zeggen met een zuigende beweging water en deeltjes opnemen (prooizuigen) en
- 'gulping' of slokken, waarbij een mondvol water met deeltjes wordt opgehaald.

De filterende voedselopname is binnen de chordadieren evolutionair het oudste systeem (Lessertisseur & Robineau, 1969), maar deze wijze van voedselopname komt bij de recente gewervelde dieren niet veelvuldig voor. Primitieve Chordata – zoals zakpijpen (*Tunicata*) en lancetvisjes (*Cephalochordata*) – zijn echte filteraars. Ze wekken met behulp van ciliën een waterstroom op door een filter. Het filter wordt in dat geval gevormd door een farynx (mond- en keelholte) met kieuwspleten en slijm wordt gebruikt om deeltjes in te vangen en te transporteren. Vissen die filterend voedsel opnemen – zoals de ansjovis (*Engraulis encrasicolus*) – zwemmen met wijdgeopende bek door wolken plankton (O'Connell, 1972). De kieuwbogen links en rechts bezitten steekels – de zogenaamde kieuwdoorns – die samen het filter vormen. De vereiste energie voor het zwemmen is relatief hoog, aangezien de weerstand van de geopende bek met het fijnmazige filter groot is. Het vereiste vermogen neemt toe met de derde macht van de zwemsnelheid (U^3), maar de hoeveelheid opgenomen voedsel – uitgedrukt in energiewaarde – is slechts evenredig met U (Weihs, 1975). De optimale zwemsnelheid, dat wil zeggen de snelheid waarbij de netto energieopbrengst het hoogste is, kan berekend worden, als ook de 'voedseldichtheid' bekend is. Het is daarom niet verwonderlijk dat bij voorbeeld haringen naast filtervoeding ook gericht deeltjes kunnen opnemen. Haringlarven filteren alleen als de voedselconcentratie hoger is dan 50 deeltjes per liter (Gibson & Ezzi, 1985).

Veel koraalvissen en cichliden en ook andere vissoorten bijten delen van wormen, koraaldieren of algen af. Er zijn ook soorten die algen van vaste objecten afschrapen.

Tenminste de helft van de ongeveer 20 000 recente vissoorten krijgt voedsel binnen door dit met het omringende water op te nemen. Bij prooizuigen ('particulate feeding') worden gericht deeltjes opgenomen, terwijl bij slokken ('gulping') water – met daarin voedseldeeltjes – als het ware wordt opgehaapt.

Het onderscheid tussen de typen van voedselopname is niet absoluut. Brasem (*Abramus brama*) en karper (*Cyprinus carpio*) happen een mondvul water of bodem met voedseldeeltjes. Bij het scheiden van de voedseldeeltjes en de oneetbare delen speelt het kieuwzeefapparaat een belangrijke rol samen met een gespierd monddakkussen dat in staat is door fijne uitstulpingen voedseldeeltjes te fixeren. Spoelbewegingen scheiden het vuil van het voedsel (Sibbing, 1984). Een andere mengvorm van filtratie en 'gulping' komt voor bij 'stilstaande' vissen die voedselrijk water over de kieuwzeef pompen. Zuigende voedselopname komt echter zeer veel voor. Hieraan wordt bijzondere aandacht besteed.

Opsporing en benadering van het voedsel

Voor de opsporing van hun voedsel gebruiken vissen informatie uit hun zintuigen. Bij de meeste vissen van ondiep water spelen de ogen een grote rol. Ook de meeste vislarven zijn echte visuele predatoren. Daarnaast vervullen reuk- en smaakzin een rol van belang, de reukzin bij voorbeeld bij haaien. Tastzin, zijlijnorganen en elektrische organen worden minder vaak gebruikt.

De benadering van het voedsel – dat vaak uit levende en beweeglijke prooien bestaat – hangt niet alleen samen met de aard van de vis, maar ook met de eigenschappen van de prooi. Er zijn voorlopige schema's opgesteld voor de samenhang tussen zwemwijze van de vis en prooitypen (Webb, 1984; tabel). Een dergelijk model verenigt de

Tabel. Voorlopig schema voor de samenhang tussen zwemtype, lichaamsvorm en prooitype.

Zwemtype	Lichaamsvorm en snelheid	Voedsel, prooien
continu (bijv. tonijn, tijgerhaai)	sterk gestroomlijnd hoge kruissnelheid	snelle prooi, in scholen over wijd gebied
periodiek/onderbroken (bijv. baars, zalm)	goede stroomlijn snel bij toehappen	matig snel bewegende prooi, sterk variabel in grootte
toeschieten (bijv. snoek, heilbot)	grote, 'dubbele' staart; versnelling	snelle prooi, grootte alleen beperkt door grootte monddoering
afwijkend (bijv. zeepaardje, koraalvlinder)	nauwelijks stroomlijn, grote manoeuvreerbaarheid	vrij klein, in beweeglijkheid beperkt

bouw van de kop, de lichaamsvorm en de zwemwijze in één totaalbenadering. De vaardigheid om de lichaamspositie nauwkeurig te manoevreren met de gepaarde en ook de ongepaarde vinnen, speelt hierbij een grote rol (vergelijk hoofdstuk 'Zwemmen').

De relaties tussen zwemtype en prooiotype zijn bij de 'extreme' typen onder de vissen zoals tonijn en zeepaardje eenduidiger dan bij minder scherp gedefinieerde typen. Wanneer de prooi over grote gebieden verspreid is, is het uit energetisch oogpunt noodzakelijk dat de vis zeer goed aan continu zwemmen is aangepast. Alleen dan kan voedselopname door de vis een positief rendement hebben. Vissen uit categorie 1 blijken bij voorbeeld relatief veel rode, aëroob werkende spieren te bezitten, terwijl deze vrijwel ontbreken bij vissen uit categorie 3. Vissen van categorie 3 zijn aangepast om met enkele krachtige slagen van de staart op de prooi toe te schieten.

Het prooizuigen speelt in alle genoemde categorieën een rol. Bij de gespecialiseerde zwemmers van de eerste categorie is het belang van aanpassingen aan zuigen klein. In de andere groepen hangt het belang van het prooizuigen in sterke mate af van de eigenschappen van de prooi. Talrijk voorkomende en weinig beweeglijke prooien worden succesvol gevangen door vissen die niet gespecialiseerd zijn op continu zwemmen, maar op behendig manoevreren (categorie 4). In categorie 2 – de periodieke zwemmers – vindt men in het algemeen geen opvallende aanpassingen van het voortbewegingsapparaat om de opname van ontsnappende prooien te vergemakkelijken. Dit zou kunnen samenhangen met de grote variatie in prooigrootte voor deze categorie die varieert van zoöplankton tot vissen. Het zuigapparaat is meestal goed ontwikkeld. Bij de roofvissen van categorie 3 die uit een hinderlaag toeschieten, zijn de zwem- en zuigbewegingen nauwkeurig op elkaar afgestemd.

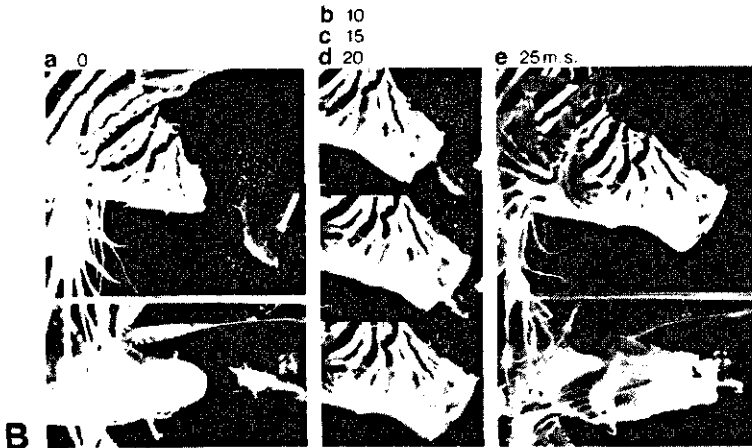
Prooizuigen treedt in zijn meest extreme vorm op bij gecamoufleerde onbeweeglijke bodemvissen die met grote snelheid een groot volume water opzuigen. Bij dergelijke soorten, zoals zeeduivel (*Lophius piscatorius*) en steenvis (*Synanceia*), zien we dat de roover zich tijdens de hap afzet tegen het substraat en daardoor toch gedurende zeer korte tijd een aanzienlijke voorwaartse snelheid krijgt. Speciale aanpassing aan zuigen kan als compensatie van het ontbreken van aanpassingen voor het ontwikkelen van een grote zwemsnelheid worden opgevat.

Model voor voedselopname

De voedselopname is bestudeerd bij veel soorten vissen met sterk verschillende lichaamsbouw door filmopnamen. Daarbij is een hoge filmsnelheid van 200 – 400 beelden per seconde nodig, omdat de zuigbewegingen slechts 0,02 – 0,1 seconde duren. In zeer korte tijd kunnen vissen het water in de mondopening een snelheid geven tot waarden van meer dan 5 m/s. Hierbij worden in de mondholte onderdrukken opgewekt die kunnen oplopen tot 40 – 50 kiloPascal (of 0,4 – 0,5 atmosfeer).



A



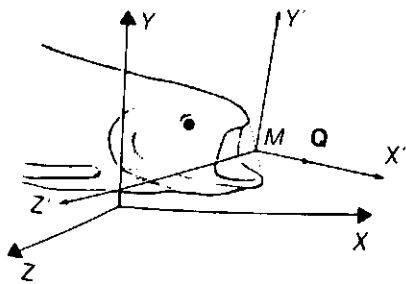
B

Figuur 1. A. De vis zwemt toe. B. Verschillende stadia van het prooizuigen door een koraalduivel (*Pterois*) (de eerste 25 milliseconen). Beeld a en e tonen elk tegelijkertijd gefilmde zij- en onderaanzichten van de vis. De beelden b, c en d tonen alleen het zijaanzicht. De tijd is aangegeven in milliseconen. Waarneembaar zijn de protrusie, de expansie van de mond- en kieuwholte en het uitspreiden van de kieuwdekselmembraan. Al na 20 milliseconen is de prooi verdwenen. Bron: Muller et al. (1982).

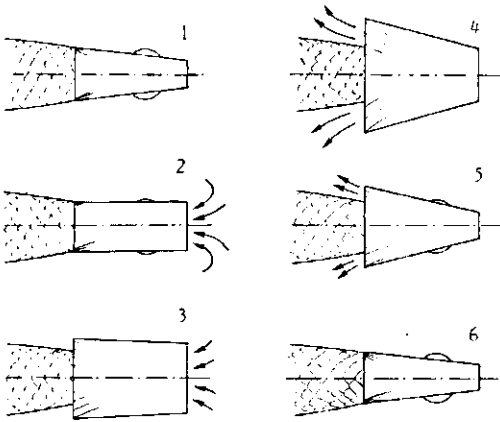
Figuur 1 geeft een beeld van de kop van een koraalduivel, een vis die gekozen is omdat hij in een lichtsterke omgeving leeft, wat van belang is voor het filmen. De korte belichtingstijd van $1/4000$ sec maakt een sterke verlichting noodzakelijk. Voorts zwemt deze vis weinig en is het een algemene representant van hogere baarsachtige vissen (Acanthopterygii). In 10 millisecon is de afgeplatte kegelvormige kop buisvormig geworden en na 15 millisecon zijn de flanken en de bodem van de mondholte geëxpandeerd, zijn de kieuwdeksels aan hun buitenwaartse beweging begonnen, is de kieuwdekselmembraan uitgespreid en de hersenscheuel omhoog gedraaid. Het volume van mond- en kieuwholte wordt in deze korte tijd $5 - 10 \times$ zo groot. Na 20 millisecon is de prooi al verdwenen in de maximaal geopende bek. De kieuwdekselspleet wordt geopend na 25 millisecon. Na nog eens 50 millisecon is alles weer terug in de ruststand.

Het predatieproces met de optredende stroming zijn op film vastgelegd ten opzichte van een vast assenstelsel dat bepaald is door de vaste positie van de camera (figuur 2). Het gaat de bewegende roofvis echter om de waterstroom ten opzichte van zijn mondopening. Deze stroom bepaalt of de prooi al dan niet wordt gevangen. Daarom worden predator-prooi relaties beschouwd vanuit een tweede stelsel van assen (X', Y', Z') dat met de vis meebeweegt en waarvan de oorsprong ligt in de bewegende mondopening. Krachten of drukken worden berekend ten opzichte van het aardvast assenstelsel, maar de snelheden van bij voorbeeld de prooi worden bepaald ten opzichte van de mond van de bewegende vis.

De vorm van mond- en kieuwholte samen benadert een cilinder- of kegelvorm (figuur 1b). Deze benadering wordt steeds realistischer naarmate de expansie van die hol-



Figuur 2. Het aardvast assenstelsel (X, Y, Z) gefixeerd ten opzichte van het aquarium of de wal, en het bewegende assenstelsel (X', Y', Z'). De assen van beide stelsels zijn niet noodzakelijk parallel. Om de biologisch relevante verschijnselen van prooivangst te analyseren is het nodig een bewegend assenstelsel te kiezen, waarvan de oorsprong ligt in de bewegende mondopening van de predator. Hierin dient de beweging van de prooi ten opzichte van de predator te worden gezien. Bron: Van Leeuwen (1984).

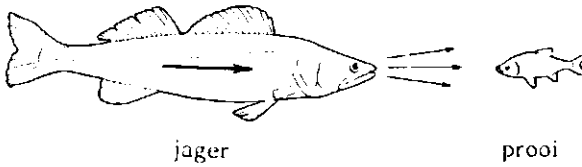


Figuur 3. Schematische voorstelling van zes opeenvolgende stadia van de expansie van mond- en kieuwholten (onderaanzicht). De kop is voorgesteld als een expanderende en weer comprimerende kegel. Bron: Osse & Muller (1980).

ten toeneemt bij het zuigen. Daarom nemen we aan dat de vorm van de kop vereenvoudigd kan worden tot een kegel of cilinder (figuur 3). Ondanks deze vereenvoudiging kan het zuigproces goed met dit model bestudeerd worden.

De stromingsweerstand in de vissebek is beperkt, want de kieuwlamellen van elke kieuwboog zijn samengevouwen als het water van de mond- naar de kieuwholten stroomt. Het effect van de kieuwbogen en kieuwen in het begin van de zuigbeweging is nog onvoldoende bekend en blijft hier buiten beschouwing. De bewegingen van de kop kunnen worden voorgesteld als een eerst vóór en daarna achter expanderende en weer samenvouwende kegel (figuur 3). We gaan er bovendien vanuit dat de prooi meebeweegt met het hem omringende water, behalve bij actieve ontsnapingspogingen. Aangezien water en prooi een vrijwel gelijke dichtheid hebben, zijn de beweging van de prooi en de waterstroom die de rover opwekt ongeveer gelijk.

Voor een effectieve vangbeweging dient het stuwpunt op de voorzijde van de snuit te verdwijnen dat ontstaat door de beweging van de predator naar de prooi (figuur 4). De vis bewerkstelligt dit door zeer snelle verwijding (expansie) van de mondholte in een tijdsbestek van 20 – 100 millisecon en een daarmee gedeeltelijk overlappende vergroting van de kieuw- of operculaire holten. Door deze zuigbeweging ontstaat een waterstroom naar binnen en bovendien zuigt de predator zichzelf vooruit. De achterwaartse impuls die aan het binnenstromende water wordt gegeven, wordt gecompenseerd door een voorwaartse impuls van de vis. De zuigbeweging gaat gepaard met een voorwaartse zwembeweging of met een combinatie van een zwem- en een afzet-



Figuur 4. Het stuweffect van de naderende predator op de prooi neemt snel toe bij kleiner wordende afstand.

beweging tegen het substraat bij bijvoorbeeld op de bodem levende vissen.

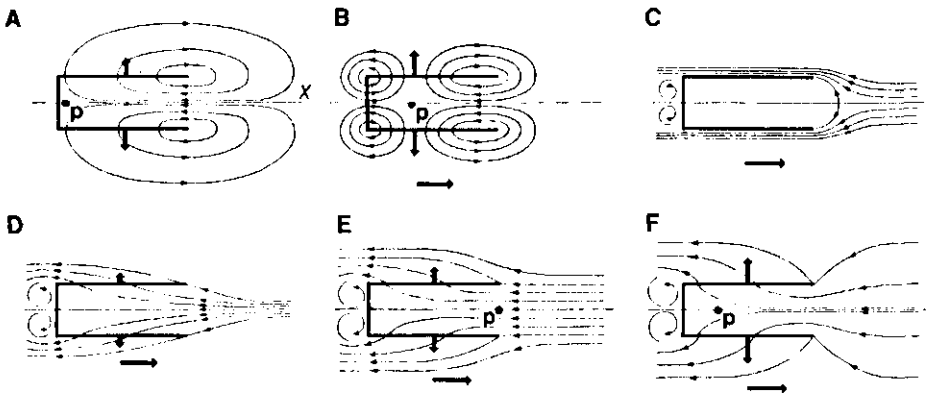
Zoogdieren, reptielen, vogels en andere dieren, die hun voedsel in lucht opnemen, vertonen geen vergelijkbare zuigende wijze van voedselopname. Dat heeft te maken met de lage dichtheid van lucht in vergelijking met de dichtheid van de prooi. Een kameleon zou bijvoorbeeld nooit een vlieg kunnen vangen door een hoeveelheid lucht met daarin de prooi snel op te zuigen zelfs als die prooi zich op vrij korte afstand zou bevinden, want een prooi kan nauwelijks worden meegevoerd in een zuigstroom van lucht, tenzij deze zeer snel en sterk gericht is.

Wrijving speelt bij het bewegen van water wel een rol, maar de wrijvingseffecten bij de zeer snelle zuigbewegingen blijken uit berekeningen zo klein te zijn, dat ze in dit model verwaarloosbaar zijn. Dat komt doordat de dikte van de wrijvingsgrenslaag langs de mondwand die bij het zuigen ontstaat slechts enkele procenten van de totale doorsnede van de mond bedraagt (Muller et al., 1982). Voor vislarven die 5 – 10 mm groot zijn ligt dat anders: meer dan 60% van de energie die aan het zuigen besteed wordt gaat bij dergelijke larven verloren in wrijving (Drost, 1986).

Toepassing van het model

In het bijzondere geval van een 'stilstaande' vis die voedsel opzuigt overlappen aardvast en bewegend assenstelsel elkaar. Deze situatie is alleen theoretisch van belang, maar treedt in werkelijkheid niet op. Figuur 5A geeft een beeld van een stilstaande cilindervormige holte, die alleen van voren open is. Deze expandeert, zijn straal wordt over de hele lengte evenveel groter. Dit is de 'zuigbeweging' in sterk vereenvoudigde vorm (Muller & Osse, 1984). Water stroomt naar binnen, er wordt een werveling gevormd die op de rand van de mondopening ligt. De stroomlijnen gaan op de tekening door de wand heen, omdat de wand in radiale richting beweegt. Water dat via de opening naar binnen stroomt vervangt het weggeduwde water door de expanderende flank.

Doorgaans verplaatst de mondopening zich voorwaarts tijdens de prooivangst (translatie). Dit wordt ten dele veroorzaakt doordat de vis zichzelf vooruit zuigt, ten



Figuur 5. Schematische voorstelling van de waterstroom rondom mond- en kieuwholte voorgesteld als een cilinder (A en B ten opzichte van het aardvaste assenstelsel; C, D, E en F ten opzichte van het bewegende assenstelsel). De gesloten achterzijde stelt de gesloten kieuwdekselkleppen voor, de open voorzijde de mondopening. De punten P op de as in A en B geven het stilstandspunt, de plaats waar het water stilstaat, aan. De dikke pijlen geven grootte en richting aan van de 'expansie' en de 'zwemsnelheid'. Het stromingsbeeld in andere vlakken door de as van de cilinder is hetzelfde. Bron: Van Leeuwen (1984).

dele door het naar voren schuiven van de bovenkaken (protrusie), en ten dele door het zwemmen. Bovenkaakprotrusie, teweeg gebracht door draaiing van de onderkaak en/of beweging van de kopflanken, leidt tot een voorwaartse buisvormige verlenging van de mondholte (figuur 1). Water voor de mond wordt door deze buis omsloten zonder gestuwd te worden.

De expansiesnelheid van de holten en de zwemsnelheid bepalen de snelheid van de waterstroom in de mondopening ten opzichte van het aardvaste assenstelsel. In figuur 5B is de stroming getekend ten opzichte van het aardvaste stelsel voor een combinatie van zwemmen en zuigen. Aan de voorzijde stroomt water naar binnen, dus in achterwaartse richting. Aan de achterzijde wordt het water naar voren geduwd, omdat er een voorwaartse 'zwembeweging' is. Afhankelijk van de verhouding tussen zuigen en zwemmen moet er dus op de lengte-as een punt zijn, waarin het water voor- noch achteruit stroomt ten opzichte van het aardvaste stelsel. Dat is het stilstandspunt P.

Zo'n modelbeschouwing kan ook gemaakt worden voor een cilinder die tijdens de expansie aan de achterzijde opengaat (Van Leeuwen, 1984). Dit komt overeen met het openen van de kieuwdekselkleppen tijdens voedselopname.

Welke tactiek zal een vis volgen om met een gegeven hoeveelheid besteedbare energie een prooi met een optimale kans te vangen? Er kunnen verschillende hypothesen wor-

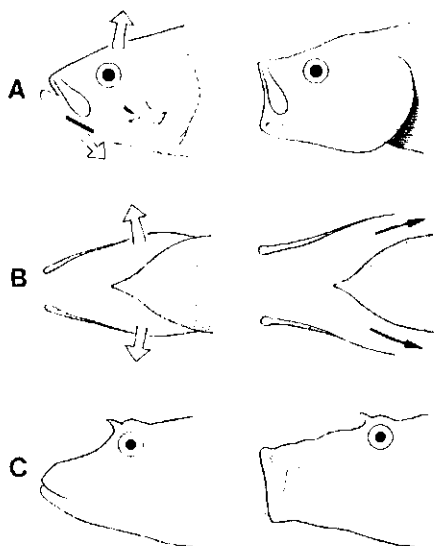
den opgesteld.

- a. De vis zal stuwning vermijden. Translatie (voorwaarts gaan) en expansie zullen dus op elkaar moeten zijn afgestemd. De kieuwdekselkleppen moeten op tijd opengaan, zodat het water kan doorstromen.
- b. De vis zal streven naar de opname van een volume water met de prooi in het centrum daarvan, want daardoor zal de ontsappingskans van de prooi geminimaliseerd worden.
- c. De vis zal trachten de stroomsnelheid zo hoog mogelijk te maken op het ogenblik dat de prooi de mondopening zeer dicht genaderd is, omdat het effect van de zuigbeweging zeer snel afneemt naarmate de afstand tot de mondopening groter is.
- d. Door protrusie wordt de mondopening snel bij de prooi gebracht zonder dat de vis als geheel sterk versnelt. Dit kost niet alleen minder energie, maar verhindert ook dat de vis door zijn snelheid tegen bodem, plant of koraal botst. Protrusie is dus niet zozeer te verwachten bij snel zwemmende predatoren in het open water, maar wel bij langzamere vissen in bij voorbeeld een milieu met veel obstakels.

Relevante factoren bij de voedselopname, simulatie en toetsing van hypothesen

Figuur 5C geeft een beeld van een niet expanderende 'zwemmende' cilinder in het bewegende assenstelsel. Het water stroomt er omheen, maar niet naar binnen. Dit is de stuwning die door de vis moet worden vermeden. Een roofvis (predator) die zijn prooi met gesloten bek nadert, stuwt het water voor zich uit. Aangezien de dichtheid van water en prooi bijna gelijk zijn, dreigt de prooi door het voortgestuwde water te worden weggeduwd (figuur 4), waardoor de vis zijn buit mist.

Stuwning kan bij prooivangst vermeden worden door expansie van de mondholte, het openen van de kieuwdeksels en het naar voren schuiven (protrusie) van de bovenkaken (figuur 6). De expansie van de mondholte kan niet onbeperkt doorgaan. Wanneer de zich vergrotende mondholte het binnenstromende water niet kan bergen, dreigt er weer stuwning op te treden. De expansiesnelheid van de mondholte komt dan onder een kritische waarde die kan worden berekend en het stilstandspunt komt vóór de mond te liggen. Bij gesloten kieuwdekselkleppen zal het stilstandspunt bij een bepaalde zwemsnelheid naar voren gaan. Als de kieuwdekselklep nu geopend wordt kan het water toch doorstromen en wordt stuwning vermeden. Gebeurt dit te vroeg in de expansiefase dan wordt niet alleen water vóór de mond, maar ook van achteren door de kieuwspleten aangezogen. Aangezien de prooi zich vóór de mond bevindt, moet dit vermeden worden. Met het model kan precies het moment berekend worden waarop bij een gegeven voortbewegingssnelheid en een gegeven expansie de kleppen open zouden moeten gaan. Metingen op filmbeelden bij forel en koraalduivel laten zien dat dit



Figuur 6. Vermijden van stuwing bij prooivangst.

A. Expansie van mond- en kieuwholte (zijaanzicht).

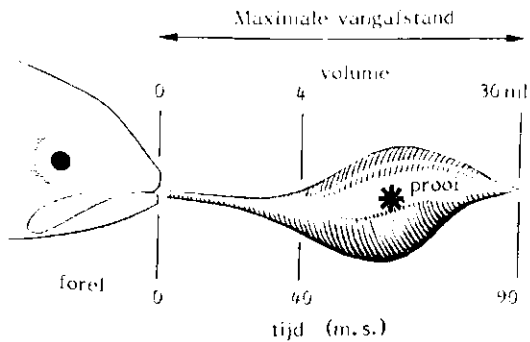
B. Het openen van de kieuwdekselspletten (onderaanzicht).

C. Het vooruitschuiven van de bovenkaken (protrusie) (zijaanzicht).

berekende tijdstip vrijwel samenvalt met de werkelijkheid (Van Leeuwen, 1984). In werkelijkheid gaat de klep iets vroeger open. De kieuwdekselspletten zijn dan op het kritische moment groot genoeg voor een goede doorstroming. Daarmee is hypothese a bevestigd voor forel en koraalduivel: de vis optimaliseert de onderlinge afstemming van de zeer snelle bewegingen die bij de prooivangst optreden.

In de figuren 5D, 5E en 5F zijn verschillende combinaties van zuigen (expansie) en zwemmen getekend ten opzichte van de bewegende mondopening. In 5D is de expansie te gering om het water dat de geopende mond ontmoet te kunnen bergen. Het stroomt gedeeltelijk om de mondopening heen. Er treedt stuwing op. In 5E houden zwemmen en zuigen elkaar precies in evenwicht: alleen het water recht voor de mond wordt opgenomen. Men noemt dit een parallelstroom. Het stilstandspunt op de mond-as ligt dan in het vlak van de mondopening. In 5F wordt er sterk gezogen, nu stroomt ook water van de zijkant toe. Doordat de vis in staat is om de voortbewegingssnelheid nauwkeurig op de expansiesnelheid van de mond af te stemmen, kan hij de vorm van het opgezogen water bepalen.

Uit figuur 7 (Van Leeuwen, 1984) blijkt dat een forel alleen direct rond de prooi ruim

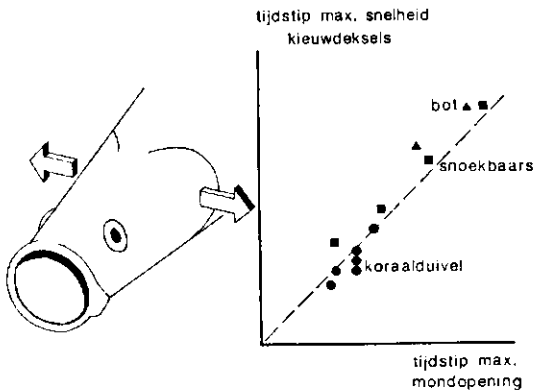


Figuur 7. Initiële vorm en positie van het op te nemen water door een etende forel. Het totaal opgenomen volume water is door de uitstroming door de kieuwspleten $5 \times$ tot $6 \times$ zo groot als het volume van de maximaal geëxpandeerde mondholte. Bron: Van Leeuwen (1984).

water opneemt. Dit bevestigt hypothese b bij forel. Daarvoor en daarachter beperkt hij dit juist zoals we verwacht hadden. Dit is dus een kwestie van timing van de expansie tijdens het toezwemmen (figuur 5F). Deze ideale situatie wordt niet altijd bereikt, want een vis richt niet altijd perfect.

De modelbenadering verschaft de mogelijkheid om de snelheid van de waterstroom door de mondopening te berekenen. Hierbij kan het tijdstip van de maximale snelheid van de zijwaartse beweging van de kieuwdeksels gevarieerd worden in een overigens gelijkblijvende situatie. Uit simulaties van prooivangstbewegingen met het model blijkt dat de vis de kieuwdeksels zodanig beweegt, dat de stroomsnelheid in de mondopening op het tijdstip van prooi-opname wordt gemaximaliseerd (Van Leeuwen & Muller, 1984). Als de prooi wordt opgenomen op het moment dat de mond maximaal geopend is, valt dit tijdstip ook samen met de zogenaamde maximale operculaire abductiesnelheid (snelheid van de kieuwdeksels). Muller & Osse (1984) hebben in experimenten aangetoond dat het tijdstip van prooi-opname doorgaans zeer dicht ligt bij het ogenblik van maximale mondopening of daar zelfs mee samenvalt. Let wel, het gaat steeds om duizendsten van een seconde! Uit figuur 8 (die het resultaat is van metingen bij etende vissen met films) blijkt bovendien dat het tijdstip van maximale mondopening dicht bij het moment van de maximale operculaire abductiesnelheid ligt. De prooivangstkans wordt dus geoptimaliseerd door het op elkaar afstemmen van de bewegingen.

Bij langzaam zwemmende en manoeuvrerende vissen, bij voorbeeld vele koraalvissen, maar ook bij van de bodem etende vissen is het sturen van de prooi vanwege de geringe snelheid van minder belang. Het zuigen speelt ook in die situatie een hoofdrol



Figuur 8. Tijdstippen van maximale mondopening in vergelijking met het tijdstip van maximale snelheid van de zijwaartse beweging van de kieuwdeksels. Het vrijwel samenvallen van de tijdstippen wijst erop dat de predator in het algemeen de prooisnelheid (zuigsnelheid) optimaliseert. Bron: Van Leeuwen (1984).

bij de voedselopname. Protrusie blijkt vooral bij dit type vissen van groot belang te zijn. Ze nemen dicht bij de bodem voedsel op of leven in een milieu met sterk uiteenlopende objecten zoals waterplanten, stenen en koralen. Omdat protrusie vergelijkbaar is met een kortdurende hoge zwemsnelheid helpt protrusie bij het bepalen van de vorm van het aanstromingsveld met de prooi (figuur 5E en 5F). De vis kan de momentane breedte van de aangezogen waterkolom regelen door 'timing' van de protrusie.

Beïnvloeding van prooiopname door zwemmen, zuigen en protrusie

De vraag of en hoe snel een vis zijn prooi zal bemachtigen hangt af van de snelheid U'_{prooi} ten opzichte van de bek die de vis aan het water met de prooi kan geven. U'_{prooi} wordt bepaald door:

- de bijdrage van het zuigen, $U'_{\text{mondopening}} \times \text{zuigeffect}$,
- de bijdrage van het zwemmen, $U_{\text{zwemmen}} \times \text{zwemeffect}$,
- de bijdrage van de protrusie, $-U_{\text{protrusie}}$.

Snelheden in het bewegende assenstelsel worden onderscheiden van snelheden in het aard vaste assenstelsel door accenten. Snelheden naar de mondopening toe gericht worden *negatief* genomen. Wanneer de effecten van zwemmen, zuigen en protrusie samen worden beschouwd kan de (maximale) U'_{prooi} als volgt in formule gebracht worden (Van Leeuwen & Muller, 1984):

$$U'_{\text{prooi}} = U'_{\text{mondopening}} \times \text{zuigeffect} + U'_{\text{zwemmen}} \times \text{zwemeffect} - U'_{\text{protrusie}}$$

Hierin heeft het zwemeffect een waarde tussen -1 en 0 en het zuigeffect tussen 0 en $+1$. Nauwkeurige omschrijvingen van de zuig- en zwemeffecten zijn te vinden in de publikatie van Van Leeuwen & Muller (1984). De waarde van het zuigeffect en het zwemeffect blijken sterk afhankelijk van de afstand van de prooi tot de mondopening. Op een grote afstand is het zuigeffect vrijwel gelijk aan nul. Het kan iets bijdragen aan de verhoging van de zwemsnelheid. Wanneer de prooi dichtbij de bek is, nadert het zwemeffect tot 0 , omdat dan stuwings van de prooi op zal treden. Dan wordt echter het zuigeffect van grote invloed. Het zuigeffect is maximaal als de prooi de mondopening passeert. In de formule dient $-U'_{\text{protrusie}}$ negatief gerekend te worden, omdat in het bewegende assenstelsel de prooisnelheid naar de bek door protrusie afneemt. Dit effect is in tegenstelling tot het zwem- en zuigeffect onafhankelijk van de prooiafstand. Een bijkomend voordeel van protrusie is dat dit proces door de geringe massa van het bovenkaaksysteem weinig energie vergt in vergelijking met de energie die nodig is voor de beweging van het hele vislichaam (Osse, 1985).

Duidelijk is nu dat voor het overbruggen van een grote afstand tussen prooi en predator zwemmen het meest geschikt is tot het ogenblik waarop stuwings van belang wordt. Zuigen is dan de aangewezen strategie. Protrusie van de kaken, waarmee tijdelijk een hoge voortbewegingssnelheid wordt geïmiteerd is bij grote en bij kleine prooiafstand nuttig, maar zal in het laatste geval relatief het meest bijdragen tot prooivangst. Het zuigapparaat is noodzakelijk om het stuweffect te overwinnen en om de prooi naar binnen te werken, wanneer prooi en predator elkaar dicht zijn genaderd.

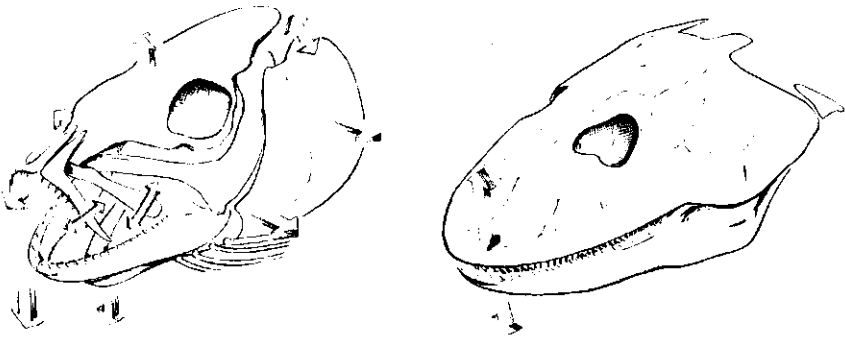
In het licht van het bovenstaande is het niet verwonderlijk dat protrusie een van de hoofdkenmerken is van vissen die behoren tot de groep van de *Acanthopterygii* (steekstralige vissen). Deze groep omvat meer dan $8\,000$ soorten en omvat tientallen orden en families. Duidelijk is dat zo'n ingewikkeld systeem waarbij de vooruitschietende bovenkaak gestuurd wordt door andere bewegende delen, van groot belang is voor het vergroten van de vangkans van het voedsel, het verkleinen van de daarvoor benodigde energie en het beperken van de voor zo'n geslaagde vangst anders noodzakelijke hoge zwemsnelheid.

De constructie van een vis is uiterst functioneel. De grootte, plaats en vorm van de spieren, beenelementen, gewrichten en andere mechanische delen kan uitgelegd worden als een voor de levenswijze noodzakelijke architectuur. Door het zenuwstelsel worden de bewegingen nauwkeurig op elkaar afgestemd waardoor de kans op succes bij het vangen van voedsel zo groot mogelijk wordt gemaakt.

Constructietypen en voedselopname

Uiteraard speelt het gereedschap voor het foerageren dat bij een vis is ingebouwd in lichaam en kop een belangrijke rol bij de afgrenzing van bereikbare en onbereikbare voedseltypen. Dit wordt duidelijk bij het vergelijken van soorten. De zeewolf, een bodemvis van ondiepe koude noordelijke zeeën, leeft van harde schelpdieren, slakken (wulk) en zeeëgels. De schedel is robuust van constructie, boven- en onderkaak zijn voorzien van 4 – 6 formidabele tanden en daarachter liggen in monddak en kaak grote ronde, platte kiezen. Zwemmen doet deze vis maar langzaam; vis is nooit in zijn maag gevonden, maar hij kan de hardste schelp- en schaaldieren aan. De prooi beweegt niet of nauwelijks en zuigen speelt geen rol van betekenis. Ook zijn er vissen die twee sets van kaken bezitten, gewone kaken en keelkaken. Deze laatste zijn gevormd uit de onderdelen van de vijfde kieuwboog (die dan ook geen functionele kieuwen draagt). Ze zijn vooral bij karper- en baarsachtigen sterk ontwikkeld en de vis beschikt dan over twee achter elkaar geschakelde machines, een zuigbuis vóór en een plet-, schrap- of maalapparaat achter. Het is opvallend hoe succesvol, gemeten in aantal soorten, de karpers en de cichliden zijn die beide systemen hanteren. Weer andere vissen, zoals zeenaalden, gebruiken hun lange mondbuis als pipet waarmee ze bliksemsnel deeltjes opzuigen.

De verschillen tussen water- en landdieren wat betreft het mechanisme van hun voedselopname en kopconstructie blijken uit figuur 9 waarin schedels van een hoog ontwikkelde vis en van één van de eerste landvertebraten – een amfibie uit het Carboon – vergeleken zijn. Een vis heeft in het algemeen een lichte constructie en de beweeglijkheid van de delen is groot. De hersenschedel kan naar boven draaien, de flanken van



Figuur 9. Schematische weergave van de schedels van een hoog ontwikkelde vis en van een amfibie uit het Carboon (ongeveer 275 miljoen jaar geleden). De veel grotere beweeglijkheid van de kopdelen bij de vis voldoet aan de eisen van de zuigende voedselopname.

de kop en het kieuwdeksel naar buiten, de onderkaak en het tongbeen naar beneden en de bovenkaken naar voren. De grote flexibiliteit van die constructie is noodzakelijk voor het transport van water bij de ademhaling, maar vooral voor het kunnen opzuigen van water bij de opname van het voedsel. Bij de eerste landdieren is de kopconstructie al veel stijver. De bewegingsmogelijkheden van de kop beperken zich bij landdieren meestal tot het opwaarts draaien van de hersenschedel en het openen van de onderkaak. Landdieren zuigen hun voedsel niet op, maar grijpen het met de kaken. Flexibiliteit van de kop is dan niet nodig, maar wel een stevige constructie voor een zware belasting van de kaken.

Literatuur

- Drost, M.R., 1986. Models of prey capture in larval fish. Proefschrift Landbouwhogeschool, Wageningen, 134 pp.
- Gibson, R.A. & I.A. Ezzi, 1985. Effect of particle concentration on filter and particulate feeding in the herring. *Marine Biology* 88: 109 – 116.
- Leeuwen, J.L. van, 1984. A quantitative study of flow in prey capture by rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with general consideration of the actinopterygian feeding mechanism. *Transact. Zool. Soc., London*, 37: 171 – 227.
- Leeuwen, J.L. van & M. Muller, 1984. Optimum sucking techniques for predatory fish. *Transact. Zool. Soc., London*, 37: 137 – 169.
- Lessertisseur, J. & D. Robineau, 1969. Le mode de l'alimentation des premiers vertebres et l'origine des machoires. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2, 41, 6: 1321 – 1347.
- Muller, M., J.W.M. Osse & J.H.G. Verhagen, 1982. A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish. *J. Theor. Biol.* 95: 47 – 79.
- Muller, M. & J.W.M. Osse, 1984. Hydrodynamics of suction feeding in fish. *Transact. Zool. Soc., London*, 37: 51 – 135.
- O'Connell, C.P., 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Eugraulis mordax*). *J. Fish. Res. Bdcan.* 29: 285 – 293.
- Osse, J.W.M., 1985. Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts? *Acta Biotheoretica* 34: 219 – 232.
- Osse, J.W.M. & M. Muller, 1980. A model of suction feeding in teleostean fishes with some implications for ventilation. In: M.A. Ali (ed.): *Environmental physiology of fishes*. Plenum Press, New York, p. 335 – 352.
- Sibbing, F.A., J.W.M. Osse & J. Terlouw, 1986. Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*), its movement patterns, mechanisms and limitations. *J. Zool. London (A)*, 210: 161 – 203.
- Webb, P.W., 1984. Body Form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Amer. Zool.*, 24: 107 – 120.
- Wejhs, D., 1975. An optimal swimming speed of fish based on feeding efficiency. *Israel J. of Technology*, 13: 163 – 167.

Eten en groeien

M. Fonds en A.D. Rijnsdorp

Inleiding

Zoals ieder organisme heeft ook een vis voedsel nodig om te leven. Door een gecontroleerde omzetting van het voedsel wordt energie verkregen die gebruikt wordt voor het verrichten van de verschillende levensfuncties. Uit het resterende deel van het voedsel worden bouwstenen aangemaakt voor lichaamsonderhoud, lichaamsgroei en voortplanting. In dit hoofdstuk staat de vis als een 'energieverwerkend mechanisme' centraal. Deze benadering is een vereenvoudiging van de werkelijkheid, omdat hierbij niet aan eigenschappen van de bouwstenen (eiwitten, vetten, koolhydraten), maar alleen aan de energiewaarde (calorieën of joules) een betekenis wordt toegekend. De belangrijkste processen kunnen we samenvatten in de volgende energiebalans:

voedsel → stofwisseling + groei + uitscheiding

Volgens de eerste hoofdwet van de thermodynamica gaat er bij scheikundige omzettingen geen energie verloren, zodat de balans in evenwicht is. Stofwisseling of 'metabolisme' omvat de omzetting die nodig is voor de energievoorziening van allerlei levensfuncties, waarbij zuurstof wordt opgenomen, koolzuur en warmte worden afgegeven. De groei omvat de energie die wordt vastgelegd door een toename in gewicht en lengte, door de opslag van reservestoffen en door de aanmaak van geslachtsproducten (gonaden). De onverteerbare bestanddelen van het voedsel en de afvalstoffen die bij de stofwisseling ontstaan, worden uitgescheiden in de vorm van uitwerpselen (faeces), urine en ammoniak.

Onder invloed van natuurlijke selectie is de vis als energieverwerkend mechanisme geëvolueerd en aan zijn omgeving aangepast. Natuurlijke selectie grijpt aan op de overlevingskans en het voortplantingssucces van de individuele vis. Het voortplantingssucces is onder meer afhankelijk van de hoeveelheid energie die een vis gedurende zijn leven aan voortplanting besteedt (voortplantingscapaciteit) en dus van de voedselopname en groei.

In dit hoofdstuk zal de verdeling van de voedselenergie over stofwisseling, groei en

voortplanting dan ook de meeste aandacht krijgen. Na beschrijving van de manier waarop energie verwerkt wordt (energieverwerking) die nodig is om de invloed van omgevingsfactoren op de groei te begrijpen, wordt nagegaan hoe de groei en de verdeling van voedselenergie over lichaamsgroei en gonadengroei de voortplantingscapaciteit van de vis bepalen.

Mechanisme van de energieverwerking

Stofwisseling (metabolisme)

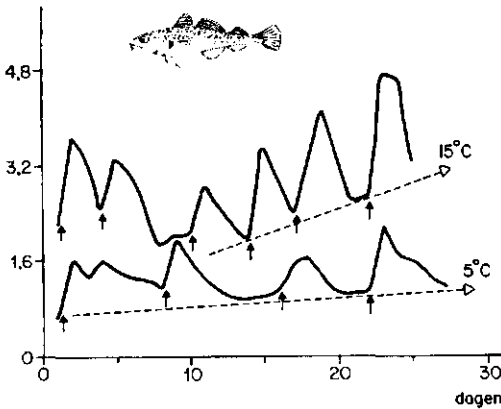
Evenals bij andere gewervelde dieren wordt bij de stofwisseling van de meeste vissen zuurstof opgenomen en komen koolzuur en warmte vrij. We kunnen de stofwisseling van vissen daardoor meten aan de zuurstofopname of aan de warmteafgifte. Afhankelijk van de activiteit van een vis varieert de stofwisseling tussen een minimaal en een maximaal niveau. Het minimale niveau, ook wel standaard- of rust-stofwisseling genoemd, wordt bepaald door de 'verbranding' die nodig is voor basale fysiologische processen zoals bij voorbeeld de kieuwpomp, de bloedcirculatie, het handhaven van de tonus in spierweefsels en het vernieuwen van weefseleiwitten. De standaard-stofwisseling wordt doorgaans gemeten als het zuurstofverbruik van rustende vissen die geen voedsel in maag of darm hebben. De standaard-stofwisseling van vissen is 10 – 30× lager dan die van zoogdieren en tot 100× lager dan die van kleine vogels. Dit komt doordat vissen, in tegenstelling tot vogels en zoogdieren, hun lichaamstemperatuur niet op een constante waarde houden. Dat heeft ook tot gevolg dat vissen lange perioden zonder voedsel kunnen overleven, vooral bij lagere temperaturen.

Het hoogste niveau van de zuurstofopname wordt de actieve stofwisseling genoemd. De bovengrens wordt waarschijnlijk bepaald door de opnamecapaciteit van de kieuwen en de transportcapaciteit van het bloedvatstelsel.

Invloed van voedselopname

Eén van de activiteiten die de stofwisseling verhogen is het verwerken van voedsel (figuur 1). Na voedselopname neemt de ademhaling snel toe, enerzijds door de toegenomen activiteit (opwinding) van de vis en anderzijds door de 'Specifiek Dynamische Activiteit' van het voedsel ('Specific Dynamic Action' ofwel SDA). De SDA wordt doorgaans opgevat als de energie die nodig is bij verteringsprocessen, zoals de kosten voor afbraak, assimilatie, transport en opslag. In de meeste onderzoeken naar de verhoging van de stofwisseling na een maaltijd, is geen onderscheid gemaakt tussen de SDA en de opwinding van de vis, zodat we in dit verhaal onder SDA dan ook de totale verhoging van de stofwisseling na een maaltijd zullen verstaan. De grootte van de SDA kan 9 – 30% van de totale hoeveelheid met het voedsel opgenomen energie bedragen, afhankelijk van de maaltijdgrootte en van de samenstelling van het voedsel.

zuurstof-consumptie



Figuur 1. Dagelijkse metingen van de zuurstofopname in mg O₂ per uur van jonge kabeljauw (11 cm lengte, massa 11 gram) bij 5 °C en 15 °C. De pijlen (I) geven de voeding aan die om de 3 – 5 dagen plaatsvond. Na iedere voeding stijgt de ademhaling door de spijsvertering (SDA) en daalt als het voedsel verteerd is weer tot het lage standaardniveau (— — —). Dit standaardniveau van de ademhaling is bij 15 °C hoger dan bij 5 °C en ook het SDA-effect verloopt bij 15 °C sneller. De geleidelijke stijging van het standaardniveau weerspiegelt de groei van de dieren.

Bij de vertering van eiwitten bedraagt de SDA ongeveer 30% van de energiewaarde van het voedsel, voor vetten en koolhydraten is dit respectievelijk 15% en 5%. De spieractiviteit van het maagdarmkanaal levert slechts een zeer geringe bijdrage aan de SDA. In het algemeen is de stofwisseling van goed etende vissen een factor 2 – 3 hoger dan de standaard stofwisseling. Volgens Jobling (in: Tytler & Calow, 1985) is de SDA niet het energieverlies bij voedselvertering, maar vertegenwoordigt de SDA juist de energiekosten voor groei.

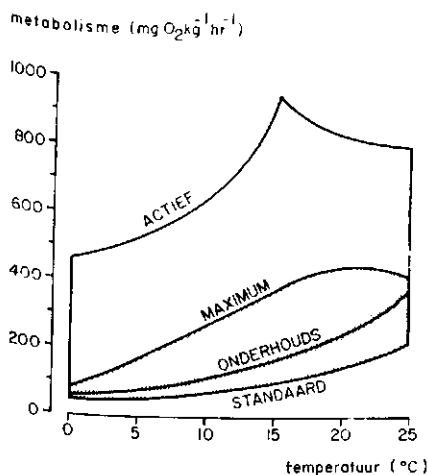
Effect van activiteit

Ook activiteiten zoals het zoeken en opnemen van voedsel, migratie, territoriaal gedrag en paaigedrag brengen energiekosten met zich mee. Vooral zwemmen kost veel energie: metingen bij zalmen die langere tijd met een maximale snelheid in een stroomgoot zwommen, gaven een maximale zuurstofconsumptie te zien die 10× zo hoog was als de standaard (rust) ademhaling en daarmee werd tevens de bovengrens van de zuurstofopname bereikt. Een korte explosie van zwemactiviteit tijdens een sprint, bij voorbeeld bij vluchten of voor het grijpen van een prooi, kan de stofwisseling van de zalm nogmaals met een factor 10 verhogen, tot 100× de standaard stofwisseling, maar deze verhoging is alleen mogelijk door anaëroobe omzetting waarbij melkzuur ophoopt

en een zuurstofschuld wordt opgebouwd (hoofdstuk 'Zwemmen'). Het aflossen van de zuurstofschuld van enkele van dergelijke zwemexplosies verdubbelt de totale zuurstofopname per dag. Bij slechts een klein aantal vissoorten zijn metingen van de actieve stofwisseling gedaan. Zoals eerder vermeld is de maximale ademhaling van zalm een factor 10 hoger dan de rustademhaling. Bij beekforel is de actieve stofwisseling $4 \times$ en bij zonnebaars, meerval of schol $2-3 \times$ de standaard stofwisseling. Het niveauverschil tussen verschillende vissoorten in de actieve stofwisseling hangt waarschijnlijk samen met de levenswijze van de vis, vooral de mate van zwemactiviteit.

Temperatuureffect

De hierboven besproken stofwisselingsprocessen als standaard en actieve stofwisseling en de stofwisseling na een maaltijd worden in sterke mate beïnvloed door zowel de omgevingstemperatuur (figuur 2) als door de lichaamsgrootte van de vis (figuur 3). Een temperatuurstijging van 10 graden verhoogt de standaard stofwisseling gemiddeld met een factor 2,3 (Q_{10}) waarbij voor sommige vissoorten afwijkende Q_{10} waarden gelden. De standaard-stofwisseling van arctische en antarctische vissoorten ligt, vergeleken met die van vissoorten uit de gematigde klimaatzone, op een relatief hoog niveau. Door de verhoging van het niveau van de stofwisselingsprocessen zijn vissoor-



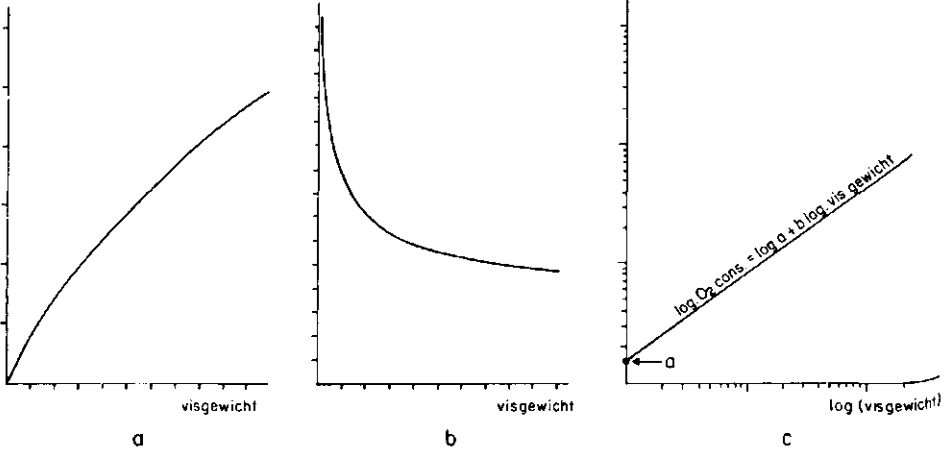
Figuur 2. Metabolisme van zalm als functie van de temperatuur. Standaard- en onderhoudsmetabolisme verdubbelen bij een temperatuurstijging van 10 °C. Het actieve metabolisme en het metabolisme na maximale voedselopname vertonen een maximum. De metabolische ruimte tussen standaard en actief metabolisme bereikt eveneens een maximum bij een optimum temperatuur, evenals het verschil tussen metabolisme na maximale en na onderhoudsvoedselopname.

Bron: Brett (in: Hoar et al., 1979).

zuurstof consumptie

zuurstof consumptie per gram vis

log (zuurstof consumptie)



Figuur 3. Relatie tussen visgewicht en metabolisme (ademhaling).

- De zuurstofconsumptie stijgt met toenemend lichaamsgewicht, maar de stijging gaat steeds langzamer.
- De zuurstofconsumptie per gram vis neemt af met toenemend lichaamsgewicht.
- Het verband tussen $\log(\text{visgewicht})$ en $\log(O_2\text{-consumptie})$ is rechtlijnig.

ten in de poolzee in staat om zelfs bij temperaturen van omstreeks 0°C te overleven en te groeien. Tropische vissoorten daarentegen vertonen slechts in geringe mate aanpassing aan de hogere watertemperaturen door een relatieve verlaging van de stofwisselingsprocessen. Het absolute niveau van de standaard stofwisseling van tropische vissen ligt weliswaar hoger dan dat van vissen uit de gematigde klimaatzone, maar dit komt door de hogere watertemperatuur in de tropen.

De invloed van de temperatuur op de actieve stofwisseling is vrij complex. Van de meeste vissoorten waarvan zowel de actieve als de standaard stofwisseling is gemeten, blijkt er een optimum temperatuur te bestaan waarbij de actieve stofwisseling een maximum vertoont: de optimum temperatuur voor activiteit. Boven deze temperatuur neemt de actieve stofwisseling weer af (figuur 2). De afname van de actieve stofwisseling wordt vermoedelijk veroorzaakt doordat bij hogere temperaturen het water minder zuurstof bevat, zodat het zuurstofaanbod beperkend wordt.

Relatie met lichaamsgrootte

Bij een constante temperatuur neemt de stofwisseling uiteraard toe met een toenemende grootte van de vis. De relatie tussen visgewicht (G) en stofwisseling (S) is echter

niet rechtlijnig: met een toename van het gewicht van de vis neemt de stofwisseling per gram visgewicht af (figuur 3a en 3b). Wanneer de logaritme van de zuurstofconsumptie wordt uitgezet tegen de logaritme van het visgewicht (G) vinden we wél een rechtlijnig verband (figuur 3c) en deze relatie kan berekend worden als:

$$\log(\text{stofwisseling}) = \log A + B \log G$$

waaruit volgt:

$$\text{stofwisseling} = A \times G^B$$

Voor de standaard stofwisseling varieert de macht B tussen 0,6 en 0,9 met een gemiddelde van ongeveer 0,8 (Winberg, 1956). Visgewicht tot de macht 0,8 wordt wel aangeduid als het 'metabolische gewicht' van de vis. De coëfficiënt A is sterk afhankelijk van de activiteit van de vis en van de watertemperatuur. De gewichtsexponent B lijkt minder afhankelijk van temperatuur of activiteit van de vis, hoewel men voor de actieve stofwisseling van zalmen een hogere gewichtsexponent ($B = 0,98$) vond dan voor de standaard stofwisseling ($B = 0,78$).

Budgettering van zuurstof

Voor het goed functioneren van het energieverwerkende mechanisme is naast 'brandstof' (voedsel) ook zuurstof van essentieel belang. De mate waarin zuurstof beschikbaar is voor diverse stofwisselingsprocessen wordt bepaald door het niveauverschil tussen de actieve en de standaard-stofwisseling. Dit verschil wordt de 'stofwisselingsruimte' genoemd. De beperking die het zuurstofopname- en transportsysteem aan de actieve stofwisseling stelt, leidt tot het probleem hoe de beschikbare zuurstof over de verschillende stofwisselingsprocessen moet worden verdeeld. Wanneer een beekforel op maximale kruissnelheid zwemt is de stofwisselingsruimte volledig gevuld, zodat er geen zuurstof meer beschikbaar is voor bij voorbeeld de verwerking van voedsel en de vertering stilstaat. De vis kan dus niet tegelijkertijd hard zwemmen en voedsel verteren.

Over de opname en de verdeling van zuurstof over activiteit en voedselverwerking is bij vrij levende vissen nog weinig bekend, voornamelijk omdat directe metingen moeilijk uitvoerbaar zijn. Bij beekforel is een eerste poging gedaan deze vraag te beantwoorden. Daarbij werd de totale zuurstofconsumptie gemeten met hartslagtelemetrie en de zuurstof nodig voor het zwemmen geschat uit een analyse van filmbeelden van vrijlevende forellen. De standaard stofwisseling, de actieve stofwisseling en de SDA na maximale voedselopname werden bepaald met aquariumexperimenten. De belangrijkste conclusie uit dit werk is dat de vrijlevende forellen de totale stofwisselingsruimte

slechts voor ongeveer de helft benutten, terwijl ook de SDA de helft was van de waarden gemeten na maximale voedselopname in het laboratorium. Dit houdt in dat vrijlevende beekforel zowel de voedselopname als de groeisnelheid niet maximaliseerde. Een maximale groeisnelheid lijkt wel op te treden bij jonge schol in de Waddenzee die ongeveer net zo snel groeit als de maximale groeisnelheid gemeten in het laboratorium bij een overmaat aan voedsel. De groei van jonge schol in de Waddenzee lijkt voornamelijk bepaald te worden door de watertemperatuur. Mogelijk is de mate waarin de stofwisselingsruimte benut wordt afhankelijk van de leeftijd van de vis en van het jaargetijde.

Voedselopname en groei

Voedselsamenstelling en omzetting

Van de 600 vissoorten waarvan informatie over de voedselkeuze beschikbaar is behoort 85% tot de carnivoren, 6% is herbivoor, 4% omnivoor, 3% detritivoor en de resterende 2% kan gerekend worden tot de aaseters en parasieten. Echte herbivore vissoorten zijn dus schaars. In de gematigde streken zijn sommige karperachtigen, zoals de Chinese graskarper en harders (*Mugilidae*), min of meer herbivoor. In tropische wateren komen echter meer herbivore vissen voor. Met name op de koraalriffen spelen algenetende vissen, zoals *Siganiden* (koniijnvissen) en *Acanthuridae* (doktersvissen) een belangrijke rol.

Voedsel bestaat enerzijds uit verteerbare eiwitten, vetten en koolhydraten (suikers, glycogeen, zetmeel) en anderzijds uit onverteerbare delen, zoals chitine pantsers (bij voorbeeld van crustaceën en insecten), kalkskeletten (bij voorbeeld van schelpdieren, slakken, stekelhuidigen), zand (in wormen) of cellulose en lignine (in plantaardig voedsel). De onverteerbare delen worden als faeces uitgescheiden en de hoeveelheid faeces is dus sterk afhankelijk van de samenstelling van het voedsel.

Vetten en koolhydraten dienen voornamelijk als brandstof voor de energievoorziening waarbij ze worden afgebroken (geoxideerd) tot water (H_2O) en koolzuur (CO_2). Eiwitten worden primair gebruikt voor de vervanging van lichaamseiwitten en voor de groei. Een deel van de eiwitten wordt echter ook benut voor de energievoorziening waarbij stikstofhoudende componenten overblijven die voornamelijk als ammoniak en in geringere mate als ureum worden uitgescheiden. In vergelijking met landdieren kunnen vissen eiwitten gemakkelijker gebruiken voor de stofwisseling, omdat zij het giftige eindprodukt ammoniak direct via de kieuwen kunnen uitscheiden. Landdieren moeten de ammoniak eerst omzetten in het niet giftige ureum of urinezuur en dat kost weer energie.

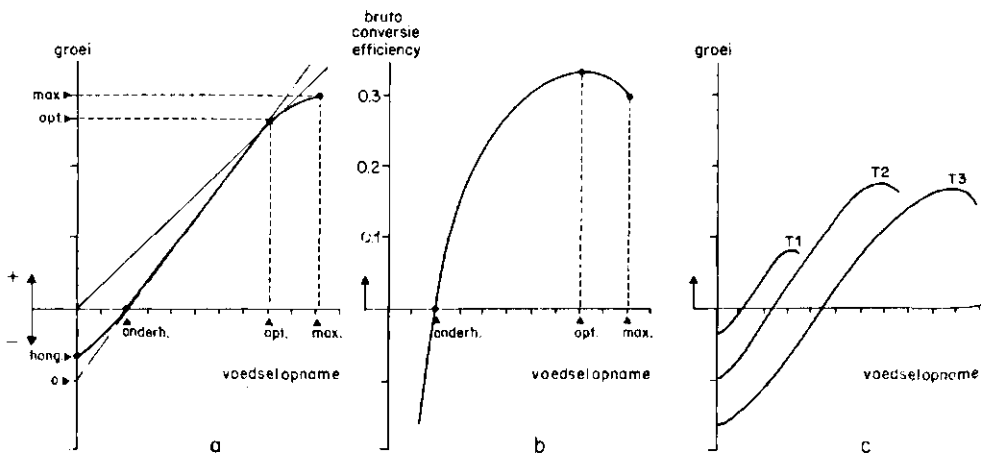
De energiewaarde van de verschillende bestanddelen van het voedsel zijn niet gelijk. Vetten hebben een hoge energiewaarde (36,2 – 39,5 J/mg), koolhydraten een lagere

(17,2 J/mg). Om de energiewaarde van eiwitten voor een vis te berekenen moeten we de verbrandingswaarde van 23,6 J/mg corrigeren voor de energiewaarde van het uitscheidingsprodukt ammoniak, zodat de 'metabolische' energiewaarde van eiwit voor de stofwisseling 19,7 J/mg wordt. Omdat vetten een hogere energiewaarde hebben, wordt de energiewaarde van het voedsel in sterke mate bepaald door het vetgehalte. Met de opname van eiwitten en vetten heeft een vis geen moeite, meestal wordt 90 – 95% van de energiewaarde door de vis benut. Koolhydraten zijn moeilijker opneembaar, in het bijzonder voor carnivore vissen die veelal eiwitten 'de-amineren' en omzetten in glucose voor de energievoorziening (Cowey & Sargent in: Hoar et al., 1979). Na voedselopname zien we dan ook een verhoogde uitscheiding van ammoniak.

De eiwitbehoefte voor groei van carnivoren en herbivoren is min of meer hetzelfde. Voor een optimale groei bij carnivoren moet het voedsel ongeveer 50% eiwit bevatten. Dierlijk voedsel bestaat meestal voor 60 – 70% van de droge stof uit eiwit, plantaardig voedsel echter maar voor 15 – 25%. Aangezien herbivore vissen niet beschikken over speciale aanpassingen aan een eiwitarm dieet, zullen ze dus relatief meer voedsel per dag moeten opnemen om in hun eiwitbehoefte te voorzien. In een deel van hun eiwitbehoefte wordt voorzien door micro-organismen (bacteriën) die zich op het plantenmateriaal of in de darmen van de vis bevinden.

Relatie voedselopname en groei

De groei van een vis is voornamelijk afhankelijk van de hoeveelheid opgenomen voedsel. Een vis die niet eet zal langzaam in gewicht afnemen door de verbranding van zijn eigen lichaamsstoffen voor de standaard-stofwisseling. Bij een geringe voedselopname, die juist voldoende is voor de standaard-stofwisseling en de SDA, het zgn. onderhoudsniveau van de stofwisseling, blijft de vis op gewicht en is de groei nul. Bij een stijging van de voedselopname boven dit onderhoudsniveau blijft er energie over voor groei waarbij de groeisnelheid toeneemt met toenemende voedselopname totdat een maximum bereikt wordt. De relatie tussen de voedselopname en de groei is weergegeven in figuur 4a. Langdurig hongerende vissen vertonen een verlaging van het stofwisselingsniveau waardoor de gewichtsafname bij hongeren minder sterk kan zijn dan uit extrapolatie van de voedselopname curve (O) zou worden verwacht. Bij maximale voedselopname (max) wordt het voedsel minder efficiënt verteerd, zodat er relatief meer voedselenergie met de faeces wordt uitgescheiden. De verhouding tussen de groei (G) en het opgenomen voedsel (V) geeft de efficiëntie van de bruto voedsel omzetting (G/V). Zoals blijkt uit figuur 4b is de bruto conversie efficiëntie geheel afhankelijk van de hoeveelheid opgenomen voedsel: ze varieert van negatief (gewichtsafname bij te weinig voedsel), via 0 bij de onderhoudsvoedselopname, tot maximaal bij het optimale voedselrantsoen. Bij nog hogere voedselopname kan de bruto conversie efficiëntie weer afnemen, doordat het voedsel minder goed benut wordt. Bij goed etende en



Figuur 4. Relaties tussen voedselopname, groei en conversie ('max.' = maximale voedselopname; 'opt.' = optimale voedselrantsoen; 'onderh.' = minimale onderhoudsrantsoen; 'hong.' = gemeten gewichtsafname bij hongerende dieren; 'o' = berekende gewichtsafname bij hongerende dieren uit de rantsoen-groei curve).

- a. Relatie voedselopname-groei: bij maximale voedselopname is ook de groei maximaal.
- b. De bruto voedselomzetting in relatie tot voedselopname: de bruto voedselconversie is maximaal bij het optimale voedselrantsoen.
- c. Rantsoen-groei curven bij lage (T1) en hogere (resp. T2 en T3) temperaturen.

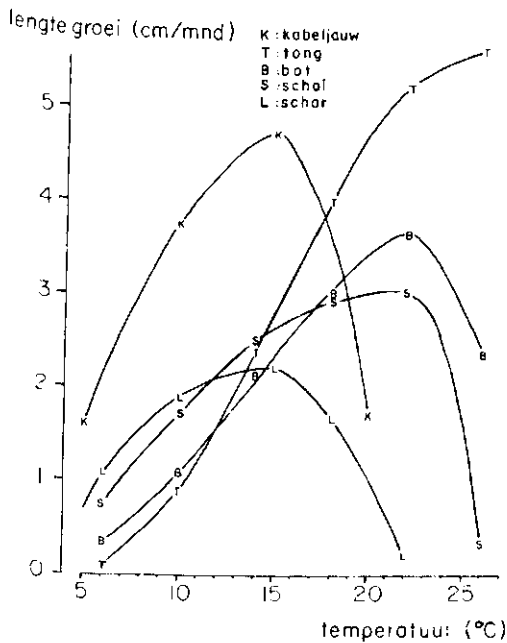
groeïende vissen is de bruto conversie efficiëntie ongeveer 0,25 – 0,35, dat wil zeggen dat ongeveer 25 – 35% van het voedsel wordt omgezet in groei. De netto conversie efficiëntie die aangeeft welk deel van de opgenomen energie boven het onderhoudsniveau wordt omgezet in groei ($G/(V\text{-}onderhoud)$ in figuur 4a), is over een groot traject onafhankelijk van het voedselrantsoen. Ze wordt bepaald door de helling van de groei-voedselopname curve (figuur 4) die voor de meeste vissen ongeveer 0,5 – 0,6 is. Dat betekent dus dat in werkelijkheid 50 – 60% van de voedselenergie door de vis gebruikt kan worden voor stofwisseling en groei samen.

Effect van de temperatuur

De watertemperatuur heeft een grote invloed op de relatie tussen groei en voedselopname. Een temperatuurstijging verhoogt de standaard-stofwisseling van de vis en daarmee het onderhoudsniveau van de voedselopname. Voor verschillende temperaturen lopen de groei-voedselopname curven meestal min of meer evenwijdig (figuur 4c). Dit houdt in dat de temperatuur wel grote invloed heeft op de stofwisseling en op het onderhoudsniveau van de voedselopname, maar minder invloed op de efficiëntie van de

netto conversie. Een vis moet dus bij hogere temperatuur door de verhoogde stofwisseling meer voedsel opnemen, voordat er energie voor groei overblijft. De bruto voedselconversie wordt dus wel sterk door de temperatuur beïnvloed: hetzelfde dagrantsoen kan bij lage temperatuur voldoende zijn voor groei, maar bij hoge temperatuur onvoldoende, zodat er gewichtsafname optreedt.

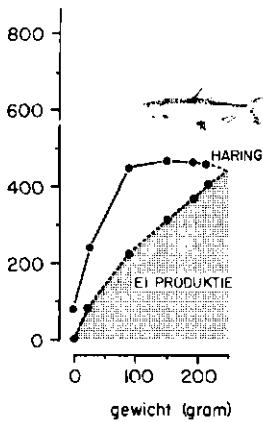
Bij een toenemende temperatuur neemt de groeisnelheid toe, totdat een maximum bereikt wordt waarna bij verdere temperatuurstijging de groeisnelheid weer afneemt (figuur 5). De optimale temperatuur waarbij de groei maximaal is verschilt per vissoort en lijkt lager te worden wanneer de vis groter wordt, mogelijk doordat met toenemende grootte van de vis het kieuwoppervlak ten opzichte van het gewicht van de vis afneemt, zodat bij grotere dieren de stofwisselingsruimte voor voedselopname en groei afneemt. Dit zou kunnen verklaren waarom bij voorbeeld schollen en tongen als jonge dieren in ondiep (warmer) water leven en bij toenemende grootte naar dieper en koeler water trekken.



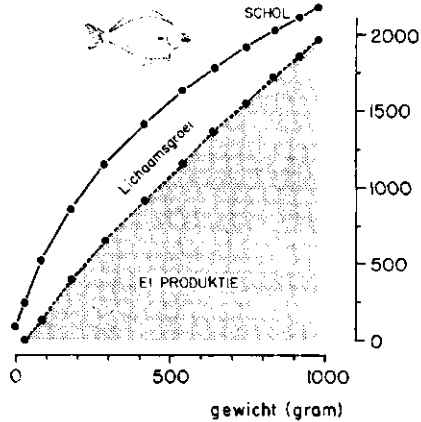
Figuur 5. Invloed van de watertemperatuur op de groeisnelheid van jonge platvis (S = schol, B = bot, T = tong, L = schar; lengte 4–7 cm) en van jonge kabeljauw (K, lengte 10–14 cm). De snelheid van de lengtegroei is in het laboratorium gemeten.

Jaarproductie (Kj)

Jaarproductie (Kj)



a



b

Figuur 6. De relatie tussen de jaarlijkse energietoename (jaarproductie) en het lichaamsgewicht voor haring (a) en schol (b). De acering geeft het deel van de jaarproductie aan dat gebruikt wordt voor de productie van eieren.

Relatie met het visgewicht

Het visgewicht heeft ook invloed op de relatie tussen voedselopname en groei. Als we ons beperken tot de maximale dagelijkse groei en de maximale dagelijkse voedselopname, dan blijken deze een zelfde relatie met het visgewicht te vertonen als de ademhaling (figuur 3). Met toenemende grootte van de vis nemen de dagelijkse voedselopname en de groei toe. Maar relatief, dat wil zeggen per gram vis, nemen de voedselopname en de groei juist af met het groter worden van de vis. We kunnen zowel de stofwisseling, als de voedselopname en de groei van grote en kleine dieren vergelijken door ze uit te drukken als proportie van het 'stofwisselingsgewicht' of 'metabolisch gewicht': dat is het gewicht tot de macht 0,8. Wanneer een vissoort bij voorbeeld 20% van zijn stofwisselingsgewicht per dag eet en daarbij 6% van zijn stofwisselingsgewicht per dag groeit, betekent dit dat een larve van 10 mg per dag de helft van zijn lichaamsgewicht (50%) aan voedsel eet en na 5 dagen zijn gewicht heeft verdubbeld (100% groei), terwijl een vis met een gewicht van 1 kg nog maar 50 gram (5% van zijn gewicht) per dag eet en in 5 dagen nog maar 77 gram gegroeid is, d.i. ongeveer 8% van zijn gewicht. Ondanks de relatieve afname groeit een grote vis wel meer dan een kleine (figuur 6). Vaak worden in de praktijk de dagelijkse voedselopname en de groei gegeven in procent van het visgewicht (G). Dit percentage neemt sterk af met toenemende grootte van de vis. Als voedselopname en groei nl. evenredig zijn met het metabolisch gewicht ($G^{0,8}$)

dan is procentuele groei evenredig met:

$$G^{0,8}/G = G^{0,8-1} = G^{-0,2}$$

Energiebalans

De verdeling van de opgenomen voedselenergie over stofwisseling, groei en uitscheiding noemen we de energiebalans. Deze is zowel voor een goed begrip van de energiehuishouding als voor de teelt van vissen van groot belang. Hoewel vissoorten sterk verschillen in hun voedselkeuze en in hun energiehuishouding, hebben Brett & Groves (in: Hoar et al., 1979) toch getracht een gemiddelde energiebalans samen te stellen voor carnivore en voor herbivore vissen:

carnivoren: 100 voedsel = 44 stofwisseling + 27 uitscheiding + 29 groei

herbivoren: 100 voedsel = 37 stofwisseling + 43 uitscheiding + 20 groei

Herbivore vissen vertonen dus een grotere (faeces)uitscheiding en een lagere voedselconversie efficiëntie. Een gedetailleerd overzicht van de verdeling van voedselenergie voor een carnivore vis wordt gegeven in de tabel. Hoe de 59% netto opgenomen voedselenergie wordt verdeeld over groei en stofwisseling hangt af van de activiteit van de

De globale verdeling van de voedselenergie bij een gemiddelde carnivore vis (naar Brett & Groves, 1979).

Opgenomen voedselenergie		Uitscheiding en energieverlies
100 % = Bruto voedselenergie	→	20 % = Faeces: onverteerbare delen
80 % = Verteerbare energie	→	7 % = Uitscheiding ammonia en ureum
13 % = Opneembare energie	→	14 % = Warmteverlies spijsvertering: extra respiratie voor de voedsel- vertering: SDA
59 % = Netto voedselenergie	→	14-59 % = Warmteverlies door respiratie, meta- bolisme afhankelijk van de activiteit
0-45 % = Groei (energieopslag), afhankelijk van activiteit:		
45 % maximaal		14 % bij minimale activiteit
29 % gemiddeld		30 % gemiddeld
0 % minimaal		59 % bij minimale activiteit

vis: een zéér actieve vis kan bij voorbeeld alle 59% voedselenergie verbruiken bij het zwemmen, terwijl een rustige vis die maar 14% verbruikt voor activiteit wel 45% voedselenergie overhoudt voor groei. Bij jonge, snel groeiende carnivore vissen zien we, dat ongeveer 29% van de voedselenergie wordt omgezet in groei.

Interactie tussen de vis en de omgeving

Met de kennis van het mechanisme van de energieverwerking zal het duidelijk zijn, dat de groei van een vis door een veelheid van omgevingsfactoren wordt beïnvloed, zowel biotische factoren, zoals aanbod en kwaliteit van het voedsel, grootte en activiteit van de vis, als wel abiotische factoren zoals temperatuur en zuurstof. In het veld werken alle factoren samen waardoor het niet eenvoudig is de bijdrage van de afzonderlijke factoren vast te stellen. Ook is het effect van twee factoren niet altijd gelijk aan de som van de twee deeleffecten.

Voedselaanbod

De invloed van het lichaamsgewicht op de jaarlijkse groei van de vis is geïllustreerd in figuur 6 waaruit blijkt dat de jaarproductie (d.i. de lichaamsgroei plus de eiproduktie) toeneemt met het lichaamsgewicht. Een verhoging van de beschikbaarheid van voedselorganismen verhoogt deze productiecurve. In het veld zijn verschillende voorbeelden bekend waarmee de invloed van het voedselaanbod op de groeisnelheid wordt geïllustreerd. De kabeljauw bij IJsland vertoonde in het begin van de jaren tachtig een groeivertraging die veroorzaakt werd door het ontbreken van het belangrijkste voedselorganisme: de lodde (*Mallotus villosus*, een spieringachtig visje). De tong in de Noordzee vertoonde in de periode van 1960 tot 1975 een duidelijke groeiversnelling: in 1960 nam een 30 cm lange tong in een jaar gemiddeld met 60 gram toe in lichaamsgewicht, in 1970 was dit verdubbeld tot 120 gram. Ook de schol vertoonde in dezelfde periode een, zij het geringere, groeiversnelling. De groeiversnelling bij de tong bleek niet samen te vallen met de toename van de voedingsstoffen (fosfaten en stikstofverbindingen) die met de Rijn in zee stromen. Wel viel de groeiversnelling samen met de opkomst van de boomkorvisserij waarvan wordt aangenomen dat ze voedselorganismen uit de bodem los woelt. Bovendien kan deze intensieve visserij veranderingen in de bodemfauna hebben veroorzaakt waarbij langzaam groeiende voedselorganismen, zoals schelpdieren, in betekenis zijn afgenomen en snel groeiende organismen, zoals wormen, zijn toegenomen.

Voedselconcurrentie

Wanneer de dichtheid aan concurrenten hoog is, kan het voedselaanbod per vis en daarmee de groeisnelheid afnemen. De concurrenten kunnen tot dezelfde soort beho-

ren of tot een andere soort. Over het voorkomen van dichtheidsafhankelijke groei in de natuur zijn de meningen verdeeld. In het zoete water is een groeivertraging bij hoge populatiedichtheden geen uitzondering. Zo vertoont brasem in de Langeraarse plas een langzame groei bij een hoge dichtheid van de brasemstand en een laag voedselaanbod. In het Oude Veer zien we echter een snelle groei bij een lage dichtheid van de brasemstand en een hoog voedselaanbod. Het overbrengen van brasems van Langeraar naar Oude Veer gaf een sterke groeiversnelling te zien van de oorspronkelijk langzaam groeiende vissen waaruit de belangrijke invloed van de omgeving op de groei blijkt.

In zee zijn weinig voorbeelden van dichtheidsafhankelijke groei bekend. Enkele duidelijke voorbeelden van dichtheidsafhankelijke groei werden waargenomen in het jeugd stadium bij het optreden van sterke jaarklassen. Bij Noordzee kabeljauw blijkt de lengtegroei van een sterke jaarklas, maar ook die van de jaarklas die een jaar later geboren wordt, achter te blijven. Dit laatste wordt mogelijk veroorzaakt doordat van 0 jaar oude kabeljauw de overgang van het pelagisch leven naar het bodemleven wordt tegengewerkt door de daar al aanwezige individuen van de sterke jaarklas van éénjarige. Hierdoor zou er bij de jongste jaarklas een groeivertraging optreden en tevens door predatie een verhoogde sterfte. Van schol is bekend dat de gemiddelde lengte van een sterke jaarklas achterblijft bij die van een gemiddelde jaarklas. Deze waarneming is vaak aangehaald als illustratie van dichtheidsafhankelijke groei. Een nadere analyse van de gegevens leidde echter tot een andere conclusie. Het optreden van een sterke schol jaarklas is gecorreleerd met een lage zeevatertemperatuur: in strenge winters, als de zeevatertemperatuur sterk daalt, blijkt er een geringere sterfte van scholeieren en larven op te treden. Omdat echter ook de ontwikkeling van de eieren en de groei van de larven door de lage temperaturen trager verloopt komen de larven later in het voorjaar in de opgroeigebieden aan. De achterstand in groei die ze daarbij hebben opgelopen, wordt niet meer ingehaald. Wanneer de jonge schollen eenmaal in de opgroeigebieden zijn gevestigd, blijkt de groei verder volledig te worden bepaald door de watertemperatuur in de zomer, zonder een aantoonbaar effect van de dichtheid. De kleinere lengte bij sterke jaarklassen aan het eind van het eerste groeiseizoen is dus een gevolg van de opgelopen groeiachterstand in de strenge winter. Het ontbreken van waarnemingen van dichtheidsafhankelijke groei bij volwassen vis in zee wordt mogelijk veroorzaakt doordat het onderzoek zich concentreert op commercieel beviste soorten waarvan de populatiegrootte door de intensieve visserij is gereduceerd.

Naast de hoeveelheid voedsel die beschikbaar is, is ook de prooigrootte van belang voor de groei. Bij roofvissen bestaat er voor iedere vislengte een optimale prooigrootte waarbij de verhouding tussen de kosten van het grijpen en opeten van een prooi en de baten van de energieopname maximaal is. De optimale prooigrootte die doorgaans toeneemt met de vislengte, wordt o.a. bepaald door de combinatie van grootte en talrijkheid van de verschillende prooien. Een aanwijzing dat de prooigrootte invloed kan

hebben op de groeisnelheid levert de kabeljauw in de Noordzee waarbij de geringere maximale lengte in de zuidelijke Noordzee samengaat met het eten van prooien die kleiner zijn dan de geprefereerde prooigrootte. In de noordelijke Noordzee worden prooien van de geprefereerde grootte gegeten en daar bereikt kabeljauw een grotere maximale lengte. Een tweede voorbeeld zien we in het binnenwater waar jonge snoekbaars in groei achterblijft, wanneer ze niet tijdig van kleine ongewervelde organismen kunnen overschakelen op jonge vis als voedsel. De vraag of het ontbreken van prooien van de geprefereerde grootte de groeisnelheid kan beperken en daarmee een limiet kan stellen aan de maximale lichaamsgrootte, behoeft verder onderzoek.

Abiotische factoren

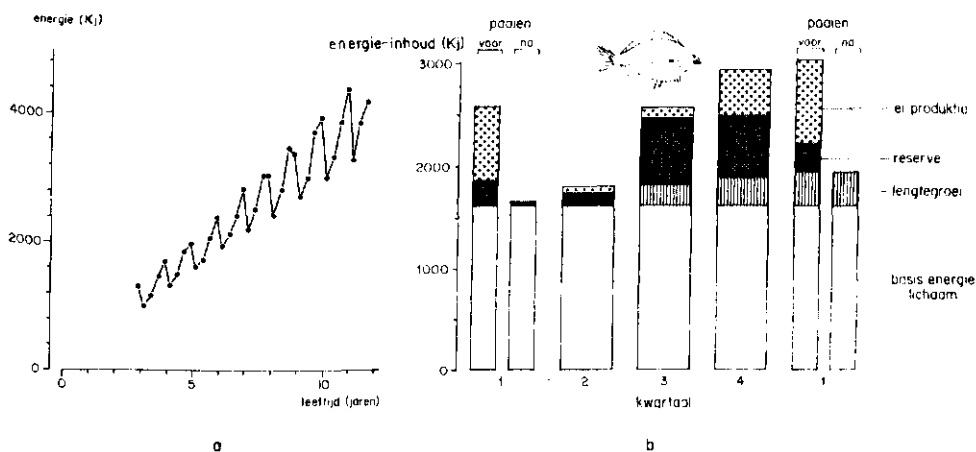
Van de abiotische factoren die de groei beïnvloeden, zijn vooral zuurstof en temperatuur belangrijk. Beide bepalen immers de stofwisselingsruimte die beschikbaar is voor groei en activiteit. Sommige vissoorten zoals zeelt en kroeskarper kunnen bij lage zuurstofconcentratie weliswaar overleven, maar vertonen dan wel een afnemende groei. De invloed van temperatuur op de groei is bij verschillende vissoorten aangetoond (figuur 5). In het Nederlandse binnenwater vertoont snoekbaars zijn hoogste produktie in jaren met een warme zomer, wanneer de watertemperatuur de optimale temperatuur van 28°C benadert. Bij volwassen Noordzee schol daarentegen blijkt de groei in warme zomers juist af te nemen. In het verspreidingsgebied van snoekbaars is het IJsselmeer een van de koudere delen, voor schol vormt de zuidelijke Noordzee juist een van de warmere delen van het verspreidingsgebied.

Seizoenscyclus

In de gematigde en noordelijke streken wordt de jaarcyclus van veel vissoorten gekenmerkt door een periode van voedselopname en groei in de zomer en een overwinteringsperiode waarin niet gegeten wordt. De haring in de Noordzee voedt zich met zoöplankton organismen die in een korte uitbundige bloeiperiode van mei tot juni volop beschikbaar zijn. In deze periode neemt haring dan ook bijna de hele jaarconsumptie aan energie op die voor lichaamsgroei en voortplanting gebruikt wordt. Daarbij wordt ook een grote energiereserve (vnl. vetten) aangelegd die nodig is om de maanden van voedselschaarste te overleven. In de loop van zomer en winter neemt het vetgehalte geleidelijk weer af. Juist de haring die in juni en juli op zijn vetst is levert de 'Hollandse nieuwe'. Ook andere vissoorten leggen vetreserves aan die op verschillende wijze kunnen worden opgeslagen. Zo kan de vetreserve zich voornamelijk in de lever bevinden (levertraan van kabeljauwachtigen), tussen de ingewanden (harders, forellen), onderhuids (paling, makreel) of in het spierweefsel van het lichaam (haringachtigen, platvis).

Tijdens het groeiseizoen wordt niet alleen een vetvoorraad aangelegd, maar neemt

ook het eiwitgehalte van de vis toe en het watergehalte af. Deze veranderingen komen tot uitdrukking in de conditiefactor k ($k = \text{gewicht}/\text{ lengte}^3$). Deze conditiefactor neemt toe als de vis dikker wordt door opslag van reservestoffen en door de vorming van de hom of kuit. De jaarcyclus van volwassen Noordzee schol bestaat uit een groeiseizoen van maart tot december gevolgd door een paaiseizoen van eind december tot in maart. In het paaiseizoen wordt er niet gegeten. De jaarcyclus van schol weerspiegelt zich in de gewichtstoename in de zomer en de gewichtsafname in de winter (figuur 7a). Hoe de groei wordt verdeeld over reserve, lengtegroei en voortplanting is weergegeven in figuur 7b voor een 5 jaar oud scholvrouwtje. Na het paaiseizoen is de schol sterk vermagerd en vindt allereerst conditieherstel plaats. Hierna zien we pas in het derde kwartaal duidelijke lengtegroei en aanmaak van reservestoffen. Aan het eind van het groeiseizoen neemt de groeisnelheid af en we zien dan dat de groei voornamelijk bestaat uit de ontwikkeling van de gonaden. Daarbij blijkt dat een deel van de reservestoffen die eerder in het jaar zijn opgeslagen, voor de gonadengroei wordt gebruikt. In het paaiseizoen verliest een scholvrouwtje ongeveer 30–40% van haar lichaamsenergie als gevolg van het afzetten van eieren en door het gebruik van reservebrandstof voor de stofwisseling.



Figuur 7.

a. De seizoenscyclus in de gewichtsgroei van scholwifjes.

b. De verdeling van de energiegroei over de aanmaak van reserve, lengtegroei en kuitvorming.

In het eerste kwartaal neemt het gewicht sterk af door het afzetten van eieren en het gebruik van reserve brandstof o.a. voor de paaiactiviteit. In het zomer-halfjaar vindt de grootste gewichtsgroei plaats waarbij na de paai in het tweede kwartaal voornamelijk conditieherstel optreedt. In het derde kwartaal voornamelijk lengtegroei en opslag van reservestoffen. In het 4e kwartaal voornamelijk kuitvorming.

Groei en voortplanting

In het algemeen vertonen gewervelde dieren na het bereiken van de geslachtsrijpe leeftijd geen verdere lichaamsgroei meer. Bij de meeste vissen daarentegen vindt ook na het geslachtsrijp worden nog een aanzienlijke lengtegroei plaats. Dit wordt veroorzaakt doordat niet de totale jaarlijkse produktie aan de voortplanting wordt besteed, maar ook een deel in lengtegroei wordt geïnvesteerd. Met het groter en ouder worden van de vis neemt de investering van voedselenergie in lengtegroei af en de investering in eiproduktie toe. Het deel van de jaarproduktie dat aan de voortplanting wordt besteed neemt bij haring sneller toe dan bij schol. Zo besteedt een 5 jaar oude haring al 90% van de jaarproduktie voor de aanmaak van eieren, terwijl schol op die leeftijd slechts 60% in eiproduktie investeert (figuur 6). De lengtegroei van een vis wordt dus niet alleen bepaald door de relatie tussen jaarproduktie en visgrootte, maar ook door de wijze waarop de vis de beschikbare jaarproduktie verdeelt over lichaamsgroei en voortplanting. Zo bereikt haring op jongere leeftijd zijn maximale lengte dan schol.

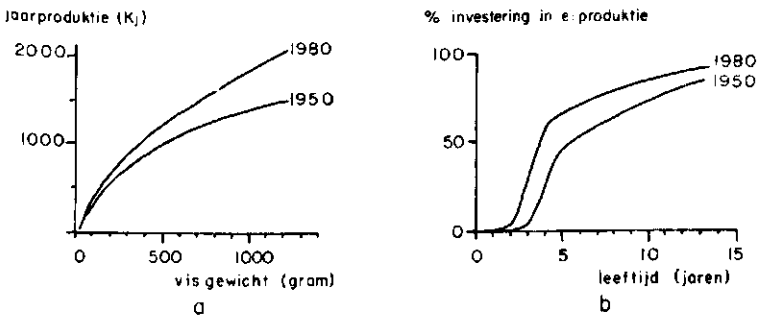
Hoeveel energie mannetjes aan de spermaproduktie besteden is moeilijk direct te meten en daarom ook nog weinig onderzocht.

De natuurlijke selectie grijpt in de evolutie aan op de eigenschappen die het voortplantingssucces van de individuele vis beïnvloeden. Het voortplantingssucces is mede afhankelijk van de voortplantingscapaciteit van de vis, ofwel de totale hoeveelheid energie die een individu gedurende het hele leven in eiproduktie of sperma investeert. Deze voortplantingscapaciteit wordt bepaald door de relatie tussen de jaarproduktie en de lichaamsgrootte, de verdeling van energie over voortplanting en lengtegroei en ten slotte door de overlevingskans van jonge en oude dieren. Hoe beïnvloedt nu de energieverdeling over voortplanting en lichaamsgroei de voortplantingscapaciteit van een vis? Als een vis op jongere leeftijd met de voortplanting begint wordt een deel van de beschikbare jaarproduktie geïnvesteerd in eieren of sperma en gaat daardoor verloren voor verdere lichaamsgroei. De vis blijft kleiner en zal in de volgende jaren minder eieren produceren en een lagere voortplantingscapaciteit hebben dan een vis die op latere leeftijd bij een grotere lengte met de voortplanting begint. Wanneer echter de sterfterisico's toenemen met de leeftijd (bij voorbeeld door toenemende bevissing), zal door de verkorting van de levensduur het aantal voortplantingsseizoenen en daarmee dus ook de voortplantingscapaciteit afnemen. Door nu op jongere leeftijd met de voortplanting te beginnen kan de vermindering van de voortplantingscapaciteit ten gevolge van een verhoogde sterfte gedeeltelijk worden gecompenseerd. Bij welke verdeelsleutel van energie over lengtegroei en voortplanting (voortplantingsstrategie) de voortplantingscapaciteit maximaal wordt, wordt dus bepaald door de groeiomogelijkheden die de omgeving biedt en de sterfterisico's voor de dieren.

Invloed van de visserij

Een vraag is momenteel of de toename in groeisnelheid en eiproduktie en de verlaging van de geslachtsrijpe leeftijd, zoals die bij verschillende intensief geëxploiteerde vissoorten in de Noordzee zijn waargenomen, veroorzaakt worden door erfelijke veranderingen in de voortplantingsstrategie of door visserijselectie. Zo heeft zich na de Tweede Wereldoorlog bij schol in de Noordzee zowel een verhoging van de jaarlijkse groei (figuur 8a), als een verandering in de voortplantingsstrategie voorgedaan (figuur 8b) waarbij in 1980 scholvrouwtjes op jongere leeftijd een groter deel van de beschikbare energie aan de voortplanting besteedden dan in 1950. Wanneer er geen visserij zou zijn, zou deze verandering in voortplantingsstrategie slechts een gering effect hebben op het totaal aantal eieren dat een dier in haar leven produceert (voortplantingscapaciteit). In de huidige situatie echter waarin de sterftkans van de volwassen dieren door de visserij met ongeveer een factor 2 – 3 is verhoogd, is de voortplantingscapaciteit van een scholvrouwtje in 1980 ongeveer $1,6 \times$ hoger dan in 1950. We kunnen dus stellen dat de schol, door op jongere leeftijd met de eiproduktie te beginnen, nu beter is aangepast aan de veranderde omstandigheden, met name aan een verhoogd sterfterisico door de visserij.

Of de veranderde voortplantingsstrategie een gevolg is van een verandering in de erfelijke samenstelling van de populatie is nog niet duidelijk. Vissen staan bekend om hun grote aanpassingsvermogen, zoals blijkt uit de verschillende reacties op veranderende voedselomstandigheden. Zo is aangetoond dat de lengte en de leeftijd waarop een vis geslachtsrijp wordt op diverse manieren kan veranderen als gevolg van wijzigingen in het voedselaanbod. Sommige vissoorten reageren op een verhoging van het voedselaanbod door bij grotere lengte en op hogere leeftijd geslachtsrijp te worden,



Figuur 8. Veranderingen bij scholvrouwtjes tussen 1950 en 1980 in:

- de relatie tussen visgewicht en jaarproductie,
- de voortplantingsstrategie.

terwijl andere soorten juist bij grotere lengte, maar op lagere leeftijd of bij kleinere lengte en op lagere leeftijd geslachtsrijp worden. De mogelijkheid blijft voorlopig dus bestaan dat de waargenomen veranderingen bij sterk beviste soorten in de Noordzee niet meer zijn dan uitingen van het aanpassingsvermogen van de vis zelf en niet het gevolg zijn van erfelijke veranderingen in de populatie. Onderzoek naar het mechanisme dat de energieverdeling over lichaamsgroei en voortplanting bepaalt kan hierop mogelijk een antwoord geven.

Literatuur

- Brafield, A.E. & M.J. Llewellynn, 1982. *Animal energetics*. Blackie, London, 168 pp.
- Hoar, W.D., D.J. Randall & J.R. Brett, 1979. *Fish physiology*, Vol. VIII: *Bioenergetics and growth*. Academic Press, London, 786 p.
- Potts, G.W. & R.J. Wootton (eds.), 1984. *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London.
- Townsend, C.R. & P. Calow (eds.), 1981. *Physiological energetics*. Blackwell, Oxford, 392 pp.
- Tytler, P. & P. Calow (eds.), 1985. *Fish energetics, new perspectives*. Croom Helm, Beckenham, 349 pp.
- Winberg, G.G., 1956. *Rate of metabolism and food requirements of fishes*. *Transl. Fish. Res. Bd. Can.*, 194, 202 pp.

Hoe vissen samenleven

E.H.R.R. Lammens

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. Dat zelfde geldt voor de meeste zoetwater-visgemeenschappen van het gematigde klimaat in Europa (Muus & Dahlström, 1968) en Noord-Amerika (Werner et al., 1977; Keast, 1978) en staat in schrille tegenstelling tot de zeer soortenrijke gemeenschappen in de tropische Oostafrikaanse meren (Greenwood, 1974; Fryer, 1977; Witte, 1984). 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 ten slotte 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 onderzoekers uitgaan van indirecte waarnemingen, dat wil zeggen de vis moet eerst met netten gevangen worden en uit waarnemingen aan deze vissen moet hun functioneren binnen het ecosysteem duidelijk worden.

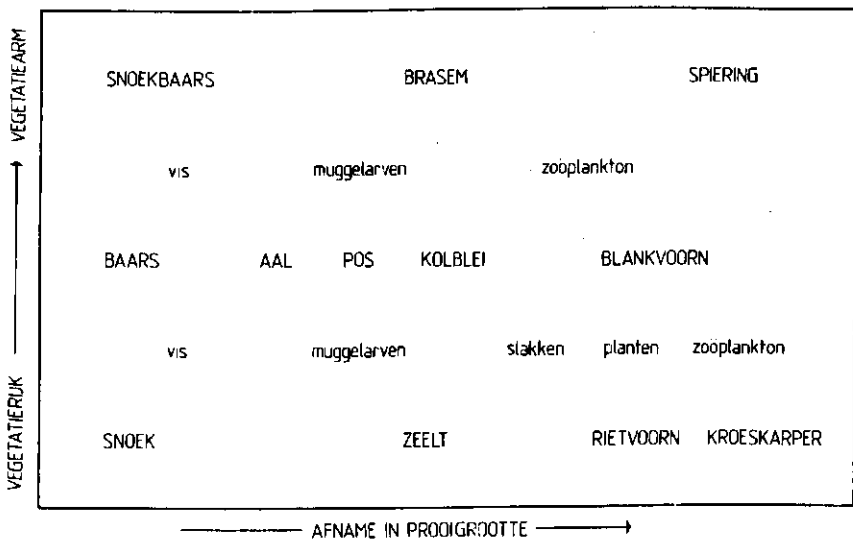
De meest basale waarnemingen per visvangst zijn lengtesamenstelling, conditie (gewicht bij een bepaalde lengte) en geslachtsontwikkeling per soort. Aanvullende informatie geven leeftijdstijdsdeterminatie voor bepaling van de groei, gekoppeld aan het dieet per lengteklasse. Beide laatste metingen zijn meer bewerkelijk, maar wel belang-

rijk 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 dichtheden, soort- en groottesamenstelling bepaald. Daarnaast worden de zogenaamde 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 verschillende jaren voortgezet 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 verschillende 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 verschillende wateren op hun waarde getoetst en zo nodig bijgesteld worden. Hypothesen die niet door vergelijkend onderzoek getoetst kunnen worden, vereisen experimentele omstandigheden bij voorbeeld aquariumexperimenten of het gebruik van 'enclosures', dat wil zeggen 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 gebruiken (figuur 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 vermindert, 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 driedoornige en tiendoornige stekelbaars en de 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 laat-



Figuur 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. De voedselorganismen van een bepaalde soort zijn op ongeveer gelijke hoogte vermeld.

ste 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 zoöplankton, muggelarven, slakken en mosseltjes, plantaardig materiaal en voornamelijk jonge vis (figuur 1). In vegetatierijke gebieden zijn vlokreeftjes, waterpissebedden en larven van velerlei insecten ook belangrijk. Het voor vissen interessante zoöplankton heeft een afmeting van 0,5–2,0 mm en is verdeeld over de hele waterkolom. Door de kleinere vissen (< 10 cm) worden deze organismen één voor één geselecteerd, waarbij vooral de grote opvallende individuen gekozen worden. De grotere vissen schakelen over op een andere vorm van voedselopname, namelijk 'filter feeding', waarbij verschillende 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 tevoren precies gelokaliseerd 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 lokaliseren 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 meestal gebruikelijk samen met een grote bekopening en grove kieuwfilters waar het water snel doorheen kan spoelen voor een snelle aanzuiging.

Binnen de aan vegetatie gebonden visgemeenschap heeft de kroeskarper meestal een dieet van zoöplankton, rietvoorn van plantaardig materiaal en zeelt eet gewoonlijk hardere voedselsoorten zoals slakken en mosselen, maar ook muggelarven. Aal foerageert voornamelijk 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 te bemachtigen anders dan in het open water en is ook een andere lichaamsbouw vereist. Zoöplankton, slakken en insectenlarven moeten van onder 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 ook de wijze waarop de voedselorganismen beschikbaar zijn en daarmee hun predatoren. In open water zijn voedselsoorten veel kwetsbaarder vanwege een gebrek aan schuilmogelijkheden. Hetzelfde geldt ook voor vissen die een makkelijke 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 zoöplankton; oudere blankvoorn (> 15 cm) slakken en mosselen en oudere baars (> 15 cm) kleine vis en muggepoppen. Aal foerageert net als pos voornamelijk 's nachts, maar eet voornamelijk muggepoppen in plaats van larven. Zowel baars als aal gaan pas bij een grotere lengte over tot het eten van vis (baars bij 15 – 20 cm, aal bij 25 – 30 cm), terwijl snoek en snoekbaars dit al in een heel vroeg stadium doen en bovendien veel grotere vis aan kunnen. Bij een dominantie van brasem en snoekbaars gaat het merendeel van het zoöplankton en de muggelarven naar brasem en aal, terwijl een deel van slakken en mosselen ook door aal benut wordt (Lammens et al., 1985).

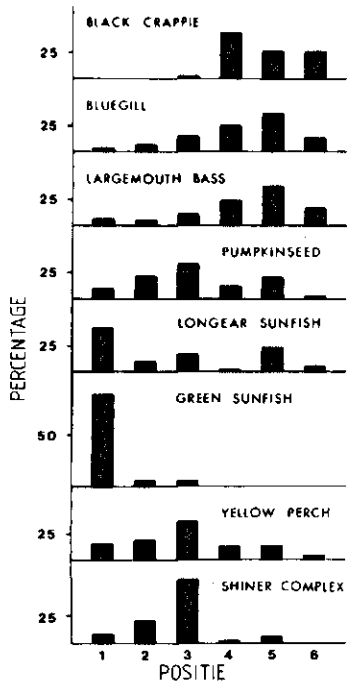
De drie visgemeenschappen (figuur 1) kunnen ook gezamenlijk voorkomen in meren met sterk ontwikkelde oevervegetatie en grote open gebieden. Dergelijke wateren waren voor de jaren zestig meer regel dan uitzondering. De meeste Friese meren, zelfs ook het IJsselmeer, hadden sterk ontwikkelde (oever)vegetaties 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 veel onderwaterplanten. Tegelijkertijd zijn zeelt, rietvoorn, kroeskarper en snoek in aantal sterk afgenomen en gedwongen tot een marginaal bestaan. In de geëutrofiëerde 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 redelijk grote aantallen voor. De laatste soort zou al lang verdwenen zijn, ware het niet dat elk jaar weer enorme hoeveelheden larven vanuit het IJsselmeer het Friese merengebied binnenkomen, passief meegevoerd met het water dat ingelaten wordt voor 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).

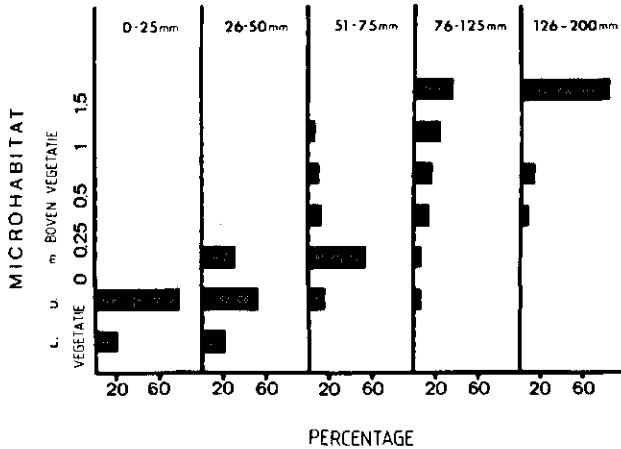
Enkele meren in Nederland zijn ontstaan door verzoeting van afgesloten zeearmen, zoals het IJsselmeer, Haringvliet en Lauwersmeer. Vlak na de afsluiting ontwikkelde zich in deze wateren een flinke baars-, blankvoorn- en posstand en bovendien spiering in het IJsselmeer. Alleen in het IJsselmeer heeft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

Zonnebaarsgemeenschappen in Noord-Amerika

Veel visgemeenschappen in het noordoostelijk deel van de Verenigde Staten en het zuiden van Canada worden sterk gedomineerd door de zogenaamde 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 (figuur 2A). Vooral de grotere individuen bevinden zich in de diepere, meer open delen, terwijl de kleinere zich meer in de ondiepe, begroeide oevergedeeltes ophouden. De eerste bereikt een lengte van maximaal 25 cm en is qua voedsel vooral aangewezen op zoöplankton 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



Figuur 2A. Gemiddelde verspreiding 's zomers van de acht meest voorkomende soorten in Lawrence Lake, Michigan. Posities 1 t/m 3 lopen langzaam af van 0,5 tot 1 meter, 4 t/m 6 lopen steil af van 2 tot 6 meter. Voor elke positie is het percentage per vissoort gegeven. Bron: Werner et al. (1977) met dank aan de Journal of Fisheries Research Board of Canada.



Figuur 2B. Verspreiding van verschillende grootteklassen blue-gill (*Lepomis macrochirus*) in hetzelfde meer. Voor vijf lengteklassen is het relatieve voorkomen ten opzichte van de vegetatie gegeven.

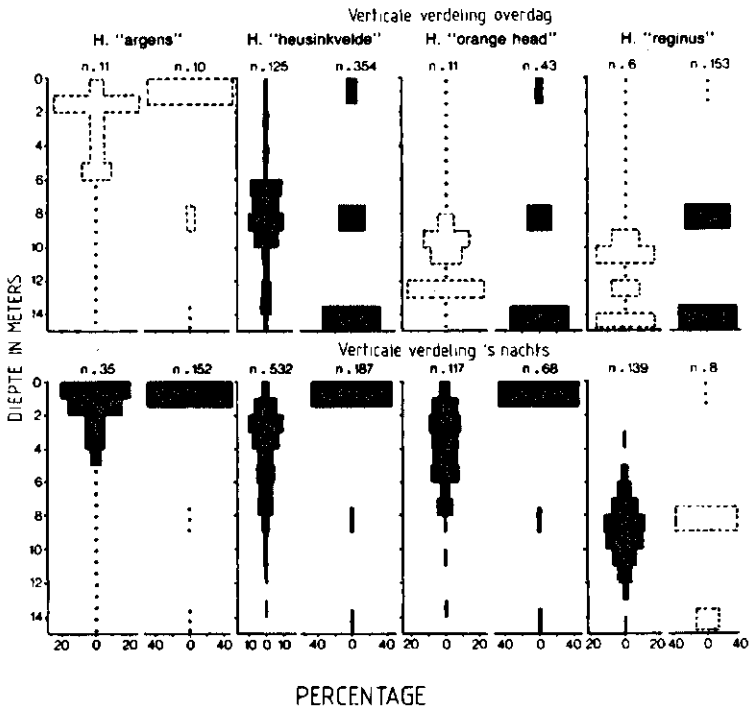
L = de laagste helft van de vegetatie; U = de hoogste helft. Bron: Werner et al. (1977) met dank aan de Journal of Fisheries Research Board of Canada.

nachts. De pumpkinseed bevindt zich in de ondiepere, meer vegetatierijke delen en is vooral aangewezen op 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 (figuur 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 waterplanten verdwijnen ten koste van blauwalgen. Hierdoor wordt het aantal voedselsoorten sterk gereduceerd, verdwijnen schuilmogelijkheden voor kleine vissoorten en is er minder variatie dan oorspronkelijk het geval was.

Cichlidengemeenschappen in Oost-Afrika

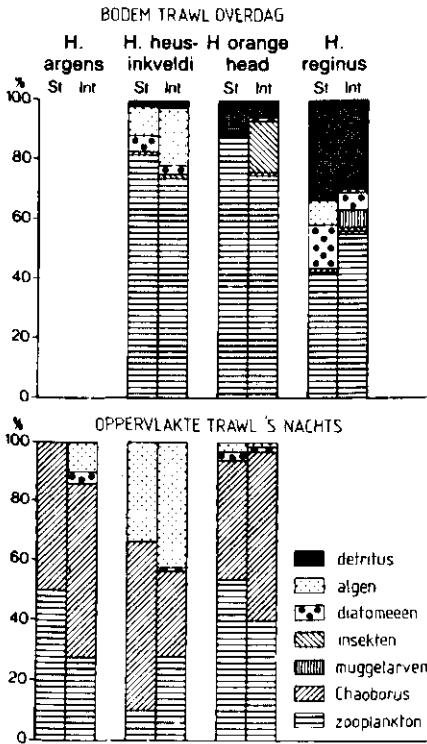
De visgemeenschappen in de Oostafrikaanse meren (Victoria-, Malawi- en Tanganyikameer) zijn het derde type. Zij zijn niet alleen veel dieper en groter dan de vorige meren, maar ook veel rijker in soorten, vooral cichliden. Een verschil met de gemeenschappen van de karperachtigen en zonnebaarzen is de enorme specialisatie die heeft plaatsgevonden binnen deze groep. Grofweg zijn deze vissen onder te verdelen naar voedseltype in een aantal ecologische groepen waarvan zoöplankton, 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 de onderscheiden voedseltypes. Bovendien is er naast een scheiding in voedseltypes, tevens een scheiding in habitat doordat binnen deze groepen de soorten horizontaal en verticaal gescheiden foerageren. Als voorbeeld dient een groep van vier voornamelijk zoöplanktonetende *Haplochromis* soorten die ieder in een aparte niche, een begrip dat hierna besproken wordt, ingedeeld kunnen worden op grond van hun verticale verspreiding dag en nacht in combinatie met hun dieet (figuur 3). Alle vier soorten eten overdag voornamelijk zoöplankton in meer of mindere mate aangevuld door fytoplankton of detritus, terwijl ze 's nachts daarnaast veel muggelarven (*Chaoborus*) eten. Deze relatief grote overlap in dieet wordt grotendeels gereduceerd doordat deze vissen op verschillende dieptes in het meer foerageren.



Figuur 3A. Verspreiding van vier *Haplochromis*-soorten overdag en 's nachts aan de hand van acht vangsten in 1981 en 1982 in het Victoria-meer. Staande netten werden gebruikt in een stuk over de hele waterkolom (links) en op drie verschillende dieptes (rechts). Asterisken duiden op lege netten. Bron: Witte (1984) met dank aan de University at Orono.

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 biedt waarschijnlijk veel meer mogelijkheden 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 meer 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.



Figuur 3B. Voedselsamenstelling overdag en 's nachts van dezelfde *Haplochromis*-soorten uit de vangsten (zie figuur 3A). Weergegeven zijn volumepercentages voor maag (St.) en darmen (Int.). Bron: Witte (1984) met dank aan de University at Orono.

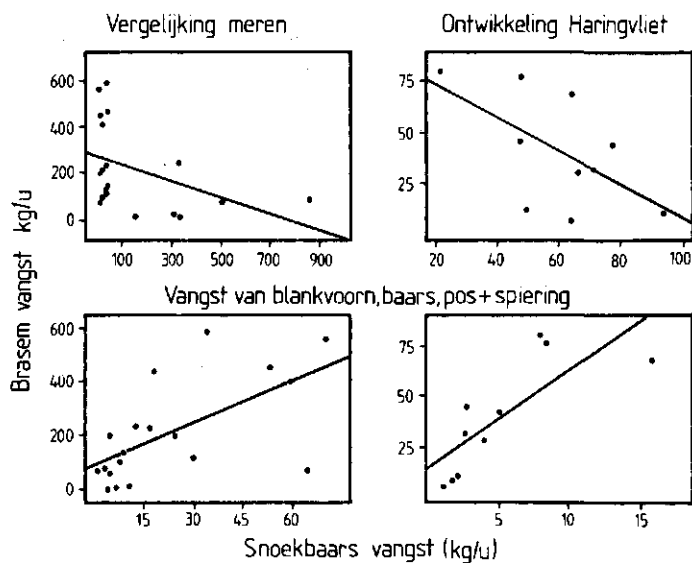
Het begrip niche

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 vermijding van concurrentie. De grote vraag van tegenwoordig is in hoeverre deze structuur van de gemeenschappen geleidelijk ontstaan is juist door concurrentie en andere interacties tussen de vissen en parallel daaraan de ontwikkeling van de verschillende soorten of 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).

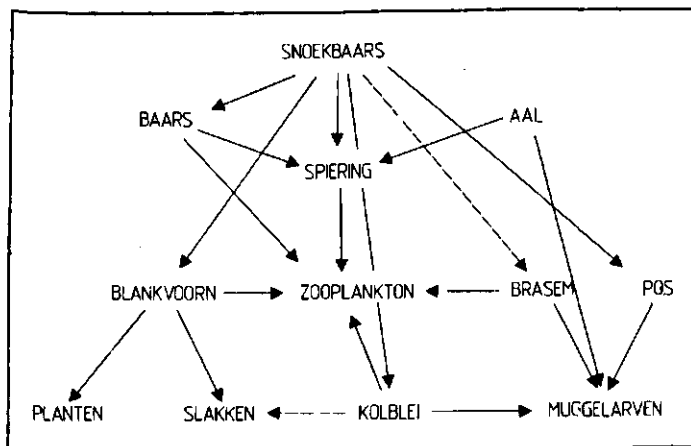
Afgezien van de evolutionaire ontwikkeling is er de ontwikkeling van gemeenschappen op korte termijn uitgaande van reeds bestaande soorten. Ook hier wordt de vraag gesteld of de structuur van de gemeenschappen zoals we die zien in de verschillende watertypes bepaald zijn door de interacties tussen de 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 dichtheid aan oudere brasem gaat meestal gepaard met een hoge dichtheid aan snoekbaars en met een lage dichtheid aan kleinere vis zoals blankvoorn, baars, pos en spiering (figuur 4). Deze verbanden zijn duidelijk wanneer veel wateren gelijktijdig vergeleken worden of wanneer een water in de loop van zijn ontwikkeling gevolgd wordt (figuur 4). In beide gevallen ontstaat een praktisch iden-



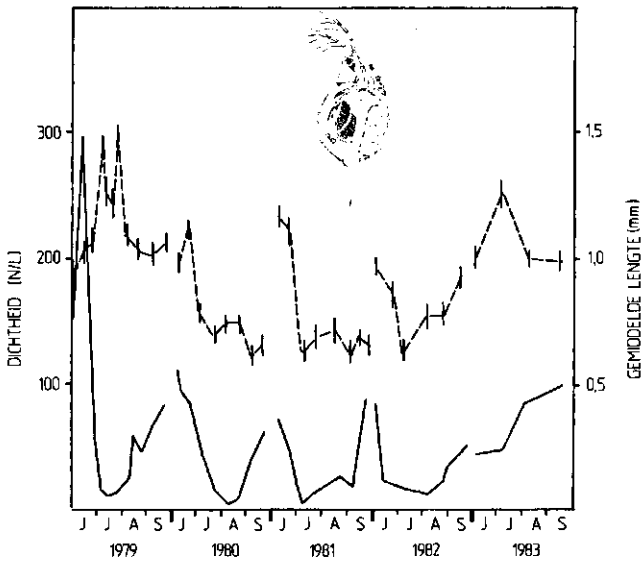
Figuur 4. De brasemvangst is uitgezet tegen de vangst aan baars, pos, blankvoorn en spiering (boven) en tegen de snoekbaarsvangst (onder). In het linker gedeelte is dit gedaan voor vangsten uit IJsselmeer, Friese meren, Biesbosch en Amer en in het rechter gedeelte voor vangsten uit het Haringvliet in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



Figuur 5. Interacties tussen roofvis, prooivis en voedselorganismen. Toevallige of opzettelijke veranderingen van bepaalde 'onderdelen' geven verschuivingen in andere delen.

तिक 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 figuur 5 zijn de mogelijke interacties in deze gemeenschappen weergegeven. Het zoöplankton speelt een vrij grote rol, omdat het een vele malen hogere productie heeft dan de overige voedselsoorten en 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 teweegbrengen in de rest van het voedselweb. In het onderstaande komen enkele gedeeltelijk toevallige en gedeeltelijk opgelegde veranderingen aan de orde samen met de consequenties voor de rest van het systeem.

De samenstelling van dit zoöplankton wordt sterk bepaald door de hoeveelheid jonge vis. De grotere zoöplankton soorten zoals watervlooien (*Daphnia hyalina*) en glaskreeftjes (*Leptodora kindtii*) zijn de meest geprefereerde soorten en verdwijnen bij een hoge predatiedruk 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 recrutering van vis in die jaren (figuur 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



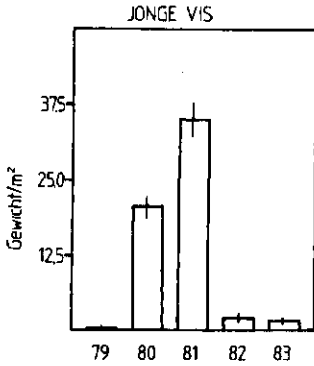
Figuur 6. De gemiddelde lengte (gebroken lijn) en aantallen per liter (getrokken lijn) van *Daphnia hyalina* in het Tjeukemeer in de zomers van 1979 – 1983 (juni – september).

werd in 1979 en 1983 gedomineerd door grote individuen, die toen de 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 (figuur 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 aal- en baarspopulatie in staat vis te eten, terwijl wat grotere prooivis (> 10 cm) veel meer van predatie gevrijwaard is. Daardoor blijft de predatiedruk op zoöplankton groot en kan het alleen efficiënt benut worden door de jonge vis. Voor de grotere vis is dit zoöplankton over het algemeen te klein om efficiënt opgenomen te kunnen worden.

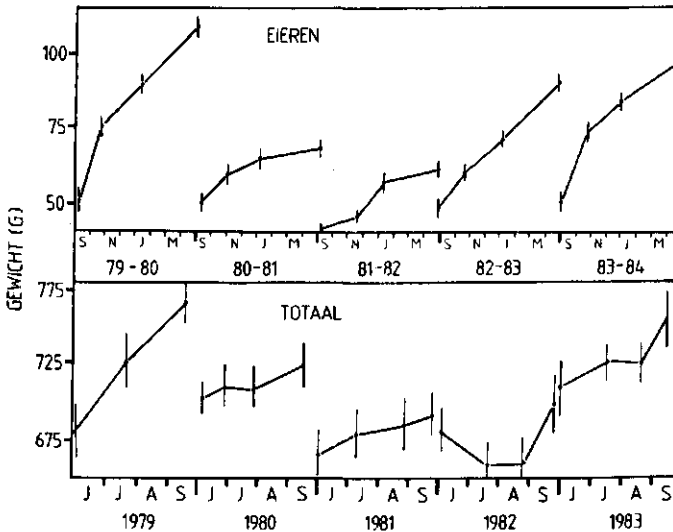
Het verdwijnen van de grotere *D. hyalina* heeft rigoreuze consequenties voor het oudere deel van de brasempopulatie, die dan geheel terugvalt op muggelarven. Dit is te zien in de conditie en eiontwikkeling van volwassen brasem die in dezelfde periode gevolgd zijn (figuur 8). Als het zoöplankton klein 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 figuur 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.

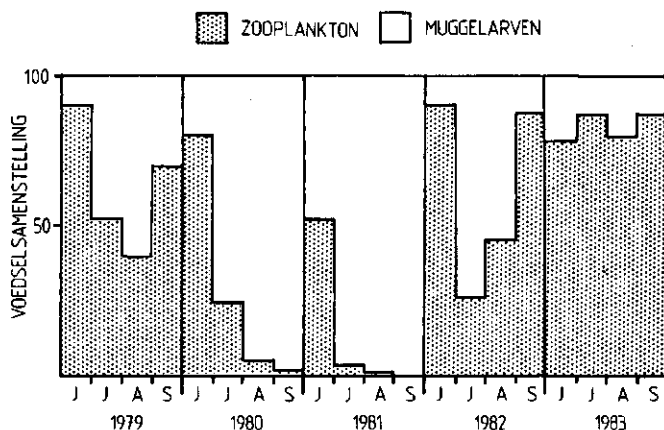
De productie en samenstelling van het zoöplankton verandert ook door eutrofiëring



Figuur 7. De dichtheid van jonge vis in het Tjeukemeer in de nazomers van 1979 – 1983.



Figuur 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 (juni - september), de tweede voor de daaropvolgende periode tot in de lente (september - april).



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

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 'filterfeeding' 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 voordelig 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 geïntroduceerd is. Vooral de laatste 20 jaar is de verspreiding van deze vis enorm toegenomen. Vaak 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 vorm en grootte van de prooivis, afgezien van verschil in ontsnapingsmogelijkheden. 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 hele 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 brasem populatie verder uitgroeien dan alleen bepaald door muggelarven en kan een enorm reproductief potentieel ontwikkelen.

De bovengeschetste 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 potentieel vastgelegd in zijn functioneel morfologische structuur, maar hangt daarnaast heel sterk af hoe en wat voor voedsel op een bepaald moment voorhanden is. De theorie omtrent de wijze waarop organismen foerageren 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 foerageerinspanning, 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 zijn algemene toepasbaarheid. 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, vitaminen of aminozuren die soms alleen in laagenergetische 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 zonnebaarsen (*Centrarchidae*). 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 zonnebaarsen. 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 bepaalt tevens in hoge mate de beschikbaarheid van die voedselbronnen. Denk maar aan het verschil tussen weiland waarop koeien lange tijd gegraasd hebben, weiland waarop schapen gegraasd hebben en een onbegraasd weiland. In het laatste geval is het gras het langst en bij 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 veel andere voedselbronnen door verschillende dieren benut worden, het hangt er alleen vanaf in welke vorm het beschikbaar is. Dit verschil in exploitatiewijze komt ook tot uiting wanneer vissen apart of samen leven. De soort die het meest efficiënt op zoöplankton foereert, 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 verandert, 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 zonnebaarden en zalmachtigen na introductie van een andere meer efficiënte soort (Werner & Hall, 1976; Nilsson, 1978; Mangan & 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 vergroten van de overlevingskans door een andere habitat te kiezen waar predatoren een geringere kans hebben. Daarom 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 deze habitat door predatoren.

Essentieel voor het ontwikkelen van verschillende niches is dat verschillende soorten

in een zelfde 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 plaatsgevonden 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 de levensduur langer wordt, neemt de variatie in habitats en voedselsoorten per vissoort toe en daarmee de mogelijkheden om ruimte en voedsel te verdelen tussen de soorten kleiner (Werner & Gilliam, 1984).

De ontwikkeling van de soorten moet op één of andere manier gekoppeld zijn aan de gemeenschap waarin ze leven. Eén van de meest bekende theorieën omtrent soortsvorming is dat voor lange tijd gescheiden populaties levend onder verschillende omstandigheden zich tot nieuwe soorten kunnen ontwikkelen. Dit verschil in omstandigheden kan veroorzaakt worden door het verschil in de opbouw van gemeenschappen (naast verschil in abiotische factoren) waardoor de voedselbeschikbaarheid of het predatierisico voor een zelfde 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 de roofvis *Cichla ocellaris* in het Gatun Meer in Panama, van houtingachtigen in Zweedse meren, van spiering in Friese meren en vele andere waarbij geïn-

troduceerde predatoren kleinere prooivissoorten decimeren en soms grotere soorten in aantal doen toenemen, omdat ze nauwelijks gepredeerd worden en er bovendien meer voedsel 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 kieuwboogaanhangels heeft geleid (Crowder, 1984).

De verschillende ontwikkeling van de soorten op de drie continenten wat betreft hun grootte en verscheidenheid heeft mogelijk te maken met de relatieve invloed van toppredatoren. Het ligt voor de hand 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 verschillende soorten sterk beperkt en is er tevens een premie op algemeen voedselgedrag. In hoeverre dit proces van toepassing is, wordt bepaald door het relatieve belang van de toppredatoren in de stilstaande Europese en Noordamerikaanse wateren in vergelijking met die in Afrika. Daarover verschillen de meningen.

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 door 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. Highes, 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: 10 – 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 O+ 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 O+ 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 O+ 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. Geurtsen & P.J. McGillavry (in druk). Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*) and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lakes. *Proceedings of the Vth Congress of European Ichthyologists*, Stockholm, 1985.
- 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. & 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*, Sport Fishing Institute, Washington DC., p. 303 – 309.

- Muus, B.J. & Dahlstrom, 1968. Zoetwatervissengids. Elsevier, Amsterdam/Brussel, 224 pp.
- 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, Halsted Press, Wiley, New York and Toronto, p. 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. & A.F. Richter, 1982a. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* Leydig and *Daphnia cucullata* Sars in Tjeukemeer. Hydrobiologia 95: 235 – 259.
- Vijverberg, J. & 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, Sport Fishing Institute, Washington D.C., p. 311 – 322.
- Werner, E.E., 1982. The mechanisms of species interactions and community organization in fish. In: D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle (Eds.), Ecological communities: conceptual issues and evidence, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 360 – 382.
- 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. & D.J. Hall, 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. Science 191: 404 – 406.
- Werner, E.E., D.J. Hall, D.R. Laughlin, D.J. Wagner, L.A. Wilsman & 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. & 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 & 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 & G.G. Mittelbach, 1983b. An experimental test of the effects of predation risk 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 & I.L. Kornfield (eds.), Evolution of fish species flocks, University of Maine at Orono Press, p. 155 – 167.
- Zaret, T.M. & R.T. Paine, 1973. Species introduction in a tropical lake. Science 182: 449 – 455.

Visstandbeheer in het Nederlandse binnenwater

W.L.T. van Densen, J. Willemsen en M.P. Grimm

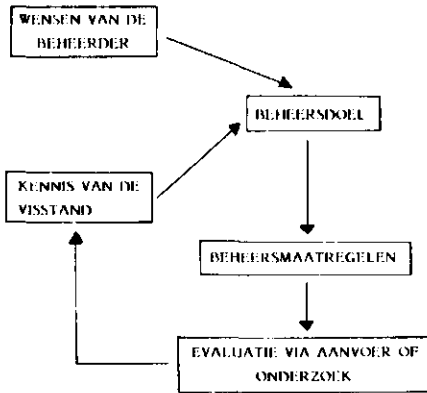
Inleiding

Daar waar het voor de zeevisserij betrekkelijk eenvoudig is om het economisch belang van een planmatig beheer aan te geven, is dat voor het beheer van de visstand in het binnenwater veel moeilijker. Niet alle beheer is, zoals in zee, gericht op het vergroten van de oogst voor de beroepsvisserij. De waarde van de door circa 500 binnenvissers beroepshalve gevangen zoetwatervis is circa 40 miljoen gulden per jaar op een waarde van de totale visaanvoer in Nederland van 800 miljoen gulden. De omzet aan goederen en diensten door de 1 à 1,5 miljoen sportvissers is circa f 250 miljoen per jaar, maar de recreatieve waarde is al moeilijk in geld uit te drukken. Dat laatste geldt evenzeer voor het visstandbeheer dat gericht is op het behoud van de natuurwaarde van een water.

Nederland heeft relatief veel binnenwater en daarbij een grote diversiteit aan watertypen. Voor de meeste watertypen bestaat een karakteristieke visfauna. In het Indicatief Meerjarenplan Water 1985 – 1989 worden 15 typen onderscheiden en daarbij worden ook de vissoorten vermeld.

Men heeft in deze eeuw door afsluiting en inpoldering vergaande invloed uitgeoefend op het totale waterareaal en het waterpeil. Ongewild heeft men door de belasting met organisch en anorganisch materiaal ook veel invloed uitgeoefend op de produktiviteit en de kwaliteit van het water. Wanneer men nu denkt aan het beheren van de visstand in dat binnenwater dan is het goed te beseffen dat we meestal niet meer met oorspronkelijke of natuurlijke wateren te maken hebben. Door de waterstaatkundige werken en door de belasting van het binnenwater hebben we niet alleen de samenstelling van de visstand, maar ook de mogelijkheden voor het visstandbeheer daarin beïnvloed.

Schematisch kan men zich het beheer van een visstand voorstellen als in figuur 1 aangegeven. Startpunt is een duidelijk omschreven beheersdoel. Daaruit vloeien beheersmaatregelen voort zoals het beschermen van paaigebieden, uitzetten van pootvis, uitdunnen van de visstand, instellen van minimummaten, vangstbeperking etc. Via een regelmatige evaluatie wordt de kennis van de visstand vergroot en kunnen de be-



Figuur 1. Schematische voorstelling van het proces van visstandbeheer.

heersmaatregelen en soms ook het beheersdoel worden bijgesteld.

Men kan de visstand beheren om:

1. een zo groot mogelijke oogst aan consumptievissers te krijgen (beroepsvisserij),
2. een voor de sportvissers zo aantrekkelijk mogelijke samenstelling van de visstand (soort, grootte) te krijgen (sportvisserij),
3. indirect de waterkwaliteit te verbeteren (o.a. biomanipulatie),
4. de natuurwaarde van een gebied te behouden of te vergroten.

In dit hoofdstuk zal aan iedere vorm van beheer aandacht worden besteed nadat het een en ander is gezegd over het binnenwater en het wettelijk kader voor het visstandbeheer.

Binnenwater

Alle wateren zonder open verbinding naar zee zijn binnenwateren (tabel 1). Het grootste deel van het Nederlandse binnenwater is in de laatste vijftig jaar door menselijk ingrijpen tot stand gekomen. Voorbeelden zijn het IJsselmeer (1932), het Veerse Meer (1961), het Lauwersmeer (1969), het Haringvliet (1970) en het Grevelingenmeer (1971). Alleen het Veerse Meer en het Grevelingenmeer zijn brakke tot zoute wateren met een zich nog steeds wijzigende visstand. Voor het Markermeer, 17% van het Nederlandse binnenwater, is de bestemming nog onduidelijk. Ook is nog onduidelijk wat het zoutgehalte van het Grevelingenmeer uiteindelijk wordt.

Een deel van de binnenwateren is eerder ontstaan als gevolg van veenwinning, zoals de Wieden in N.W. Overijssel, de Friese Princenhof en Leyen en een deel van de Zuidhollandse en Utrechtse plassen. Het stromingspatroon van de rivieren is gewijzigd

Tabel 1. De belangrijkste Nederlandse binnenwateren, ingedeeld naar oppervlakte. Nederland heeft in totaal circa 300 000 hectare binnenwater.

Wateren	Totale oppervlakte (ha)
IJsselmeer	120 000
Markermeer	80 000
Grevelingenmeer en Randmeren (wateren van 10 000 - 50 000 hectare)	23 000
Haringvliet, Krammer en Volkerak (wateren van 5 000 - 10 000 hectare)	14 000
Rivieren en wateren van 1 000 - 5 000 hectare (Beneden-Rijn, Boven-Rijn, Maas en 10 andere)	21 000
Wateren van 500 - 1 000 hectare (totaal 9)	6 000

door de aanleg van stuwen. Typische riviermondingen en het daarop aansluitende benedenstroomse gebied als Haringvliet en Hollands Diep met een groot getijdenverschil zijn verdwenen.

Bij het sluisbeheer wordt soms rekening gehouden met de ontwikkeling van de visstand. In het vroege voorjaar wordt bij de spuisluizen van Den Oever een lokstroom zoet water uitgelaten, waarna de aangetrokken glasaal naar het IJsselmeer wordt gesluisd. In het najaar gaan de sluisen in de Brouwersdam dicht om te voorkomen dat schieraal uit het Grevelingenmeer wegtrekt. Onbedoeld worden met het openzetten van de sluisen in Zuid-Friesland in de vroege zomer grote hoeveelheden proovis het Friese merengebied ingebracht, die daar aan de snoekbaarsstand ten goede komen (Van Densen en Vijverberg, 1982).

Naast waterstaatkundige ingrepen is de belangrijkste menselijke beïnvloeding in de laatste vijftig jaar de eutrofiëring geweest. De meeste grote Nederlandse binnenwateren kan men als gevolg daarvan nu aanmerken als snoekbaars-brasem wateren (Willemssen, 1980). Grote mesotrofe wateren zijn er nu niet, maar de Veluwe Randmeren en het Markermeer zouden zich bij verdere waterkwaliteitsverbetering als eerste in deze richting kunnen ontwikkelen.

De uitzettingen van vis hebben de totale visstand in het Nederlandse binnenwater weinig beïnvloed. In de loop van de tijd heeft men 27 niet-inheemse vissoorten trachten te introduceren (De Groot, 1985). Gekweekte exemplaren van karper, bruine forel en regenboogforel worden nog regelmatig uitgezet. Het uitzetten van de sinds 1901 in ons land gekweekte snoekbaars is van geen belang geweest voor de verbreiding van deze soort. De snoekbaars werd in ons land voor het eerst in 1888 bij Nijmegen in de Rijn gesignaleerd. Sindsdien heeft hij zich snel uitgebreid, omdat het steeds meer eutrofe binnenwater een ideaal milieu voor de snoekbaars vormde.

Beheer

De verantwoordelijke visstandbeheerder is in Nederland de visrechthebbende. Het visrecht is in bijna alle gevallen voorbehouden aan de eigenaar van het water. De overheid is de grootste eigenaar. Kleinere wateren kunnen in bezit zijn van hengelsportverenigingen en individuele beroepsvissers. In de grotere wateren wordt het visrecht voor een periode van 6 jaar gehuurd door belangenverenigingen van sport- en beroepsvissers.

De overheid heeft in de afgelopen tijd in alle wateren, met uitzondering van het IJsselmeer, gestreefd naar een 'gesplitste verhuur'. In 80% van de wateren die daarvoor in aanmerking kwamen is het recht om op aal te vissen verhuurd aan de beroepsvisserij en het recht om op schubvis te vissen aan de sportvisserij. Op zijn beurt kan een belangenorganisatie weer een visvergunning afgeven, maar het visrecht wordt daarmee niet overgedragen.

Eenmaal in het bezit van het visrecht mag men:

1. vis uitzetten,
2. regulerende bevissingen uitvoeren,
3. beperkende bepalingen opleggen (privaatrechtelijk) buiten die welke de overheid al oplegt (publiekrechtelijk).

De publiekrechtelijke bepalingen zijn vastgelegd in het Reglement voor de Binnenvisserij en het Reglement Minimummaten en Gesloten Tijden (Staatsblad 283 en 301 (1985)). Belangrijke punten voor de beroepsvisserij zijn de volgende. Aalfuiken moeten een minimummaaswijdte van 20 mm hebben of anders zijn voorzien van ringetjes met een binnendiameter van 13 mm. Aalkistjes moeten twee boorgaten hebben van 13 mm. De minimummaaswijdte van staande netten is 101 mm gestrekte maas. Sportvissers mogen in de maanden april en mei niet vissen met een hengel voorzien van aas dat geschikt is om aal of roofvis te vangen.

Minimummaten zijn er voor aal (28 cm, gerookt 25 cm), baars (22 cm), snoekbaars (42 cm) en snoek (45 cm). Voor baars en snoekbaars is er een gesloten tijd van 2 maanden (april, mei). Voor snoek is dat 4 maanden (maart – juni). Alleen in de maanden juni, juli en augustus mag de sportvisser ook 's nachts vissen.

In de inleiding zijn de vier mogelijke beheersdoelen reeds genoemd. In ieder water kunnen deze in samenhang met elkaar worden nagestreefd. In het IJsselmeer ligt het accent op de beroepsvisserij, waar deze het visrecht heeft op aal en schubvis. Voor de andere binnenwateren is het belang van de sportvisserij ten minste even groot als dat van de beroepsvisserij.

Visserij sinds 1945

Door de inpoldering van Flevoland (1957 – 1968) is in de naoorlogse periode het IJsselmeer verkleind van 310 000 tot 210 000 ha. Anno 1985 wordt de visserij uitgeoefend met circa 120 vaartuigen en door circa 300 personen. Alle volgende aanvoercijfers zijn betrokken op de oogst per hectare. Omdat in 1975 de veilplicht is afgeschaft, wordt niet alle aangevoerde vis meer via de afslag verhandeld. De hiergenoemde aanvoercijfers zijn gebaseerd op gegevens van de visafslagen. Dat geeft een onderschatting van de werkelijke aanvoer. Men denkt dat nu ongeveer een derde van de aanvoer buiten de afslag om wordt verhandeld.

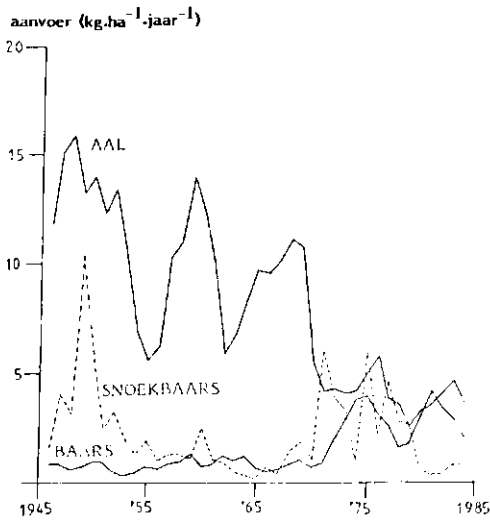
Een belangrijk breekpunt in de naoorlogse visserij is het kuilverbod van 1970, ingevoerd om de visserijsterfte van jonge snoekbaars en baars te beperken. In de periode tot 1970 werd zowel met passief als met actief vistuig gevist.

Passief vangtuig zijn kieuwnetten, fuiken, schietfuiken, hoekwant en sinds 1967 aalkistjes. De kieuwnetten worden gebruikt voor de visserij op snoekbaars en baars, de andere typen vistuig voornamelijk voor de visserij op aal. De schietfuik is een kleine fuik die in serie geknoopt in grote partijen in het open water wordt uitgezet. Ze zijn snel uit te zetten en op te halen. Hoekwant is een lange lijn met daaraan dwarslijnen en aan de uiteinden daarvan geaasde haken. Aalkistjes zijn kleine langwerpige kistjes (70 cm), waarin 2 fuikjes en wat aasvis (spiering). Ze worden evenals hoekwant aan een lijn in serie uitgezet.

Tot de actieve vistuigen worden gerekend de sleepnetten (tot 1962) om snoekbaars en baars te vangen en de kuil (tot 1970) voor de visserij op aal. De kuil was een soort trawlnet dat door 1 of 2 schepen werd gesleept. Met de kuil werden ook grote hoeveelheden spiering en pos gevangen, die als nest werden aangevoerd en verhandeld voor veevoeder.

De totale aanvoer viel na 1970 terug van 50 naar 15 kg per ha en die van aal van 10 naar 4 kg per ha (figuur 2). In de periode direct voorafgaand aan het kuilverbod was het aandeel van de kuil in de aalaanvoer 40%. Ondanks de recent sterk toegenomen hoeveelheid schietfuiken heeft de totale aalaanvoer zich niet hersteld. Eerder is er sprake van een verdere teruggang van de vangst per eenheid van visserijinspanning, dus ook van het bestand aan maatse aal. Opmerkelijk is wel dat in de periode na 1970 warme zomers als die van 1975, 1976, 1982 en 1983 meer aal opleverden dan gemiddeld over die periode het geval was. De aalvisserij is ook een echte zomervisserij. Alleen dan 'loopt' de aal in de fuiken. Met de instelling van het kuilverbod is de exploitatie van het nest grotendeels beëindigd.

De aanvoer van snoekbaars is na 1970 gemiddeld hoger dan in de 15 jaar daarvoor, maar de fluctuaties zijn groot. Bovendien is in de laatste 10 jaar ook hier de visserij-



Figuur 2. De aanvoer van aal, snoekbaars en baars uit het IJsselmeer in de naoorlogse periode, uitgedrukt in kg/ha/jaar.

inspanning, uitgedrukt in meters staand net, toegenomen. Voor baars is na het kuilverbod een duidelijke stijging in de aanvoer waargenomen, maar in absolute termen is dat nog geen 2 kg per ha.

✓ Naast genoemde soorten wordt er in het voorjaar nog gevist op paaiende spiering. De eerst paaiende spiering die in de fuiken wordt gevangen, wordt verhandeld als consumptiespiering. Spiering vertegenwoordigde in 1982 – 1984 zelfs 30 – 50% van de totale gewichtsaanvoer, maar slechts 5 – 10% van de besomming. Verder wordt er pootvis (brasem en blankvoorn) gevangen met fuiken en zegens. De waarde van deze pootvis, voornamelijk blankvoorn voor de sportvisserij, is aanzienlijk (circa f 2,80 per kg).

De sportvisserij op het IJsselmeer is van beperkte omvang. Het totaal aantal bezoeken in 1976 werd geschat op 64 000 (Van Ginkel, 1982). Er wordt voornamelijk witvis gevangen. Van de commercieel interessante soorten wordt vooral baars gevangen, maar dit is toch nog maar 9% van de totale gewichtsaanvoer aan maatse baars. Van de aan de haak geslagen baars is 30% (oever) tot 60% (boot) boven de maat.

Beheer van de aalstand

Voor het beheer van iedere visstand moet men weten hoe vier belangrijke factoren op de omvang van de visstand inwerken. Deze vier factoren zijn: recrutering, lichaamsgroei, sterfte door natuurlijke oorzaken (predatie, ziektes enz.) en sterfte door

de visserij (oogst). Met recruterings bedoelt men de hoeveelheid vislarven of jonge vis die het bestand in een bepaald jaar komen versterken. Dit kan zijn doordat de ouderdieren zich in het betreffende water voortplanten of doordat de larven van elders het water binnen komen.

Recrutering van aal vindt plaats als de glasaal (6 – 8 cm; 0,3 g per stuk) vanuit zee het zoete water intrekt, voornamelijk via de sluisen van Den Oever en Kornwerderzand. De intrek begint in de periode januari – februari bij 4 – 5°C. De eerste beheersmaatregel is het aangepaste sluisregime om de intrek mogelijk te maken. Deze intrek vertoont in de naoorlogse periode grote schommelingen, maar sinds 1982 blijft de intrek aanhoudend laag. Dit is een algemeen verschijnsel op de kust van Noord-West Europa, waarvoor de oorzaak nog onduidelijk is.

De hoeveelheid aal die in het IJsselmeer opgroeit is afhankelijk van natuurlijke vijanden, ziekten, de visserij en de migratie verder landinwaarts. Als de aal na een aantal jaren schier is geworden begint ze weer zeewaarts te trekken. De mannetjes zijn dan 25 – 45 cm. De vrouwelijke schieraal is ten minste 40 cm.

De aalscholvers en zaagbekken die evenals snoekbaars incidenteel een aal eten vormen geen werkelijke bedreiging voor de aalstand. Evenmin heeft de bloemkoolziekte of de recent waargenomen parasiet *Anguillicola crassa* de aalstand aantoonbaar verkleind. Blijft over de visserij. Deze begint met de gequoteerde visserij op ondermaatse pootaal (25 – 28 cm; 30 g per stuk). Voor 1985 was het quotum 40 ton uit de Waddenzee en 40 ton uit het IJsselmeer. Deze pootaal wordt gebruikt voor de aalkweek en een deel voor het uitzetten in het binnenwater. Het zal duidelijk zijn dat deze visserij een bedreiging kan vormen voor de visserij op de maatse aal als er geen strikte quota gelden voor deze visserij op pootaal.

Voor de visserij op maatse aal (groter dan 28 cm) kan de visserijintensiteit worden geregeld met gesloten tijden, gesloten gebieden, het aantal bedrijven en de hoeveelheid netwerk per bedrijf. Voorlopig streeft men naar een verlaging van de visserijinspanning via een vermindering van het aantal schietfuisen. Het aantal fuisenplaatsen langs de oever ligt vast. Aanleiding voor een vermindering van het aantal schietfuisen is niet alleen een mogelijke overbevissing van de aal, maar vooral de grote sterfte onder jonge snoekbaars die door deze schietfuisen wordt veroorzaakt. Als de jonge snoekbaars eenmaal in de fuisen terecht is gekomen, is de overlevingskans gering.

Omdat de groei van de aal nog niet is te bepalen, zijn er ook nog geen duidelijke beheersadviezen voor de visserij op aal te geven. De groei van de aal is sterk afhankelijk van de beschikbaarheid aan bodemvoedsel (muggelarven, wormen). In het Tjeukemeer kan de brasem de hoeveelheid muggelarven sterk beïnvloeden en daarmee de voedselsituatie voor de aal (Lammens et al., 1985). De groei van de brasem in het IJsselmeer is niet veel beter dan die in het Tjeukemeer (anoniem, 1984). Reden om te veronderstellen dat ook in het IJsselmeer de groei van de aal beperkt is door de be-

Tabel 2. Gemiddelde procentuele vetgehalten van spierweefsel op basis van vleesgewicht en de procentuele geslachtsverdeling van rode aal met een lengte van 30 - 34 cm uit fuiken in het IJsselmeer. De met "?" aangeduide exemplaren zijn moeilijk te sexen, maar waarschijnlijk mannetjes (gezien het vetgehalte). Bron: Heermans & Van Willigen (1985).

Jaar	Vetgehalte (%)			Geslachtsverdeling (%)	
	man	vrouw	?	man + ?	vrouw
1980	26,2	12,4	24,2	75	25
1981	27,7	12,4	-	86	14
1982	24,0	16,7	-	82	18
1983	22,3	12,8	-	66	34

schikbaarheid aan bodemvoedsel.

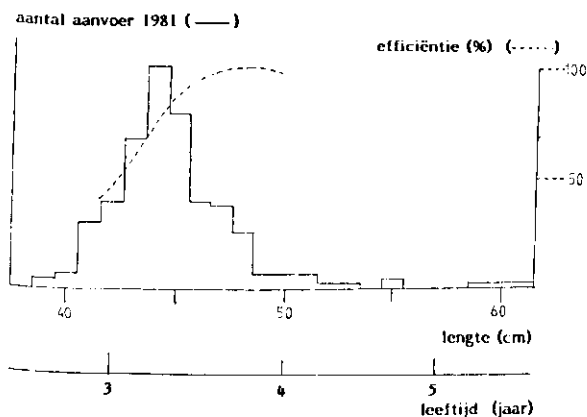
Ook het vetgehalte van de aal kan voor het beheer interessant zijn. De handel heeft bij voorkeur vette aal. Op het ogenblik domineren in het IJsselmeer de vettere mannetjes (tabel 2). Wanneer vrouwtjes domineren en men wil toch vette aal hebben dan zou men de lengte van de te vangen aal kunnen optrekken via de in te stellen maaswijdte (Heermans & Van Willigen, 1985). Men vangt dan de vrouwtjes pas wanneer ze een vetvoorraad zijn gaan aanmaken. De mannetjes doen dat eerder, omdat die ook eerder wegtrekken, schier worden (schieraal).

Beheer van de schubvis

Het voortplantingspotentieel van de snoekbaars in het IJsselmeer is gering vanwege de intensieve bevissing van de snoekbaarsstand. Op het ogenblik worden er circa 3 eieren per vierkante meter geproduceerd. In licht geëxploiteerde wateren kunnen dit er ten minste 100 zijn. Uiteraard moet men zich afvragen of de overlevingskans van 0+ snoekbaars wel zo groot is als er veel oudere snoekbaarzen rondzwemmen. Met 0+, 1+, 2+ enz. vis bedoelt men vis in zijn eerste, tweede, derde enz. jaar, waarbij de jaren lopen van 1 januari tot 31 december.

Sterke jaarklassen snoekbaars worden in het IJsselmeer met name gevormd in warme zomers (Willemsen, 1977). In die jaren blijkt ook de gemiddelde lengte van de 0+ snoekbaars aan het eind van de zomer groot te zijn. Al eerder is de verhoogde sterfte onder jonge snoekbaars in de schietfuiken ter sprake gekomen. De aanvankelijk sterke jaarklassen uit de warme zomers 1982 en 1983 werden om die reden aanzienlijk in aantal gereduceerd (ten minste 30 - 50% extra mortaliteit).

De snoekbaars komt nu reeds als 2+, dus in zijn derde zomer, in de vangst (figuur 3). In de jaren 1970 - 1976 bestond de vangst gemiddeld voor 68% uit 2+ snoekbaars. De rest was 3+ en wanneer er 4+ snoekbaars voorkwam was dit altijd minder dan 10%. Wanneer men ervan uitgaat dat alle oudere snoekbaars doodgaat door de visse-

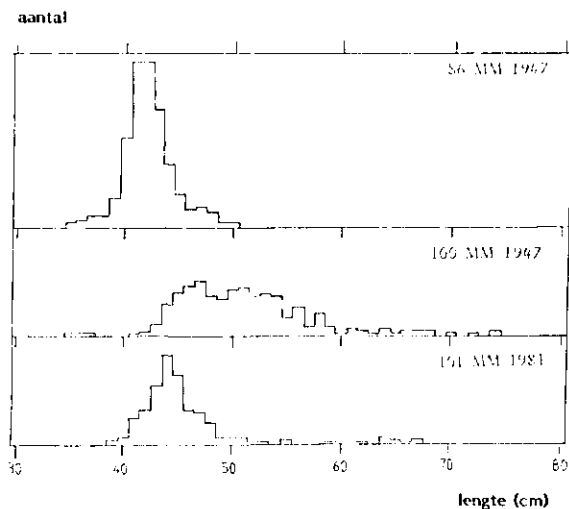


Figuur 3. De grootteverdeling, uitgedrukt in totaal lengte, van de in najaar van 1981 aangevoerde snoekbaars uit het IJsselmeer (getrokken lijn) en de vorm van de selectiecurve van staande netten met 101 mm gestrekte maas (onderbroken lijn). De gemiddelde lengte van 3- tot 5-jarige snoekbaars in de vangst is ook aangegeven.

rij, dus uiteindelijk allemaal wordt aangevoerd, dan kan men aan de hand van de aanvoer in de opeenvolgende jaren de sterfte berekenen. Deze varieerde voor de 2+ en 3+ in de jaren 1970 – 1976 van 75 tot 92%. Gezien de toename van het aantal staande netten sindsdien zal dit percentage nu nog hoger zijn.

Hoezeer een intensieve visserij de opbouw van het visbestand kan versimpelen blijkt uit de vergelijking van het formaat snoekbaars in de vangsten van 1947 en van 1981 (figuur 4). In 1947 werden minder staande netten uitgezet, omdat er nog werd gekuild. Bovendien gebruikte men katoenen netten die half zo goed vingden als de na 1955 in gebruik genomen nylon netten. Terwijl de minimummaaswijdte in 1947 kleiner was (92 mm) dan in 1981 (101 mm), bestond het bevisbaar bestand in 1947 uit diverse jaarklassen. Sterke jaarklassen werden toen in een reeks van jaren opgevisd en daarmee werd hun de-stabiliserend effect op de jaarlijkse aanvoer uitgemiddeld, maar tegenwoordig worden jaarklassen binnen 1 – 2 jaar opgevisd.

Voor een hogere opbrengst aan snoekbaars zou men er op de eerste plaats voor moeten zorgen dat de snoekbaars op latere leeftijd wordt gevangen. Dit wordt ten dele bereikt door pas aan het eind van de zomer te gaan vissen in plaats van zoals nu in de loop van de zomer. Maar een werkelijke verbetering is het optrekken van de maaswijdte, zodat de snoekbaars als 3+ of 4+ in de vangst komt en er op die manier ook een behoorlijk paaibestand kan worden opgebouwd. De vrouwtjes worden na 3 zomers bij een lengte van 40 – 45 cm geslachtsrijp. Evenzeer valt te denken aan de vermindering van de hoeveelheid netwerk per bedrijf.



Figuur 4. Grootteverdeling van de snoekbaars gevangen met staande netten in het IJsselmeer in 1947 en 1981. Bron van de gegevens van 1947: Havinga & Deelder (1949).

Voor de baars is de situatie gunstiger. Deze vis wordt pas in zijn vijfde zomer (4+) voor het eerst in de 101 mm netten gevangen. De meeste gevangen baars is 4+ tot 7+ vis. De vrouwtjes die geslachtsrijp worden bij een lengte van circa 18 cm hebben dan zeker al eenmaal aan de voortplanting kunnen deel nemen. Het sterftepercentage in het vangbare deel van het baarsbestand was in de periode 1966 – 1975 58% per jaar.

Er zijn verschillende verklaringen te geven voor de toegenomen baarsvangsten na 1970. De meest voor de hand liggende is het kuilverbod, waardoor meer jonge baars kan overleven. Evenals bij de 0+ snoekbaars zijn er over de hoeveelheden 0+ baars niet voldoende gegevens uit de periode vóór het kuilverbod om dit te kunnen bevestigen. Ten tweede valt te denken aan de verhoogde visserijintensiteit op oudere baars na het kuilverbod. Omdat de baars trager groeit en later in de vangst komt dan snoekbaars, is de optimale bevissingsdruk voor deze soort hoger. Mogelijk was die vóór het kuilverbod nog niet bereikt. Op de derde plaats zal door intensivering van de visserij de roefdruk door oudere snoekbaars en baars op jonge baars zijn verminderd.

Beheer voor de totale visstand

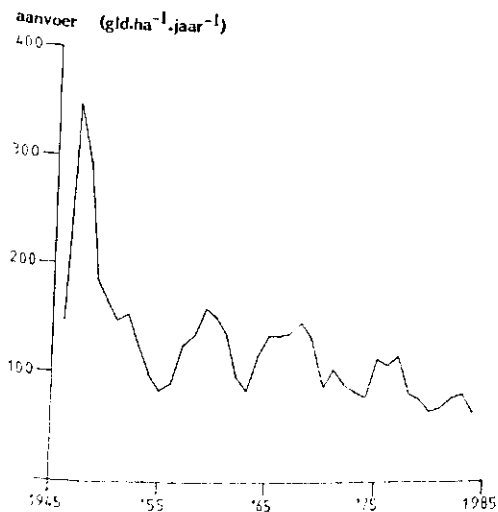
Voor het kuilverbod hielden actieve kuilvisserij en passieve nettvisserij elkaars visserijinspanning tot op zekere hoogte in toom. Met het kuilverbod is het open water van het IJsselmeer volledig beschikbaar gekomen voor de staande netten visserij op snoekbaars. Bovendien heeft men gezocht naar vismethoden waarmee het verlies aan

kuilaal enigszins was te compenseren. De belangrijkste daarvan is de aalvisserij met schietfuiken. Deze schietfuiken kunnen evenals de staande netten in hoog tempo worden uitgezet en ingehaald. Daarbij zijn de energiekosten laag en zeker veel lager dan bij een actieve visserij met de kuil of zoals met de boomkor in zee. Bij een afnemende vangst per schietfuiuk of staand net is het betrekkelijk eenvoudig en goedkoop meer netwerk in te zetten. De visserijinspanning kan dan een ongecontroleerde groei gaan vertonen.

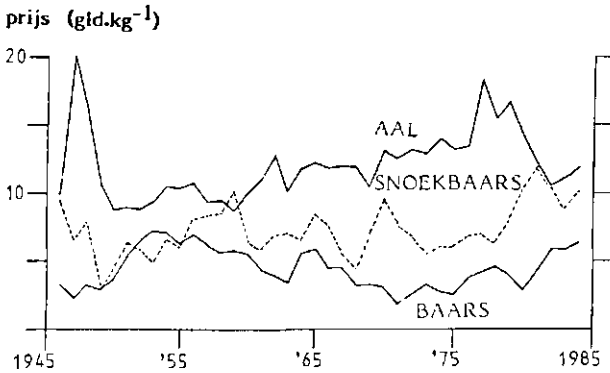
Het probleem is dat 15 jaar nadat het kuilverbod is ingesteld de schietfuiken op hun beurt nu een bedreiging vormen voor de overleving van jonge snoekbaars. Ook de belangenorganisatie van IJsselmeervissers heeft dit ingezien en is begonnen met het instellen van beperkende maatregelen voor het aantal schietfuiken per bedrijf.

Bij de staande netten visserij zou een beperking van de hoeveelheid netwerk per bedrijf een verstandige maatregel zijn. De overheid heeft in 1985 de minimummaaswijdte voor staande netten verlaagd van 104 naar 101 mm. Met dit gegeven is een oogstverhoging dan ook alleen nog maar te bereiken via een vermindering van de visserijinspanning. Een hogere minimummaaswijdte zou echter een eenvoudiger te controleren maatregel zijn. Dan is ook een vergroting van het paaibestand gegarandeerd. Vergelijking met snoekbaarsvangsten elders in Europa laat zien dat voor het IJsselmeer een oogst van 10 kg per ha zeker mogelijk is.

Sinds 1945 heeft de geldelijke opbrengst van de IJsselmeervisserij grote schomme-



Figuur 5. De waarde van de visaanvoer uit het IJsselmeer tot 1985, uitgedrukt in guldens/ha.



Figuur 6. De prijs van de aangevoerde aal, snoekbaars en baars uit het IJsselmeer tot 1985, uitgedrukt in guldens/kg.

lingen vertoond en is de laatste jaren onder de 100 gulden per ha gebleven (figuur 5). De schommelingen houden geen verband met de prijs per kilo van de drie belangrijkste soorten (figuur 6), maar eerder met de schommelende aanvoer van de aal. Bij een rationele bevissing zou de opbrengst in de buurt van de f 200 per ha moeten kunnen komen. Daarbij zou zeker de bijdrage van de snoekbaars groter kunnen zijn.

Water met gesplitste verhuur

Voor wateren met een gesplitste verhuur worden vaak beheersadviescommissies gevormd met vertegenwoordigers van sport en beroep. Het is ook ondenkbaar dat men het beheer in een water volledig kan opdelen naar vissoorten. Ten eerste niet, omdat aal en schubvis voedselconcurrenten zijn (Lammens et al., 1985). Ten tweede, omdat ook de sportvisser op aal vist. De aal is na de blankvoorn zelfs de meest beviste soort bij de sportvisserij (tabel 3).

Het doel van de beroepsvisser is duidelijk oogstoptimalisering in termen van gewicht en geld. Bij de sportvisser ligt dat gecompliceerder. Wanneer hij op blankvoorn en brasem vist zou het nog kunnen gaan om de aantallen, desnoods kleine vis, die er te vangen zijn. Deze vissen zijn vanwege hun smaak en de graten ook minder geschikt als consumptievis. Aal, snoekbaars en baars worden echter in 80 – 100% van de gevallen meegenomen voor consumptie. De interesse bij de sportvissers voor roofvis, met name snoekbaars, lijkt de laatste jaren ook te zijn toegenomen.

Met de splitsing van visrechten is de beroepsvisserij met staande netten in veel wateren in de loop van de jaren zeventig beëindigd. Met de staande netten werd op snoekbaars gevist en was de brasem een meestal ongewenste bijvangst. Evenals in het IJssel-

Tabel 3. Percentage hengelaars die zegt de aangegeven vissoort het meest te bevissen, resp. wel eens te bevissen. Bron: Bongers (1982).

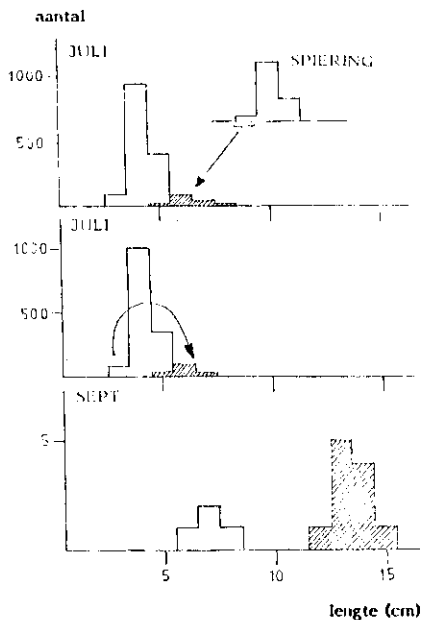
Vissoort	Meest bevist	Wel eens bevist
Blankvoorn	34	85
Aal	19	39
Brasem	15	42
Baars	11	32
Karper	10	30
Snoekbaars	5	18
Snoek	4	24
Zeeelt	1	11
Forel	1	5

meer werd de vaak goed groeiende snoekbaars reeds in zijn derde zomer gevangen. Afhankelijk van de groeisnelheid (Cazemier, 1982) kwam de brasem in de loop van zijn vijfde (goede groei) tot negende zomer (trage groei) in de vangst. De in Nederland in het algemeen trage groei van de brasem zorgde voor een late recrutering tot de visserij. De directe invloed van de beroepsvisserij op de snoekbaarsstand was groot, die op de brasemstand was veel kleiner.

Na het stopzetten van de staande netten visserij zal de snoekbaarsstand vaak groter zijn geworden. De visserij is echter niet altijd de enige beperkende factor bij de ontwikkeling van de snoekbaarsstand. Dat kan ook de aanwas aan jonge (0+) snoekbaars zijn.

Alleen visetende snelgroeiende 0+ snoekbaars lijkt vitaal genoeg om te overleven en het ouderbestand op den duur te versterken. Die snelle groei is mogelijk wanneer de 0+ snoekbaars eind juni bij een lengte van 20 – 30 mm op vis kan overgaan (figuur 7) (Van Densen, 1985). In het IJsselmeer en in het Friese merengebied is 0+ spiering vaak in ruime hoeveelheden aanwezig en deze vormt een ideaal prooidier voor de 0+ snoekbaars. In de Loosdrechtse Plassen komt nauwelijks spiering voor. Daar kan slechts een fractie van de 0+ snoekbaars op vis overgaan, waarbij ze zijn aangewezen op hun slanke soortgenoten (kannibalisme) (Van Densen et al., 1986). De hoogruggige 0+ brasem is niet geschikt om als opstapje te dienen voor de 0+ snoekbaars, die vis moet eten om snel te kunnen groeien. Voor de 1+ en oudere snoekbaars vormt brasem echter uitstekend voedsel dat ruim in voorraad is. Maar naar mate de brasem groter wordt gelden ook hier uiteraard anatomische beperkingen. De bek van een snoekbaars van 70 cm kan geen brasem verwerken die groter is dan 22 cm en deze brasem is in traaggroeiende bestanden circa 5 jaar oud.

Tot nu toe heeft men bij het uitzetten van 0+ snoekbaars aan het eind van de zomer gebruik gemaakt van op vijvers gekweekte snoekbaars. Deze zijn echter moeilijk in



Figuur 7. De grootteverdeling van de 0+ snoekbaars in juli en in september. Het visetende deel is gearceerd. Voor juli zijn twee situaties aangegeven. Boven laat zien dat in juli de grootste 0+ snoekbaarzen alleen de kleinste spieringen eten. De middelste grafiek toont dat kannibalisme in juli ook zonder spiering tot een groep snelgroeiende viseters kan leiden. De onderste grafiek toont dat viseters en planktoneters in september uit elkaar zijn gegroeid.

een zomer op het gewenste formaat van 15 cm te krijgen. Op het ogenblik experimenteert de Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij (OVV) met voorgestreekte snoekbaarsjes van 2 – 3 cm die aan het begin van de zomer worden uitgezet. Deze hebben een voorsprong op de van nature aanwezige 0+ snoekbaars en kunnen vanwege hun grotere formaat het grootste deel van het aanwezige visbroed aan.

Een vaak overwogen en geregeld uitgevoerde beheersmaatregel is het uitdunnen van een te dichte brasemstand. Op die manier hoopt men dan de voedselsituatie voor de eveneens bodemvoedsel (o.a. muggelarven) etende aal te verbeteren. Tegelijkertijd kan de groei van de brasem sneller worden en kan er een voor de sportvissers interessant formaat grote brasem bijkomen. Het versterken van de snoekbaarsstand kan dit soort uitdunningsvisserijen aanvullen. Immers grote snoekbaars kan de brasem tot circa 20 cm uitdunnen. De uitdunningsvisserij kan daarna gericht zijn op grotere brasem. Het wegvissen van grotere brasem is visserijtechnisch eenvoudiger.

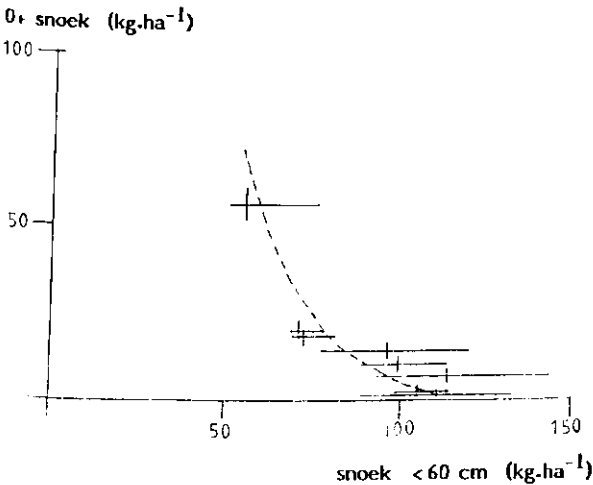
Snoekwateren

De meeste wateren buiten het IJsselmeer waarvan de meeste met gesplitste verhuur van visrechten, zijn snoekbaars-brasem wateren. Er is daarnaast echter ook een categorie wateren die veel helderder is en meer waterplanten heeft dan de troebele snoekbaars-brasem wateren. Dit zijn doorgaans kleinere wateren waarin de snoek nog steeds de belangrijkste roofvis is.

De snoek was voor de verbreiding van de snoekbaars de belangrijkste roofvis in Nederland. Een klein deel van de sportvissers zijn echte snoekvissers. Gemiddeld vist één op de vier hengelaars wel eens op snoek. Daarbij gaat het meestal niet om het gecombineerde doel sport en consumptie, zoals bij aal en snoekbaars, maar om het sportieve genoegen snoek te vangen, bij voorkeur van afmetingen groter dan 1 meter.

Lange tijd heeft men gedacht dat de recrutering van de snoek was beperkt door de beschikbaarheid aan paaigebieden. Ondergelopen grasland is een geschikt paaibiotop, maar dit is door de verbeterde waterhuishouding nauwelijks meer aanwezig. Om die reden is men pootsnoek gaan kweken van 4 cm die in het voorjaar wordt uitgezet. Recent onderzoek met gemerkte pootsnoek heeft echter laten zien dat daarmee de snoekstand niet is te vergroten. Veel belangrijker voor de ontwikkeling van de snoekstand bleek de aanwezigheid van voldoende vegetatie (Grimm, 1981, 1983).

In de vegetatie kan de jonge snoek die na de eerste zomer 25 - 35 cm wordt, zich



Figuur 8. De omgekeerde relatie tussen de hoeveelheid 0+ snoeken in de vegetatie en de totale hoeveelheid snoek kleiner dan 60 cm in de vegetatie.

verschuilen. Op die manier verminderen ze de kans om gegeten te worden door oudere snoeken (kannibalisme). De oudere snoeken zwemmen in het open water en hebben nauwelijks tekening op de huid. De jongere snoeken in de vegetatie hebben een camouflerend streep patroon op de huid. Alleen in de winter wanneer de vegetatie afsterft, staat de jonge snoek bloot aan predatie door oudere snoek.

Wanneer er ook veel snoek groter dan 60 cm voorkomt dan zal de middenmaat snoek, 45 tot 60 cm en 2 tot 4 jaar oud, zich ook in de vegetatie ophouden. Daar vormt deze categorie een bedreiging voor de jonge snoek. Er is per oppervlak vegetatie dan ook een omgekeerd verband tussen de jonge en de middenmaat snoeken waargenomen (figuur 8). Interessant is dat de beïnvloeding van de snoekstand door de grootste snoeken dus op afstand plaatsvindt en dat de vegetatie hierin een belangrijke rol speelt.

Indien men simpel meer snoeken wil dan is dit te bereiken door de grootste snoeken weg te vissen en daarmee de roefdruk binnen de populatie te verminderen. Een andere mogelijkheid is ervoor te zorgen dat er een goed begroeide oever blijft bestaan voor de opgroei van de jonge snoek. Met de eutrofiëring dreigt de vegetatie achteruit te gaan en vormt de fosfaatbelasting van het binnenwater indirect een bedreiging voor de snoekstand.

Deltawateren

Met de vorming van het Veerse Meer en het Grevelingenmeer is er een nieuw watertype bijgekomen: de stagnante brak- en zoutwatermeren. Het zoutgehalte in het Veerse Meer is 7 – 14 g Cl per liter. In het Grevelingenmeer streeft men naar minimaal 16 g Cl per liter. Het Grevelingenmeer is nu een helder, mesotroof meer waarin de primaire produktie niet door fosfaat, maar door stikstof wordt beperkt (Bannink et al., 1984). In beide wateren wordt het visrecht gesplitst verhuurd.

Na de afsluiting van het Grevelingenmeer is de visstand verschoven naar minder soorten, naar kleinere soorten en zijn de voedselketens korter geworden (Vaas, 1979). De visstand is in vergelijking met de meeste eutrofe binnenwateren laag en er lijken geen belangrijke roofvissen aanwezig (tabel 4). Het Grevelingenmeer is wel een belangrijk foerageergebied voor visetende futen en middelste zaagbekken (Doornbos, 1984).

De stekelbaars domineert nu het bestand aan pelagische vis en heeft in de velden *Chaetomorpha* en *Zostera* een ideaal paaigebied. Van de bodemvissen zijn alleen de aal en de platvissen schol en bot voor de visserij interessant. Bij de afsluiting in 1971 werd de sterke jaarklasse 1971 van de schol ingesloten. Deze groeide goed en was een uniek object voor de sportvisserij, want van de 14 miljoen ingesloten scholletjes werden er in de periode 1972 – 1977 ongeveer 7,5 miljoen gevangen (Doornbos & Twisk, 1984; Steinmetz & Slothouwer, 1979). Omdat de schol zich niet in het Grevelingen-

Tabel 4. Totale aantallen en biomassa van de belangrijkste vissoorten in het Grevelingenmeer in oktober 1980. Het totale bestand komt overeen met 59 kg per hectare. Bron: Doornbos (1982).

Soort	Aantal ($\times 10^6$)	Bestand ($\times 10^3$ kg)
Pelagisch		
3-doornige stekelbaars	120	100
sprot	3,4	10
haring	0,1	1
koornaarvis	1,5	2
Bodemvissen		
schol	1,1	184
bot	0,5	69
brakwatergrondel	7	4
dikkopje	145	102
zwarte grondel	4	22
aal	-	138
Totaal	-	632

meer voortplant en omdat de intrek van jonge schol via de Brouwerssluis klein is, zit het er niet meer in dat deze situatie zich nog eens zal voordoen.

In zowel Veerse Meer (forel) als Grevelingenmeer (platvis) heeft men geprobeerd door uitzettingen de visstand aantrekkelijker te maken voor de sportvisserij. In het Veerse Meer zet men nu met succes in voorjaar (180 g) en najaar (200 – 250 g) gekweekte forel uit. Dit is voornamelijk regenboogforel, die goedkoper is dan de gekweekte bruine forel, en die in het meer een vergelijkbare groei heeft (Steinmetz, 1978; Steinmetz & van Ginkel, 1978). Om te voorkomen dat de vangsten van de goed vangbare forel te snel achteruit lopen heeft men een vangstlimiet van 4 forellen ingesteld.

Voor het Grevelingenmeer denkt men op dit moment aan het uitzetten van éénjarige gesmoltificeerde salmoniden. Dit zou Atlantische zalm kunnen zijn van 12 – 16 cm die in het voorjaar wordt uitgezet (Heesen, 1985). Op deze wijze zou men een groot deel van de zalm in het meer kunnen houden en kunnen terugvangen.

Biologische bestrijding

Vis wordt soms gebruikt om ongewenste verschijnselen van de eutrofiëring te bestrijden. Het duidelijkste voorbeeld is de graskarper die dichtgegroeide watergangen weer schoon kan vreten. Er zijn echter ook perspectieven om op meer indirecte wijze, via verschuivingen in de visstand, de waterkwaliteit te verbeteren en in ieder geval de algengroei te verminderen (biomanipulatie).

In Nederland heeft men in totaal 500 000 ha aan watergangen waarvan 30% primair

in gebruik is als aan- en afvoer ten behoeve van de landbouw. De zware belasting met meststoffen, waarin fosfaten en nitraten, afkomstig uit de landbouw heeft gezorgd voor het dichtgroeien van die watergangen. Daarmee verminderde de capaciteit voor watertransport en moesten de watergangen mechanisch of chemisch worden geschoond. Mechanische reiniging is arbeidsintensief en chemische reiniging is niet milieuvriendelijk. Biologische reiniging met graskarper is met name voor de als meest hinderlijk ervaren waterpest, kroos en draadalgen (flab) een goed alternatief (Werkgroep Graskarper NRLO, 1984). Graskarper eet nauwelijks van de als waardevol beschouwde waterplanten waterlelie, gele plomp en watergentiaan.

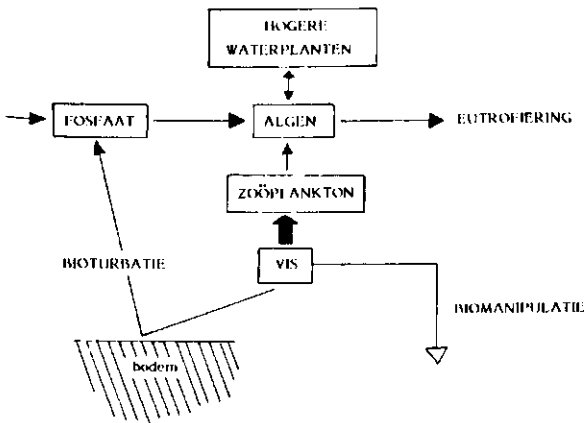
De graskarper plant zich in het Nederlandse binnenwater niet voort, omdat daarvoor veel hogere temperaturen nodig zijn. De gekweekte graskarper wordt uitgezet bij een lengte van 35 – 40 cm. Gestreefd wordt naar een bezettingsgraad van 50 – 150 kg per ha wanneer het alleen om de bestrijding van waterpest en kroos gaat.

Nog niet duidelijk is in hoeverre de graskarper bijdraagt aan de mineralisatie (interne belasting) en daarmee aan het versneld vrijkomen van nutriënten. In de 300 objecten, bij elkaar 800 ha, waarin tot nu toe de graskarper is toegepast zijn echter nog geen dramatische effecten op de waterkwaliteit of de rest van de visstand waargenomen.

Biomanipulatie is een beheersvorm in ontwikkeling, waarvoor vanuit de hoek van waterkwaliteitbeheerders grote belangstelling bestaat (IMP Water 1985 – 1989). Wanneer met zuiveringsinstallaties al het mogelijke is gedaan aan het verminderen van de externe belasting, dan nog kan men blijven zitten met een ongewenste algenbloei of een achterblijven van hogere waterplanten. Dat in dergelijke situaties met visstandbeheer nog verbetering valt te brengen werd gesuggereerd door experimenten met enerzijds sterk verdichte en anderzijds sterk gereduceerde visbestanden (Andersson et al., 1978; Leah et al., 1980; Shapiro & Wright, 1984). Een sterke verlaging van de visstand ging gepaard met de vermindering van de hoeveelheid algen en met een groter doorzicht van het water.

Voor dit verschijnsel zijn verschillende verklaringen te geven. Een daarvan is bioturbatie, letterlijk het omwoelen van de bodem door levende organismen, in dit geval vis. Zo woelt de brasem bij het zoeken naar muggelarven in de bodem flink wat bodemmateriaal op. Dit zou tot gevolg kunnen hebben dat de aan het bodemmateriaal gebonden fosfaten eerder in water oplossen en weer beschikbaar komen voor de algen.

Een andere verklaring stoelt op de predator-prooi relaties in de voedselketen tussen vis en algen. Al langere tijd is bekend dat dichte bestanden planktivore vis selectief de grootste individuen uit het zoöplankton wegvreten. Juist onder deze grotere exemplaren bevinden zich de efficiëntere herbivore zoöplanktonsoorten, zoals bepaalde *Daphnia*-soorten. Door hun aanwezigheid kan ook in een eutroof water de algengroei worden gedrukt. Men spreekt dan van 'clear water phases' (Lampert, 1985). Of ook



Figuur 9. Schematische voorstelling van de rol van de vis bij het proces van eutrofiëring. Door via biomanipulatie het visbestand te verkleinen kan de bioturbatie verminderen en het herbi-voor zoöplankton zich sterker ontwikkelen. In beide gevallen wordt de ontwikkeling van algen geremd.

de in Nederlandse eutrofe wateren veel voorkomende grote draadvormige blauwalgen op die manier kunnen worden gedrukt is nog een punt van onderzoek.

Het versterken van de roofvisstand is een mogelijkheid om de hoeveelheid planktivore vis te verminderen en daarmee de predatie op algen indirect te vergroten. Met dit manipuleren van de visstand wordt niet bereikt dat de nutriëntenbelasting van het water verandert, maar wel dat de structuur van het ecosysteem wordt gewijzigd in een meer gewenste vorm. Gezien de interacties tussen algen en hogere waterplanten kunnen ook deze laatsten op den duur tot ontwikkeling komen (figuur 9).

Natuurbehoud en milieuverontreiniging

In het IMP Water 1985 – 1989 kan men ecologische waterkwaliteitsdoelstellingen vinden voor 15 hoofdtypen water. Naast de beschrijving van de natuurlijke levensgemeenschap per watertype, inclusief de typische vissoorten, staan daar ook de criteria voor de handhaving van deze typen (stroming, vorm, diepte, zoutgehalte, fysisch-chemische kenmerken etc.)

Al in de inleiding is gesteld dat het fysische en chemische milieu voor de vissen in Nederland in de laatste halve eeuw sterk verandert. Naast waterstaatkundige ingrepen is de milieuverontreiniging de belangrijkste menselijke beïnvloeding van dit milieu geweest.

Bij de chemische verontreiniging zijn te onderscheiden: zout, meststoffen, zware

metalen en PCB's. De rivieren zijn in Nederland de belangrijkste transportwegen van chemische verontreiniging (Willemsen, 1983). De toename van het chloridegehalte van het Rijnwater tot boven de 200 mg per liter heeft geen vissoorten in hun bestaan bedreigd. Dat is wel het geval geweest met de afname van het zuurstofgehalte van de Rijn dat midden jaren zestig was gedaald tot 6 mg per liter, incidenteel 2 mg per liter. Na 1970 heeft dit zich hersteld en is nu circa 10 mg per liter, vergelijkbaar met de situatie in 1946. Er zijn nu weer houtingen gesignaleerd, terwijl de bestanden van sneep, barbeel, kopvoorn, beekforel, zeeforel en steurkrabben zijn toegenomen (Cazemier, 1984).

De belangrijkste chemische verontreinigingen waar we nu nog mee te maken hebben zijn zware metalen en PCB's (Willemsen, 1983). De kwikvracht van de Rijn was in 1981 afgenomen tot 13% van het niveau in 1972. De norm voor kwik in vis van 1 ppm wordt nog maar zelden overschreden. De hoeveelheid cadmium, chroom, koper en zink is in dezelfde periode gehalveerd.

De situatie is ernstiger voor de PCB's. Er zijn nu normen (0,04 – 0,12 ppm) voor 7 afzonderlijke chloorbifenylen in vis. Met name bij aal en brasem in het benedestroomse gebied zijn hoge gehalten geconstateerd, maar ook daar valt nu enige verbetering te constateren. Evenals bij fosfaten en kwik zal ook bij PCB's nalevering uit de bodem nog lang na het verbeteren van de waterkwaliteit merkbaar zijn.

Het waarnemingssysteem van verontreinigingen is aanzienlijk verbeterd door het gebruik van vissen als bioindicatoren (Sloof & De Zwart, 1984). Een eenvoudig meetbare indicator is de grootte van de lever die toeneemt bij een verhoogde enzymactiviteit als gevolg van verontreiniging. Zo bleek de lever van brasems uit de Rijn 2,3 maal zo groot als van brasems uit een schoon referentiewater.

Tot de chemische verontreiniging is ook te rekenen de zure regen die een bedreiging kan vormen voor de visstand in zwak gebufferde wateren. Deze hebben een alkaliniteit van minder dan 2 meq per liter en komen vooral voor op de pleistocene zandgronden van Zuid-Oost Nederland. Zwak gebufferde wateren die niet verzuurd zijn kunnen een soortenrijk visbestand bevatten. Uit vergelijkend en historisch onderzoek bleek dat wanneer deze wateren verzuurden (tot pH 3,4) de visstand was verdwenen of alleen de zuurtolerante Amerikaanse hondsvijl was overgebleven (Leuven & Schuurkes, 1985).

Een speciale vorm van waterverontreiniging is de thermische verontreiniging door de lozing van koelwater uit elektriciteitscentrales. Deze kan zowel een remmende als een bevorderende werking op de ontwikkeling van de visstand hebben. Remmend, omdat vislarven gemakkelijk met het inlaatwater kunnen worden meegezogen en in de centrale doodgaan (Hadderingh, 1978). Bevorderend, omdat het warme uitlaatwater warmte-minnende vissoorten kan aantrekken en het groeiseizoen kan verlengen of de groeiefficiëntie kan vergroten (Van Densen & Hadderingh, 1982).

Conclusies

Op het IJsselmeer heeft men een overzichtelijke situatie voor het visstandbeheer voor de beroepsvisserij. De gevangen aal, baars en snoekbaars zijn waardevolle vissoorten waarvoor de totale oogst aanzienlijk hoger kan zijn. Nu domineert de aal de geldelijke opbrengst ook al zijn de vangsten van deze soort de laatste jaren laag. De tot voor kort intensieve bevissing op aal met schietfuiken drukt het aantal overlevende en daarmee tot het ouderbestand recruiterende jonge snoekbaarsjes. Daarnaast is de minimummaaswijdte van de staande netten, gegeven de huidige visserijinspanning, zo laag dat dit tot ernstige overbevissing van de snoekbaarsstand leidt. Met een optimale bevissing van de snoekbaarsstand zou het IJsselmeer een hogere opbrengst leveren en zou de visserij ook meer op twee volwaardige poten komen te staan: de aal en de schubvis. Dit is een economisch evenwichtiger situatie. Aanvoergegevens uit de visserij vormen de belangrijkste basis voor het visstandbeheer en deze zijn betrekkelijk eenvoudig te verkrijgen.

In de wateren met een gesplitste verhuur is het visstandbeheer veel complexer. Ten eerste is het moeilijk, zeker voor kleinere wateren, om de oogst van de beroepsvisserij bij te houden. Dit zouden ze eventueel zelf moeten doen. Voor de sportvisserij is dit nog moeilijker, hoewel men met goed opgezette hengelenquêtes toch een beeld van de vangst kan krijgen. Veranderingen in de visstand zijn in deze wateren in ieder geval moeilijker te meten dan in het IJsselmeer, waar dit mogelijk is via de aanvoer door de beroepsvisserij. Er kunnen door de Directie van de Visserijen regelmatig bemonsteringen worden uitgevoerd om de groei en de conditie van de vis te beoordelen. Dit vraagt voor het totale areaal aan Nederlands binnenwater echter een kolossale inspanning. In sommige wateren zouden sport- en beroepsvisserij die hiervoor zijn geïnstrueerd regelmatig een bemonstering kunnen uitvoeren. Voorlichting aan deze groepen en het doorgeven van de nieuwste onderzoeksresultaten op het gebied van het visstandbeheer is in dit geval van belang.

Het ecologisch onderzoek aan visbestanden in het binnenwater dat het visstandbeheer kan onderbouwen staat nog in de kinderschoenen. Onderzoekers zouden niet alleen praktische vragen moeten oplossen op een deelterrein of in een lokale situatie. Er moet ook ruimte zijn voor breed opgezet toegepast onderzoek. Een idee daarbij is een deel van de onderzoeksinspanningen te richten op een aantal kernobjecten. Daar zouden beheersmaatregelen als intensieve bevissing van de brasemstand kunnen worden getoetst. Begeleidend onderzoek moet zich dan wel richten op alle trofische niveaus, van algen tot en met vis, om het maximale profijt van deze inspanningen te kunnen hebben.

Steeds duidelijker wordt dat visstandbeheer onderdeel moet zijn van het beheer van het totale ecosysteem. Er moet in ieder geval rekening gehouden worden met de andere

functies die het water heeft buiten die voor beroeps- en sportvisserij. Daarnaast blijkt bij voorbeeld bij het visstandbeheer in relatie tot biomanipulatie hoezeer de lagere trofische niveaus, tot en met de beschikbaarheid van nutriënten toe, door de vis kunnen worden beïnvloed en omgekeerd. Een dergelijke meer integrale visie op waterbeheer is onder meer te lezen in de nota 'Omgaan met water' van het Ministerie van Verkeer en Waterstaat.

Literatuur

- Andersson, G., H. Berggren, G. Cronenberg & C. Gelin, 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59: 9 – 15.
- Anon., 1984. Jaarverslag 1984. Directie van de Visserijen. Den Haag.
- Bannink, B.A., J.H.M. van der Meulen & P.H. Nienhuis, 1984. Lake Grevelingen: from an estuary to a saline lake. An introduction. *Netherlands Journal of Sea Research* 18: 179 – 190.
- Bongers, J.J.A., 1982. De Nederlandse sportvisser anno 1980/1981. Documentatie-rapport no. 25. Directie van de Visserijen, Den Haag.
- Cazemier, W., 1982. The growth of bream (*Abramis brama* L.) in relation to habitat and population density. *Hydrobiological Bulletin* 16: 269 – 277.
- Cazemier, W., 1984. Zeldzame vissen, kreeften en krabben in de binnenwateren. *Visserij* 37: 117 – 132.
- Densen, W.L.T. van, 1985. Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Zeitschrift für angewandte Ichthyologie* 1: 119 – 131.
- Densen, W.L.T. van, C. Dijkers & R. Veerman, 1986. The fish community of the Loosdrecht Lakes and the perspective for biomanipulation. *Hydrobiological Bulletin* 20: 147 – 163.
- Densen, W.L.T. van & R.H. Haddering, 1982. Effects of entrapment and cooling of water discharge by the Bergum Power Station on 0+ fish in the Bergumermeer. *Hydrobiologia* 95: 351 – 368.
- Densen, W.L.T. van & J. Vijverberg, 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321 – 336.
- Doornbos, G., 1982. Changes in the fish fauna of the former Grevelingen estuary, before and after the closure in 1971. *Hydrobiological Bulletin* 16: 279 – 283.
- Doornbos, G., 1984. Piscivorous birds on the saline Lake Grevelingen, The Netherlands: abundance, prey selection and annual food consumption. *Netherlands Journal of Sea Research* 18: 457 – 479.
- Doornbos, G. & F. Twisk, 1984. Density, growth and annual food consumption of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and flounder (*Platichthys flesus* (L.)) in Lake Grevelingen, The Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 18: 434 – 456.
- Ginkel, C.J. van, 1982. Sport fishing on Lake IJssel. In: J.H. Grover (ed.): Allocation of fishery resources, FAO/AFS, p. 461 – 467.

- Grimm, M.P., 1981. The composition of northern pike (*Esox lucius* L.) populations in four shallow waters in the Netherlands, with special reference to factors influencing O + pike biomass. *Fisheries Management* 12: 61 – 77.
- Grimm, M.P., 1983. Regulation of biomasses of small (< 41 cm) northern pike (*Esox lucius* L.) with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings (4 – 6 cm). *Fisheries Management* 14: 115 – 135.
- Groot, S.J. de, 1985. Introductions of non-indigenous fish species for release and culture in The Netherlands. *Aquaculture* 46: 237 – 257.
- Haddingh, R.H., 1978. Mortality of young fish in the cooling water system of Bergum Power Station. *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 1827 – 1832.
- Havinga, B. & C.L. Deelder, 1949. The relation between the size of meshes of gill nets and the size of *Lucioperca sandra* in the catches. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 125: 59 – 62.
- Heermans, W. & J.A. van Willigen, 1985. De geslachtssamenstelling en het vetgehalte van rode aal (*Anguilla anguilla*) uit het IJsselmeer, Lauwersmeer, Veluwemeer en Haringvliet. *Visserij* 38: 80 – 85.
- Heesen, M.J., 1985. De Atlantische zalm (*Salmo salar*). *Visserij* 38: 1 – 19.
- 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.
- Lampert, W., 1985. The role of zooplankton: an attempt to quantify grazing. In: ANDIS: Lakes pollution and recovery. Rome, preprints, p. 54 – 62.
- Leah, R.T., B. Moss & D.E. Forrester, 1980. The role of predation in causing major changes in the limnology of a hyper-eutrophic lake. *Internationale Revue für gesamten Hydrobiologie* 65: 223 – 247.
- Leuven, R.S.E.W. & J.A.A.R. Schuurkes, 1985. Effecten van zure neerslag op zwak gebufferde en voedselarme wateren. Rapport no. 47. Publikatiereeks lucht. Ministerie voor Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieuhygiëne, Den Haag.
- Shapiro, J. & D.I. Wright, 1984. Lake restoration by biomanipulation – Round Lake, Minnesota. *Freshwater Biology* 14: 371 – 383.
- Slooff, W. & D. de Zwart, 1984. Bioindicatoren en chemische verontreiniging van oppervlaktewateren. In: E.P.H. Best & J. Haeck (eds.): *Ecologische indicatoren voor de kwaliteitsbeoordeling van lucht, water, bodem en ecosystemen*. Pudoc, Wageningen, p. 39 – 50.
- Steinmetz, B., 1978. Enkele resultaten van de foreluitzettingen in het Veerse Meer in 1976 en 1977. *Visserij* 31: 156 – 169.
- Steinmetz, B. & C.J. van Ginkel, 1978. Foreluitzettingen in het Veerse Meer najaar 1977. *Visserij* 31: 219 – 226.
- Steinmetz, B. & D. Slothouwer, 1979. De betekenis van de Grevelingen voor de sportvisserij. *Visserijkundige waarnemingen in de jaren 1971 – 1977*. Documentatierapport nr. 21. Directie van de Visserijen, Den Haag, 101 pp.

- Vaas, K.F., 1979. Studies on the fish fauna of an estuary in the S.W. Netherlands, before and after its change into the stagnant, saline Lake Grevelingen. *Hydrobiological Bulletin* 13: 177 – 188.
- Werkgroep Graskarper NRLO, 1984. Graskarper in Nederland. Wageningen, 144 pp.
- Willemsen, J., 1977. Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in The Netherlands. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1710 – 1719.
- Willemsen, J., 1980. Fishery aspects of eutrophication. *Hydrobiological Bulletin* 14: 12 – 21.
- Willemsen, J., 1983. Ketelmeer, IJsselmeer en Markermeer: waterkwaliteit, voedselketens en visstand. In: G.P. Hekstra & W. Joenje (eds.): *Rijnwater in Nederland, Oecologische Kring*, Arnhem, p. 33 – 51.

Vissen buitengaats

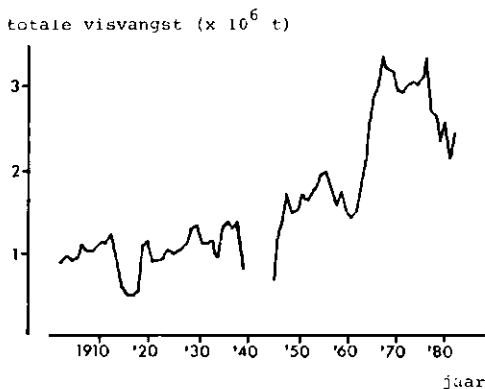
N. Daan, A. Corten en K.H. Postuma

Inleiding

Ondanks de toepassing van uiterst moderne technologie draagt de zeevisserij nog steeds het eeuwenoude karakter van de jacht: vangen wat er te vangen is. Van oudsher is de zeevisserij een vrij bedrijf geweest dat iedereen mocht uitoefenen. Het resultaat van de concurrentiestrijd die door de vissers onderling met steeds efficiëntere middelen wordt uitgevochten, komt in vele voorbeelden uit alle wereldzeeën tot uitdrukking: afnemende vangsten en kwijnende visserijen. Op bestuurlijk niveau is men er zich van bewust geworden, dat de zeevisstand een natuurlijke, zichzelf regenererende hulpbron is waarvan de productie niet door de mens gedictieerd kan worden en waarvan men niet straffeloos onbeperkt kan oogsten. Voor het behoud van een bloeiende visserij moet de exploitatie afgestemd worden op het natuurlijke vermogen van de visstand om de geleden verliezen te compenseren. Wanneer aan deze voorwaarde niet voldaan wordt, is de kans groot dat een visserij onrendabel wordt en kan een vispopulatie zelfs met uitroeiing bedreigd worden. Vooralsnog staan er geen andere middelen ter beschikking om de visproductie te beïnvloeden dan door het reguleren van de visserij zelf. Maatregelen die in het zoete water tot op zekere hoogte kunnen worden toegepast zoals bemesting, 'onkruidbeheersing' en uitzetting van gekweekte jonge vis met als doel de opbrengst van een bepaalde soort te verhogen, falen in zee als gevolg van de ontzagwekkende omvang en de complexiteit van het mariene productiesysteem.

Zelfs de verhoogde nutriëntenafvoer van rivieren heeft slechts een beperkte eutrofiëring van het kustwater tot gevolg en er is tot nu toe geen aantoonbare invloed op de visstand in volle zee.

Hoewel sommige visbestanden door de visserij sterk gereduceerd zijn, is het eerder verbazingwekkend dat de meeste soorten in staat zijn gebleken tot op de dag van vandaag een intensieve visserij te verdragen. Het is een veelgehoorde misvatting dat de Noordzee leeggevist zou zijn (figuur 1). Na de Tweede Wereldoorlog heeft de totale Noordzee-vangst zich verdubbeld en momenteel schommelt deze rond een stabiel plateau van 3 000 000 ton. Kennelijk ligt er tussen totale bescherming (geen visserij) en totale uitroeiing een scala van exploitatie-mogelijkheden. Vanuit beheersoogpunt



Figuur 1. Het verloop van de totale visvangsten C uit de Noordzee sinds 1900, uitgedrukt in 10^6 ton.

dringt zich daarbij de vraag op bij welke vorm en bij welk niveau van exploitatie de opbrengst op lange termijn gezien optimaal is. Primair gaat het hierbij om de opbrengst in guldens, maar het gewin hangt nauw samen met de vangst in kilogrammen. In essentie hebben we hier te maken met een biologisch probleem en de kern van het beheersadvies berust bij de visserijbioloog, wiens taak het is de interactie tussen visserij en visstapels te ontrafelen.

Visserij

Om de invloed van de visserij op visstapels te bestuderen is in de eerste plaats een gedegen inzicht in het visserijbedrijf vereist. Hierbij kan de visserijbioloog profiteren van de uitgebreide kennis over het gedrag en de levenswijze van de diverse soorten die door veel ervaring onder voortdurend veranderende condities is opgedaan. Daarnaast is ook informatie over vangplaats, motorvermogen en selectiviteit van het vistuig essentieel voor een juiste interpretatie van de vangst die opgevat kan worden als een steekproef van wat er op dat moment in zee aanwezig is. Ten slotte hangt de uitvoerbaarheid van beleidsadviezen nauw samen met de aard van de visserij.

In de tijd van de zeilvaart waren schepen te traag of de vis te snel om met veel succes netten over de zeebodem te slepen: 'passieve' vistuigen hadden de overhand. Hiertoe kunnen we bij voorbeeld de beug rekenen, een lijn met geasde haken om kabeljauwachtigen te vangen, maar ook de vleet, een drijfnet waarin haringen met hun kieuwen blijven steken. In het algemeen zijn passieve vistuigen in hoge mate aangepast aan het specifieke gedragspatroon van een soort. Daardoor vangen ze zeer selectief.

In deze eeuw maakte de beschikbaarheid van gemotoriseerde vaartuigen het mogelijk de vis met sleepnetten te vangen en daarmee kwamen de 'actieve' vismethoden in zwang. Geholpen door de ontwikkelingen in de technologie met name op het gebied van de visopsporingsapparatuur in de vorm van echolood en sonar kan men tegenwoordig zelfs de aanwezigheid van vis vaststellen, voordat men besluit de netten uit te gooien. De trawl, een verzamelnaam voor diverse soorten sleepnetten, vangt in principe alles wat zich in de baan van het net bevindt. Door de maaswijdte aan te aanpassen kan men enige invloed uitoefenen op de ontsnappingskans van kleine vis, maar verder is de moderne trawlvisserij weinig selectief. Men spreekt van 'gemengde' visserij wanneer verschillende soorten tegelijk geëxploiteerd worden. Een dergelijke vorm van exploitatie kan belangrijke consequenties voor het beheer van de visstand hebben, omdat maatregelen die specifiek voor een bepaalde soort bedoeld zijn, hun weerslag hebben op andere meegevangen soorten.

De visopbrengst wordt gemeten aan de aanvoer. Deze hoeft echter niet altijd gelijk te zijn aan de werkelijke vangst. Voor de economisch belangrijke vissoorten zijn minimummaten vastgesteld en alles wat kleiner is wordt na sorteren gewoonlijk weer overboord gezet. Afhankelijk van diverse economische factoren kan echter een veel groter gedeelte van de vangst als niet marktwaardig terug in zee gaan. Aangezien het grootste deel hiervan minieme overlevingskansen heeft, moeten deze 'discards' meegerekend worden bij een analyse van het effect van de visserij op de visstapels.

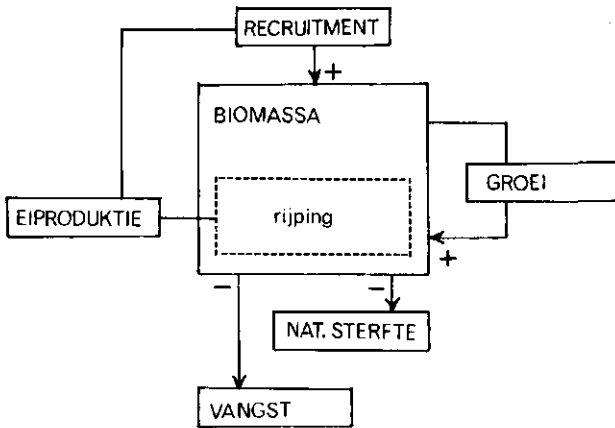
Visserij is geen statisch bedrijf; er zijn voortdurend nieuwe ontwikkelingen gaande. Eigenlijk levert de visserij een experiment zonder blanco, waarbij de historische ontwikkeling van de visserij het belangrijkste aanknopingspunt is voor het bestuderen van de interactie tussen visserij en vangst. Series van vergelijkbare gegevens, die jaar in jaar uit steeds opnieuw verzameld moeten worden, vormen hiervoor de basis. Het is van het grootste belang om de dagelijkse praktijk van het visserijbedrijf te kennen en het onderzoek is direct afhankelijk van de bereidheid van individuele vissers tot medewerking in het verschaffen van juiste vangstinformatie. Dit maakt een strikte scheiding noodzakelijk tussen de onderzoekstaak, die als uitgangspunt dient voor het beleidsadvies, en de controle op naleving van beheersmaatregelen.

Elke vrees moet bij de vissers worden weggenomen, dat informatie ten behoeve van het onderzoek gebruikt kan worden bij de opsporing van overtredingen. De anonimiteit van gegevens moet ten alle tijde gewaarborgd zijn.

Visstapel

Theoretisch raamwerk

Visserijonderzoek is een op directe toepassing gerichte wetenschap die gebruik maakt van fundamentele ecologische kennis en daar zelf ook aan bijdraagt. Van-



Figuur 2. Schematische voorstelling van de voornaamste populatie-dynamische processen in een geëxploiteerde vispopulatie.

zelfsprekend moeten we inzicht hebben in de algemene biologie van een soort en met name in migraties en uitwisseling tussen gebieden om de populaties en daarmee de beheerseenheden binnen een soort vast te stellen. Fundamenteel onderzoek is echter voor de visserijbioloog geen doel op zich, maar staat steeds ten dienste van het oplossen van beleidsvragen.

De belangrijkste beleidsvraag die zich steeds weer opdringt heeft betrekking op de optimale wijze van exploitatie van een visstand: hoeveel schepen zijn er nodig en met welke maaswijdte zouden deze moeten vissen om op langere termijn een zo groot mogelijke vangst te bewerkstelligen. De oplossing hiervan vergt een populatiedynamische benadering, welke toegelicht kan worden aan een eenvoudig model (figuur 2). Op elk moment in de tijd neemt een visstand in gewicht toe als gevolg van de groei van individuen in de populatie en door de productie van nieuwe individuen via de voortplanting. Tezelfdertijd neemt de visstand af doordat er individuen dood gaan door natuurlijke oorzaken of als gevolg van de visserij. We nemen als uitgangspunt aan, dat bij elk niveau van exploitatiedruk zich een zodanig evenwicht tussen visserij en visstand zal instellen dat reproductie en groei gecompenseerd worden door de natuurlijke sterfte en de visserijsterfte. In de praktijk splitsen we het model in twee delen en beschouwen we groei en sterfte gescheiden van de reproductie, omdat de aard van deze twee processen totaal verschilt.

'Yield per recruit'

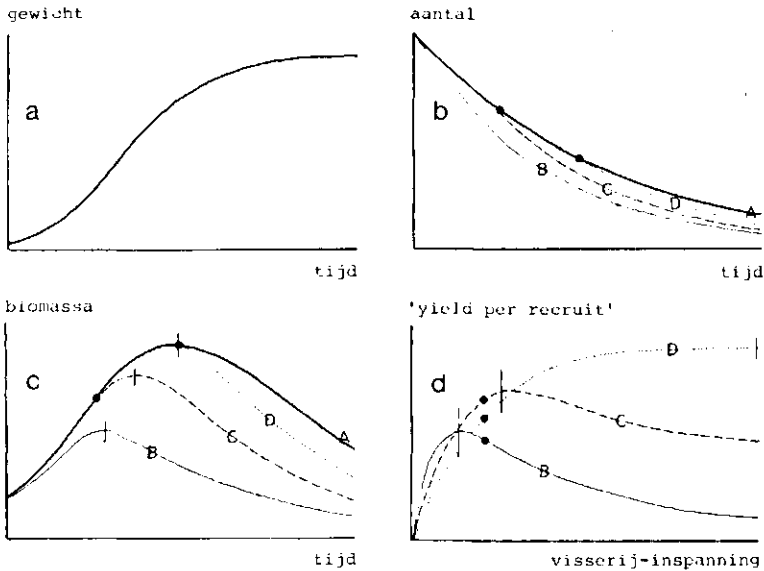
Laten we eerst het groei/sterfte model bezien. De jongste levensstadia als eieren, larven en net gemetamorfoseerde visjes laten we even buiten beschouwing en we definiëren de bevisbare populatie als dat deel dat in principe door de visserij met een aangepaste maaswijdte gevangen zou kunnen worden: bij voorbeeld alle individuen ouder dan 1 jaar. Onder een jaarklas verstaan we alle vissen van een bepaalde soort die in een zelfde jaar geboren zijn. Vanaf het moment waarop een jaarklas toetreedt tot de bevisbare populatie, worden de aantallen beheerst door de sterftেকans, terwijl het gewicht van de overlevende individuen toeneemt. Wat dit voor effect heeft op het biomassa-verloop van een jaarklas tijdens zijn bestaan kunnen we het beste illustreren aan de hand van het voorbeeld van een visvijver waarin een aantal jonge visjes geplaatst wordt (figuur 3). De gemiddelde individuele groei in gewicht verloopt gewoonlijk overeenkomstig een s-kromme (figuur 3a), terwijl het aantal overlevenden gekenmerkt kan worden door een exponentiële afname (figuur 3b). De biomassa, gedefinieerd door het produkt van het aantal overlevenden en het gemiddeld gewicht, laat zich hieruit eenvoudig berekenen (figuur 3c).

Deze kromme vertoont een maximum, hetgeen betekent dat een maximale opbrengst in gewicht verkregen zou worden, wanneer we op die leeftijd de vijver leeg zouden vissen. Oogsten we op een eerder moment, dan zou geen optimaal gebruik gemaakt worden van het groeipotentieel van de populatie.

Wachten we langer, dan moeten we ook met een lagere totale vangst genoegen nemen, hoewel de individuele vissen natuurlijk groter zijn. De zee is echter geen vijver en een oogstpatroon dat overeenkomt met de verwijdering van een vast percentage per jaar, sluit beter aan bij de reële visserijsituatie. In dat geval kunnen we de totale opbrengst van de visvijver over alle jaren relateren aan het percentage, dat men er per tijdseenheid uithaalt (figuur 3d).

De toevoeging van 'visserijsterfte' aan de natuurlijke sterfte leidt tot een verandering in het aantalsverloop (figuur 3b). Bij toenemend visserijsterfte-percentage neemt de vangst aanvankelijk toe tot een maximum om vervolgens weer af te nemen. Delen we de opbrengst door het oorspronkelijke uitgezette aantal, dan krijgen we de gemiddelde opbrengst per oorspronkelijk aanwezige vis. Dit model heet het 'yield per recruit' (Y/R) model en fungeert als een van de twee steunpilaren binnen de populatiedynamica van geëxploiteerde vispopulaties. Met 'recruit' bedoelt men in dit verband een jonge vis, die toetreedt tot de 'bevisbare' populatie.

Behalve het sterftepercentage kunnen we in het voorbeeld van de visvijver ook nog het moment variëren, waarop we beginnen met oogsten. We kunnen bij voorbeeld pas vanaf het tweede of het derde jaar beginnen met het regelmatig onttrekken van een bepaald percentage aan de populatie. Het gevolg hiervan is dat de Y/R-kromme naar een ander niveau verschuift. Deze ingreep komt ongeveer overeen met een verandering



Figuur 3. Schematische voorstelling van de veranderingen in gewicht en het aantal individuen van een cohort vissen en de daaruit af te leiden 'yield per recruit' bij verschillende manieren van exploitatie.

- a. Het sigmoïde verloop van de groei van een individu in de tijd.
- b. Exponentiële afname van het aantal individuen bij een constante natuurlijke sterfte (A) en het aantalsverloop wanneer het cohort aan een even grote visserijsterfte wordt blootgesteld (B vanaf het begin, C en D op latere tijdstippen).
- c. De biomassa van het cohort (gewicht per individu \times aantal). De maximale waarden blijven afhankelijk van de totale sterfte en van het tijdstip waarop begonnen wordt met oogsten.
- d. De cumulatieve opbrengst in gewicht over de hele tijdsduur van het experiment uitgezet tegen het niveau van de visserij-inspanning die evenredig met de visserijsterfte is. Niveau en ligging van de 'Maximum Sustainable Yield' (MSY) blijken sterk afhankelijk van het moment waarop men begint te oogsten.

in maaswijdte, waardoor eveneens de minimumleeftijd waarop de vis gevangen kan worden, beïnvloed wordt. Kennelijk bestaat er voor elke maaswijdte een specifieke Y/R-kromme, waaruit de vangst bij elke visserijsterfte afgelezen kan worden.

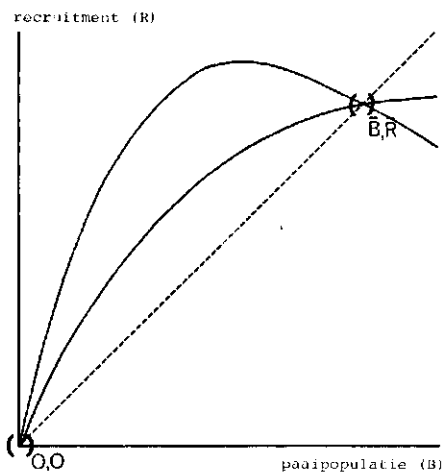
Uit dit voorbeeld wordt bovendien duidelijk, dat om deze krommes te bepalen we kunnen volstaan met kennis over de groei en de natuurlijke sterfte van een soort alsmede over de selectiviteit van diverse maaswijdten. Zijn we ook nog in staat de heersende visserijsterfte die direct gerelateerd is aan het aantal schepen dat de visserij beoefent, te bepalen, dan kunnen we beoordelen, hoe de huidige bevissingstoestand zich ver-

houdt tot de optimale toestand die aangeduid wordt als de situatie van 'maximum sustainable yield' (MSY), de maximaal op lange termijn haalbare vangst. Bevindt de visserijinspanning, het exploitatieniveau, zich rechts van het punt van de MSY, dan spreken we van 'groei-overbevissing': dat wil zeggen dat de visserijdruk te hoog is om optimaal te profiteren van het groeipotentieel van de populatie. Er zijn twee manieren om uit deze toestand van groei-overbevissing te geraken: de maaswijdte kan aangepast worden, zodat we op een andere kromme terecht komen of de visserijintensiteit kan teruggebracht worden tot het niveau van optimale sterfte bij de bestaande maaswijdte. Hierbij moet men zich realiseren, dat de vaststelling dat een visstand 'groei-overbevestigd' is, niet mag leiden tot de conclusie dat zij met uitsterven bedreigd wordt. Omdat per definitie uitgegaan wordt van een stabiele evenwichtssituatie, ligt de opbrengst per nakomeling vast, maar het model doet geen uitspraak over het feit of er nog wel voldoende nakomelingen geboren worden.

Voortplanting

Daarmee komen we op de tweede poot binnen het populatiedynamisch raamwerk: de voortplanting. We hebben gezien dat toenemende sterfte leidt tot een afname van oudere individuen in de populatie. Niet alleen duurt het meestal enige jaren voordat vissen geslachtsrijp zijn, maar ook zijn het juist de grotere exemplaren, die de meeste eieren produceren en daarmee de grootste bijdrage aan de reproductie leveren. De eiproduktie kan daarom sterk gereduceerd worden door visserij en een eventueel verband tussen de grootte van de paaipopulatie en de daardoor geproduceerde nakomelingschap kan verstrekkende gevolgen hebben voor de opbrengst op langere termijn. Het verband tussen grootte van de paaipopulatie en de aanwas wordt aangeduid als 'stock-recruitment'-relatie.

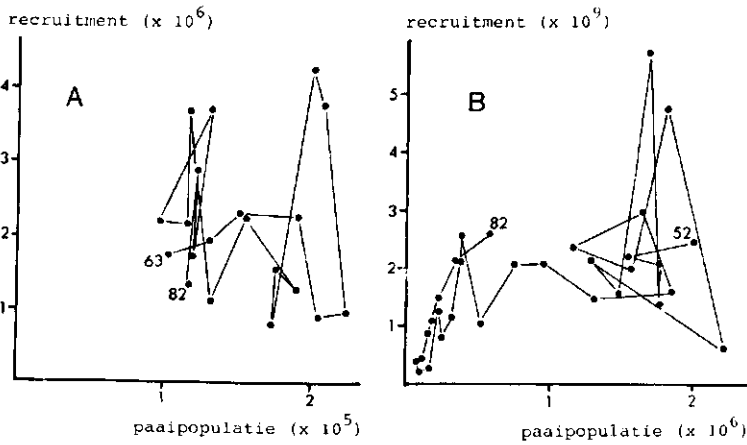
In een natuurlijke, onbeviste evenwichtssituatie mogen we verwachten, dat het recruitment zodanig is afgestemd op de paaipopulatie, dat elk ouderpaar zich in de loop van hun leven gemiddeld juist vervangt: van de talloze geproduceerde eieren en larven zullen uiteindelijk slechts twee individuen tot voortplanting komen. Het is ook duidelijk dat, wanneer er geen ouders zijn, er ook geen jongen kunnen komen. Hoewel deze twee punten van de stock-recruitment relatie gedefinieerd zijn (figuur 4), valt op voorhand niet vast te stellen, hoe tussen deze twee uitersten het verband tussen recruitment en paaistand zal zijn. Op theoretische gronden valt wel te verwachten, dat alleen wanneer een kleinere paaistand tot een relatief hoger recruitment leidt de populatie stabiel kan zijn. Dit komt overeen met de geschetste krommes. Stappen we af van deze theoretische aspecten, dan blijkt in de praktijk de jaarlijkse getalsmatige aanwas vooral sterk te fluctueren. In de regel zijn deze variaties echter over een breed scala van bestands-grootten onafhankelijk van de eiproduktie (figuur 5). De conclusie is, dat kennelijk dichtheidsafhankelijke processen een grote rol spelen bij de overleving van de eerste



Figuur 4. Theoretisch verband tussen de omvang van de paaipopulatie (B) en het 'recruitment' (R). Elk mogelijk verband moet door de oorsprong gaan. De mate van kromming is een functie van de dichtheidsafhankelijke terugkoppeling tussen 'stock' en 'recruitment'. De onderbroken lijn stelt de verzameling van punten voor waarbij de ouderpopulatie juist genoeg nakomelingen produceert om zichzelf te vervangen. Het punt (B,R) geeft de gemiddelde evenwichtstoestand van een onbeviste visstand weer. Om een stabiele populatie te krijgen moet elk verband de stip-pellijn op de geschetste wijze kruisen.

levensstadia. Niettemin moet er toch ergens een niveau voor de grootte van de paaipopulatie bestaan waar beneden het recruitment wel in de knel komt. Dit is bij voorbeeld bij de haring aangetoond (figuur 5B), waarbij in de periode 1971-1978 een aaneensluitende reeks van zwakke jaarklassen werd waargenomen bij een zeer lage paaistand. Hierbij zij overigens vermeld dat de reductie pas optrad toen de paaipopulatie tot minder dan 10 % van de oorspronkelijke waarde was afgenomen. Een dergelijke toestand wordt aangeduid als 'recruitment-overbevising' en heeft implicaties van een geheel andere grootte-orde voor het beheer dan de eerder genoemde groei-overbevising.

Doordat afnemend recruitment leidt tot verdere afname van de stand, dreigt de populatie in een neergaande spiraal terecht te komen en bij voortgaande exploitatie kan de stand met uitsterven bedreigd worden. Elk teken van afnemend recruitment zal daarom moeten leiden tot ingrijpende maatregelen om zowel visstand als visserij te redden. Bij de Noordzeeharing is op grond van het biologisch advies de visserij gesloten in 1977 en pas heropend in 1983 (althans in de centrale en noordelijke Noordzee), nadat er weer tekenen van een 'normaal' recruitment waren waargenomen.



Figuur 5. Waarnemingen van 'stock' (B) en 'recruitment' (R) bij kabeljauw (A) en haring (B). De waarnemingspunten zijn door lijnen verbonden, omdat ze een tijdserie voorstellen.

Informatiebronnen

De belangrijkste bron van informatie voor dit soort populatiedynamische analyses is, zoals ook reeds hiervoor werd opgemerkt, de commerciële vangst. Deze levert zowel een maat voor wat aan de populatie onttrokken is, maar ook een steekproef van wat er op elk moment in zee aanwezig is. Routinematig wordt er een omvangrijk biologisch bemonsteringsprogramma uitgevoerd, waarbij informatie over leeftijdsamenstelling, vangplaats en het aantal visuren (als maat voor de visserijinspanning) worden verzameld. De leeftijdsbepaling is mogelijk doordat elke vis zijn 'geboortebewijs' bij zich draagt in de vorm van gehoorsteentjes, schubben en andere harde structuren. De jaarlijkse wisseling der seizoenen komt hierin als groeiringen tot uitdrukking, zodat de leeftijd van de vis bepaald kan worden. Op deze wijze wordt een soort burgerlijke stand bijgehouden van wat er jaarlijks aan individuen per jaarklas afgaat en wat er aan nieuwe individuen bijkomt. De leeftijdsverdeling levert de basis voor de bepaling van aanwas en sterfte, terwijl uit de gemiddelde lengte van de vis per leeftijdsgroep de groei kan worden afgeleid.

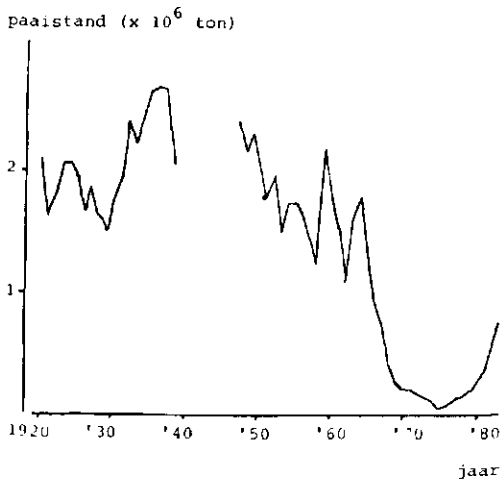
De commerciële vangst verschaft per definitie alleen informatie over het geëxploiteerde deel van de populatie en bovendien is de steekproef uit de populatie niet lukraak getrokken. Voor het oplossen van specifieke vragen, bij voorbeeld voor het verkrijgen van kwantitatieve informatie over dat deel van de populatie, dat nog door de mazen van de commerciële netten ontsnapt, is men aangewezen op bestandsopnames met fijnmazige netten door onderzoeksschepen (figuur 6). De beschikking over een efficiënt werkplatform op zee is een tweede voorwaarde voor visserijonderzoek.

Interacties tussen soorten

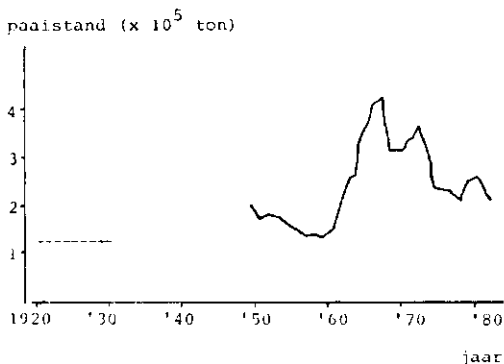
In de beide besproken modellen wordt aangenomen dat groei, natuurlijke sterfte en het recruitment-mechanisme onveranderlijke populatiegrootheden zijn. Dit betekent dat onderlinge interacties tussen vissoorten als totaal ondergeschikt beschouwd worden aan de effecten van exploitatie. Bij een matige exploitatiedruk op het mariene ecosysteem blijven aard en niveau van interacties waarschijnlijk inderdaad relatief onveranderd, zodat deze vereenvoudigende aanname zonder bezwaar gemaakt mag worden. Inderdaad is deze 'single-species'-benadering vaak zeer bruikbaar gebleken bij de interpretatie van waargenomen veranderingen in visserij en visstand. Binnen een zeer intensief geëxploiteerd systeem zoals de Noordzee waarin vrijwel alle (numeriek) belangrijke soorten aan groei-overbevinging blootgesteld zijn, zouden echter de onderlinge verhoudingen wel eens dusdanig verstoord kunnen zijn, dat deze simplificatie van een van nature uiterst complex systeem onverantwoord blijkt.

In de jaren zestig zijn de haringstand en de makreelstand in de Noordzee gedece-meerd (figuur 7) door de ontwikkeling van een uiterst effectief vistuig voor scholende, pelagische (vrij van de bodem levende) vissoorten. Deze purse seine of ringzegen is een kolossaal zakvormig net, dat dichtgetrokken wordt rond een visschool en vrijwel geen ruimte voor ontsnapping laat.

Ongeveer gelijktijdig met de afname van haring en makreel namen de vangsten van bodemvissoorten (met name kabeljauw en schelvis) toe (figuur 8), ondanks het feit dat op basis van het Y/R-model deze soorten reeds in een situatie van groei-



Figuur 7. Geschat verloop van de grootte van de paaistand van Noordzee-haring sinds 1920, uitgedrukt in 10⁶ ton. Informatie over de oorlogsjaren ontbreekt.



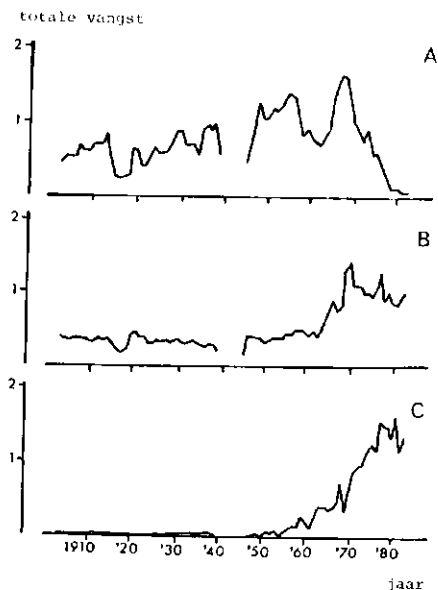
Figuur 8. Geschat verloop in de grootte van de paaiestand van Noordzee-kabeljauw sinds 1920, uitgedrukt in 10^5 ton. Voor de beginperiode kan slechts een gemiddeld niveau aangegeven worden.

overbevising verkeerden. De toename kan alleen worden toegeschreven aan een verhoogd reproductiesucces. Bovendien zijn in dezelfde periode ook de vangsten van zandspiering, kever (ook wel Noorse kabeljauw genoemd) en sprot toegenomen. Dit zijn kortlevende en kleinblijvende soorten die in het algemeen niet gebruikt worden voor directe menselijke consumptie, maar vooral voor verwerking tot vismeel. Wat deze laatste groep betreft is het onduidelijk in hoeverre de toename in de vangst veroorzaakt is door de zich uitbreidende industrievisserij of dat er ook sprake is van toegenomen talrijkheid.

Figuur 9 geeft het verloop in de absolute aanvoer van deze drie hoofdgroepen. Na een tamelijk stabiele situatie gedurende de eerste helft van deze eeuw, met uitzondering van de twee wereldoorlogen waarin de visserij sterk gekortwiekt was, wijzen de veranderingen in relatieve vangstsamenstelling sinds de tweede wereldoorlog inderdaad op drastische verschuivingen binnen het systeem in een betrekkelijk korte tijdspanne. Overigens geven de vangstcijfers geen kwantitatief betrouwbaar beeld van de veranderingen in de visstand, maar alleen een indicatie van de veranderingen. Immers, de uitbreiding in de afzet van vis bestemd voor vismeelproductie in de betrokken periode zal bij voorbeeld ongetwijfeld effect gehad hebben op het aanvoerpatroon.

Deze ontwikkeling is aanleiding geweest om het constant zijn van natuurlijke sterfte en aantalsregulatie ter discussie te stellen en heeft geleid tot de 'multi-species'-benadering. In beginsel wordt hierbij uitgegaan van dezelfde modellen als in de 'single-species'-benadering, maar met aanpassingen voor interacties tussen verschillende vissoorten. Dit maakt echter wel dat de dimensie van de modellen drastisch is toegenomen, waarmee de interpretatie van de resultaten veel gecompliceerder geworden is.

Hoewel de veranderingen in de Noordzee fauna relatief goed gedocumenteerd zijn



Figuur 9. Ontwikkeling van de totale vangst (internationaal) van drie hoofdgroepen uit de Noordzee:

- A. pelagische soorten (o.a. haring, makreel);
- B. demersale vissoorten (o.a. kabeljauwachtigen, platvis);
- C. 'industriële' soorten (o.a. zandspiering, sprout).

en de visserij hierin een niet te onderschatten factor is, is het nog lang niet duidelijk in hoeverre directe causale verbanden tussen de soorten onderling een rol spelen. Er zijn nog slechts aarzelende schreden gezet op deze nieuwe weg van 'interspecifieke relaties'.

Visserijbeheer

Visserijbeheer is een beleidsaangelegenheid en het blijft een politieke keuze, gebaseerd op uiteenlopende economische motieven, of en met welk oogmerk de visserij gereguleerd wordt. Hoewel het inzicht in de populatiedynamiek nog verre van volledig is, wordt in de praktijk door de beheersvoerende instanties voorlopig gemakshalve uitgegaan van biologische doelstellingen die betrekking hebben op een maximale opbrengst in gewicht op langere termijn. Het lukt nog niet erg om ook sociaal-economische doelstellingen (zoals werkgelegenheid, rentabiliteit van de vloot of maximalisering van de geldelijke opbrengst) in het beleid op te nemen, omdat hierover op

nationaal en internationaal niveau veel moeilijker overeenstemming te bereiken is. Men kan zich echter niet veroorloven te wachten totdat het laatste woord over de te hanteren doelstellingen gezegd is, omdat anders sommige vispopulaties en de visserij daarop intussen wel eens onherstelbare schade zouden kunnen oplopen. Van de biologen wordt wel begrip verlangd voor beheersproblemen, omdat het advies dient aan te sluiten bij juridische en economische beperkingen ten aanzien van de controle op de naleving van mogelijke beleidsmaatregelen. Vanuit het oogpunt van bedrijfscontinuïteit dient bij voorbeeld de weg van de geleidelijkheid bewandeld te worden. Visserijbeheer is doorgaans een slepend en moeizaam proces.

Beheersmaatregelen

Visserijbeheer komt in feite neer op het reguleren van de visserijsterfte, maar dit kan op diverse wijzen geschieden. Een van de oudste en belangrijkste middelen is het voorschrijven van een minimummaaswijdte voor de te gebruiken netten. Door een verhoging van de ontsnappingskans van jonge vis krijgt deze de gelegenheid langer door te groeien, zodat een aanvankelijk opbrengstverlies op langere termijn in winst verkeert. Vaak is hieraan ook een minimummaat voor de aanvoer gekoppeld, maar eigenlijk heeft deze in biologische zin weinig nut, omdat een eenmaal gevangen en teruggegooide vis slechts zeer geringe overlevingskansen heeft. Andere maatregelen omvatten voor de visserij gesloten gebieden, opdat bepaalde plaatsen, waar veel kleine vis voorkomt, vermeden worden, of gesloten seizoenen om de stand in perioden van verhoogde kwetsbaarheid (bij voorbeeld de paaitijd) te beschermen. Hoewel de genoemde maatregelen tot op zekere hoogte effect hebben, kunnen zij niet verhinderen dat de visserijsterfte gedurende de niet beschermde fase toeneemt. Daarom is er behoefte aan maatregelen die een bovengrens aan het exploitatieniveau stellen. In dit verband kunnen er een tweetal genoemd worden: 'vangst-quota' en 'effort-regulatie'. Soortspecifieke quota, gebaseerd op schattingen van de hoeveelheid vis die er in zee zit, gekoppeld aan een acceptabel niveau van visserijsterfte, kunnen gezien worden als een indirecte wijze van regulatie van de visserijinspanning. Uitgaande van een surplus aan vlootcapaciteit zal vroeg of laat het quotum bereikt zijn, waarna de schepen voor de kant moeten blijven of een andere visserij beoefenen. Vanwege jaarlijkse schommelingen in broedsucces, zullen vangstquota ook jaarlijks bijgesteld moeten worden. Als alternatief geldt de directe regulatie van de visserijinspanning ('effort') door het uitgeven van visserijlicenties tot een niveau, dat overeenkomt met de gewenste visserijsterfte.

Elke beheersmaatregel heeft zijn beperkingen en afhankelijk van vissoort en aard van de visserij zijn specifieke aanpassingen nodig in de regelgeving. Een minimummaaswijdte heeft bij voorbeeld weinig effect bij visserijen die het moeten hebben van bulkvangsten van sterk scholende vissoorten, omdat deze tot verstopping van de mazen leiden. Ook verlangt de ene soort een veel grotere maaswijdte dan de andere, maar

wanneer beide soorten gezamenlijk gevangen worden in een gemengde visserij, zal de wettelijk toegestane maaswijdte berusten op een compromis. Soortspecifieke quota vormen geschikte maatregelen voor visserijen, die selectief een bepaalde vissoort exploiteren. Ze zijn echter eigenlijk ongeschikt voor een gemengde visserij, omdat, wanneer het quotum voor de ene soort bereikt is, de visserij nog niet gestaakt hoeft te worden. Hooguit lijkt hiermee bereikt te worden dat marktwaardige vis van die soort dood overboord gaat. Aangezien niet de aanvoerbeperving het doel van de maatregel is, maar het stellen van een plafond aan de visserijsterfte, schiet de quotaregeling in dit geval zijn doel volledig voorbij. Het licentiesysteem, op zichzelf aantrekkelijk vanwege de relatief eenvoudige controle, heeft evenzo beperkingen, omdat het weinig soortspecifiek kan zijn. Ook met een licentie kan een schipper zich min of meer op een enkele soort richten. Daardoor kan uitgaande van een evenwichtige visserij op een bepaald soortenassortiment toch een individuele soort overbevestigd raken. Bovendien is het geen eenvoudige zaak om licenties voor een zeer heterogene internationale vissersvloot op elkaar af te stemmen.

Dialog

Vanwege de problemen, die individuele maatregelen met zich meebrengen, is om tot een optimaal beheer te komen een voortdurende dialoog tussen onderzoekers en vertegenwoordigers van beheervoerende instanties essentieel. De beheerder dient in te zien, waarom een bepaalde maatregel voor de ene soort noodzakelijk en voor de andere ongewenst is. Omgekeerd moet de onderzoeker van de beleidsvoerende instanties horen, waarom welke maatregelen in de praktijk wel of niet uitvoerbaar zijn, om het advies optimaal af te stemmen op het te voeren beleid. Er zijn momenteel nogal wat tekortkomingen die voor een belangrijk deel terug te voeren zijn op een gebrek aan dialoog tussen beheer, onderzoek en ook het visserijbedrijf zelf. Zo is in het verleden op EEG-niveau gekozen voor een quotabeleid voor alle belangrijke Europese vissoorten in de Oostatlantische wateren, ongeacht of deze quota in alle gevallen als zinvol beschouwd kunnen worden. Een belangrijk aspect is bovendien, dat maatregelen alleen effect hebben, wanneer zij gecontroleerd kunnen worden en daadwerkelijk nageleefd worden. In de praktijk is dit in veel landen niet het geval gebleken vanwege wettelijke beperkingen, onwil of anderszins. Wel heeft het geleid tot verregaande terughoudendheid binnen het hele visserijbedrijf in het verschaffen van betrouwbare gegevens en tot voortdurende pogingen om met de vangstopgaven zodanig te manipuleren, dat het quotum officieel nooit volraakt. Het effect hiervan is een steeds meer van de werkelijkheid afwijkende vangststatistiek en, omdat deze één van de pijlers van het visserijonderzoek is, wordt hiermee de betrouwbaarheid van het biologisch advies ondermijnd. Wanneer deze ontwikkeling doorzet, kan van optimalisatie van de visserij geen sprake zijn en neemt de kans op onherstelbare schade aan de visstapels toe. Ondanks alle commotie

over de geïntensiveerde controle op de naleving van quoteringsmaatregelen, worden er nog steeds sterkere en efficiëntere schepen in de vaart genomen.

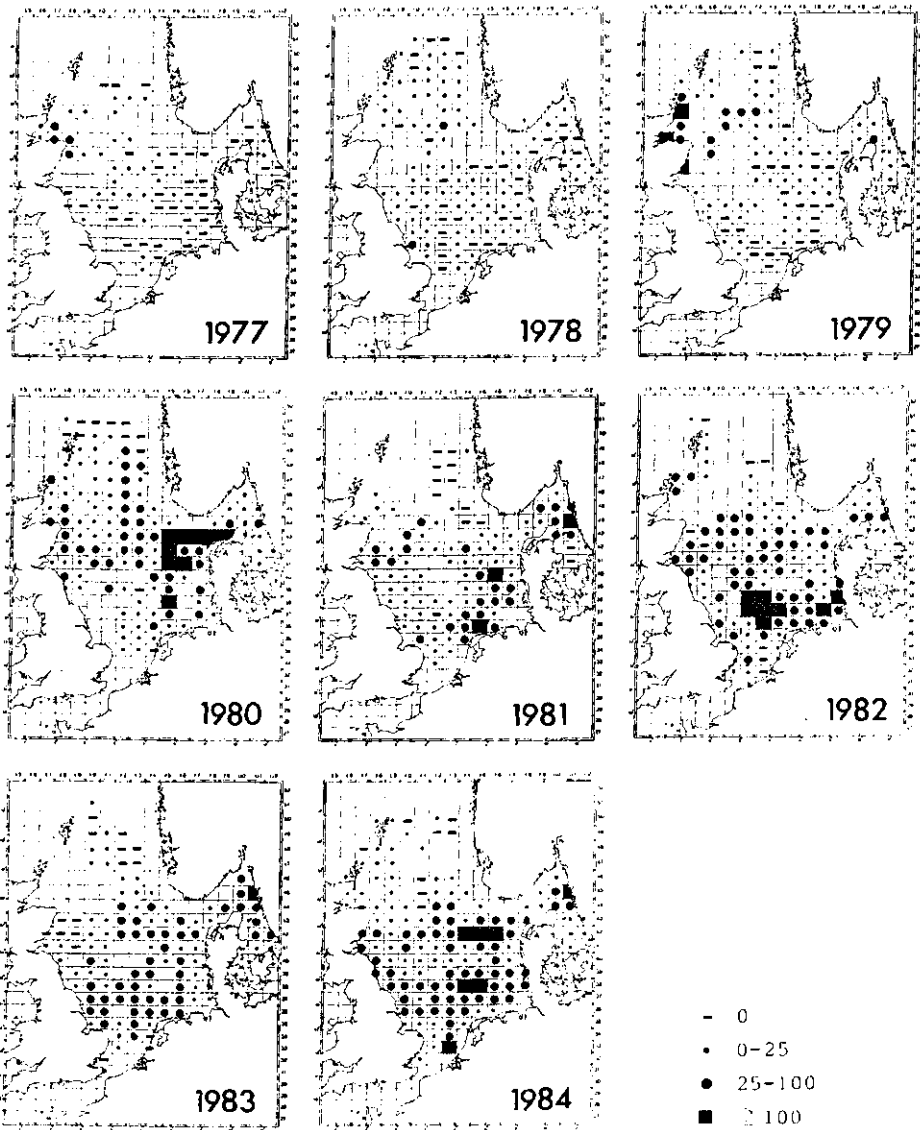
Toekomstvisie

Betrouwbaarheid advies

Er wordt van visserijbiologen verwacht dat zij uitspraken doen over de vangstmogelijkheden in de toekomst en daarbij bewegen zij zich op het hachelijke terrein van de voorspelling. Een van hun grootste zorgen daarbij heeft betrekking op de betrouwbaarheid van het uitgebrachte advies. Aan de bemonstering kleven tal van onnauwkeurigheden, veel ecologische vragen staan nog open en er wordt gebruik gemaakt van ingewikkelde modellen die een schijn van nauwkeurigheid wekken, maar in feite slechts een verre van perfecte benadering blijven van de werkelijkheid. Op veel fronten zijn de adviesquota dan ook aanvechtbaar en de situatie is in recente jaren eerder verslechterd dan verbeterd doordat de aanvoercijfers belangrijk aan betrouwbaarheid hebben ingeboet. Er wordt daarom naarstig gespeurd naar methoden om door visserij-onafhankelijke gegevens zicht te krijgen op de juistheid van de bestandsschattingen. Er is een duidelijke opleving te bespeuren in het gebruik van onderzoeksschepen voor bestandsopnamen, waarbij in internationaal verband grote zeegebieden worden uitgekamd op het voorkomen van vis. Dit alles neemt niet weg, dat, wanneer de visserijstatistiek niet verbetert, de beleidsmaatregelen niet meer op hun effectiviteit beoordeeld kunnen worden. Elk visserijbeleid wordt in dat geval een wassen neus, de inbreng van het visserijonderzoek wordt uitgehold, en het effect op de visstand laat zich gemakkelijk raden: de visserij is vrij en we zijn weer terug bij af.

Predator-prooi relaties

Quotaregelingen zijn afgeleid van prognoses op korte termijn: wat kan er volgend jaar gevangen worden. Het is echter zeker zo belangrijk om ook over voorspellingen op langere termijn te beschikken in verband met vloot- en marktplanning. Daarbij krijgen we te maken met een heel specifieke problematiek, namelijk hoe het broedsucces afhangt van wisselingen in de biotische en abiotische omstandigheden. Alleen op basis van inzicht in de causale achtergrond van verschillen in jaarklassterkte mogen we verwachten bruikbare voorspellingen op iets langere termijn te kunnen doen. Vanuit het oogpunt van beleid zijn met name interacties tussen geëxploiteerde soorten onderling, bij voorbeeld door predatie of competitie, interessant, omdat deze in principe de mogelijkheid scheppen door een actief beleid de populaties zodanig te beïnvloeden, dat het vangstassortiment aan de wensen beantwoordt. Daarom staat de multi-species-benadering in het centrum van de belangstelling. Deze beoogt een schatting te maken van de predatiesterfte, die door de geëxploiteerde soorten op elkaar wordt uitgeoefend.

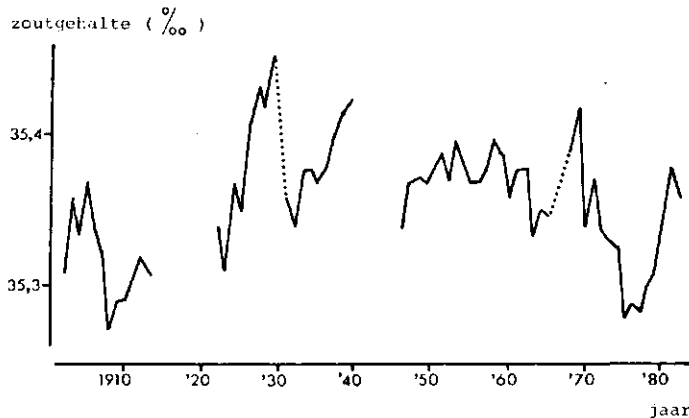


Figuur 10. Ruimtelijke verdeling van haringlarven over de Noordzee in de periode 1977 – 1984. Tot 1980 zijn de dichtheden zeer laag en wijkt ook het verspreidingsgebied sterk af van latere jaren.

Een verrassend resultaat van een recent intensief maagbemonsteringsprogramma is geweest, dat deze predatiesterfte veel hoger blijkt te zijn dan vroeger werd aangenomen. Grote vissen eten inderdaad veel kleine en de door de vissen zelf geconsumeerde hoeveelheid, voor zover betrekking hebbend op geëxploiteerde soorten, ligt in dezelfde orde van grootte als de totale internationale vangst. Deze uitkomsten hebben verstrekende consequenties voor het biologisch advies ten aanzien van een optimaal beheersbeleid.

Aantalsregulatie en oceanografie

Klimatologische omstandigheden hebben ongetwijfeld eveneens direct of indirect invloed op de overlevingskansen van eieren en larven. In de jaren zeventig bleef het recruitment van Noordzeeharing, mede door de extreem lage paaistand, buitengewoon laag. Uit larvenopnamen bleek echter dat in deze periode de verspreiding van de jongste levensstadia een abnormaal patroon vertoonde (figuur 10). De larven, die normaal gesproken in februari in de zuidoostelijke Noordzee geconcentreerd zijn, werden in deze jaren alleen noordelijk aangetroffen. Waarschijnlijk is er behalve de grootte van de paaistand een andere factor medeverantwoordelijk voor het mislukken van deze jaarklassen en het lijkt niet uitgesloten, dat deze samenhangt met een veranderd stromingspatroon in de Noordzee, dat geïnduceerd werd door een grootschalige oceanische storing in deze periode. Deze uit zich in zeer subtiele verschillen in zoutgehalte in de wateren tussen de Shetlands en de Farøer (figuur 11).



Figuur 11. Veranderingen op lange termijn in het zoutgehalte (S) van het Noordatlantisch oppervlaktewater tussen de Shetland- en Farøer-eilanden. De anomalie in de hydrografische omstandigheden in het midden van de zeventiger jaren komt er duidelijk in tot uitdrukking.

Hoe dit zou kunnen inwerken op de hydrografische situatie in de Noordzee is nog een open vraag. In het algemeen is de aantalsregulatie van jonge vis nog een grotendeels onopgehelderde kwestie en er bestaat grote behoefte aan meer fundamenteel onderzoek op dit punt. Integratie van het op de toepassing gerichte visserijonderzoek met andere mariene onderzoekdisciplines, met name de fysische en biologische oceanografie, lijkt de aangewezen weg om het inzicht in het transport en de overleving van eieren en larven te verdiepen.

Literatuur

Zijlstra, J.J. & N. Daan, 1985. Visserijbiologie. In: K. Bakker, T.E. Cappenberg & N. Croin Michielsen (eds.): Inleiding tot de oecologie. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht-Antwerpen, p. 422 – 464.

Houden van vis

E.A. Huisman, R. Dijkema en C.J.J. Richter

Inleiding

De voorgaande hoofdstukken hebben duidelijk geïllustreerd, dat biomassa toename van de vispopulatie of eigenlijk groei van de individuele vis als de resultante kan worden beschouwd van de vis en de biotische en abiotische factoren van het milieu. Het is dan ook niet verwonderlijk dat juist de vishouderij – produktiegericht als zij is – inspeelt op de doelgerichte beïnvloeding van vis en milieu tot optimalisatie dan wel maximalisatie van de produktie (het produkt) te komen. De veelvormigheid van de diverse visteeltsystemen – huisvestingssystemen en bedrijfstvormen – waarbinnen getracht wordt deze doelstelling te realiseren, noopt tot de ondertitel ‘van visstandbeheer naar visproduktie-proces-beheersing’. Met deze titel wordt gepoogd het ‘continuüm’ aan te geven dat ligt tussen de visserij en visteelt.

De samenstellers van dit hoofdstuk hebben er bewust van afgezien om visteelt op encyclopedische wijze te beschrijven. Voor antwoorden op de vragen omtrent het ‘hoe, wat, waar en in welke omvang?’ van de visteelt wordt naar de literatuur bij dit hoofdstuk verwezen. Veel meer hebben de samenstellers gepoogd om de gang door het hierboven omschreven ‘continuüm’ als een rode draad door dit hoofdstuk te laten lopen.

Huisvestingssystemen en bedrijfstvormen in de visteelt

Huisvestingssystemen

Het is nuttig de tot op heden in zwang zijnde huisvestingssystemen en bedrijfstvormen van vis te bespreken, juist omdat zulk een overzicht zal bijdragen tot het herkennen van die rode draad.

De huisvestingssystemen hebben alle gemeen dat zij voldoen aan het uitgangspunt ‘vis in water’. Met andere woorden zij bestaan uit een begrensde ruimte waarin vis en milieu (water) worden samengebracht. Hierbij zal meestal van een doelbewust kwantitatief waterbeheer sprake zijn. Op basis van dit waterbeheer kunnen huisvestingssystemen als volgt worden ingedeeld:

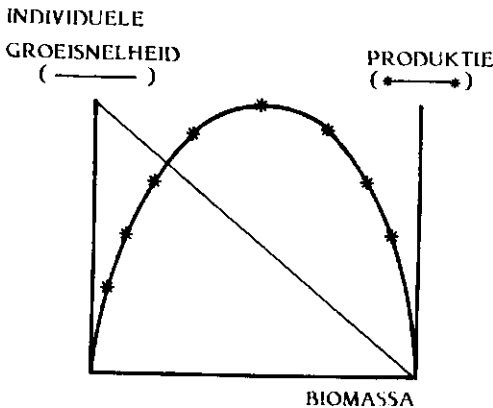
- systemen met stilstaand water, zogenaamde stagnerende systemen (vijvers, rijstvel-

den, etc.)

– systemen met wateruitwisseling: via vervanging (zogenaamde doorstroomsystemen) en via vernieuwing (zogenaamde recirculatiesystemen).

Een stagnerend systeem verschilt in wezen niet van een natuurlijk aquatisch ecosysteem waarin primaire producenten (de planten) de zonne-energie en de aanwezige voedingsstoffen (nutriënten) vastleggen als een eerste gebeuren in de kringloop van productie-consumptie decompositie (afbraak), zoals die zich op de diverse trofische niveaus manifesteert. Visproductie in dergelijke systemen zal zich in eerste instantie richten op een zo goed mogelijke kwantitatieve waterbeheersing en regulatie van de visstand via doelgerichte bezetting naar aantal, soort, ouderdom, grootte, sexe e.d. Visteelt in dergelijke systemen stelt zich ten doel een dusdanig beheer uit te oefenen, dat een maximaal aandeel van de in het systeem aanwezige energie- en materiaalstroom in de richting van de te produceren vis wordt gestuurd. In principe zou visteelt in stagnerende vijvers kunnen worden beschouwd als een ecologisch beheer van een algencultuur. Gegeven de gelimiteerde omvang van energie-influx en nutriënten beschikbaarheid in zulk een systeem zal in principe de visproductie – in de vorm van aanwas – afhangen van de individuele groeisnelheid en de aanwezige biomassa van de te kweken vis. Deze relaties worden in figuur 1 weergegeven (Brocksen en medewerkers, 1970).

Productie-stimulerende maatregelen in zo'n stagnerend systeem berusten op verhoging van het nutriënten-aanbod door bemesting en/of bijvoeding onder aanpassing

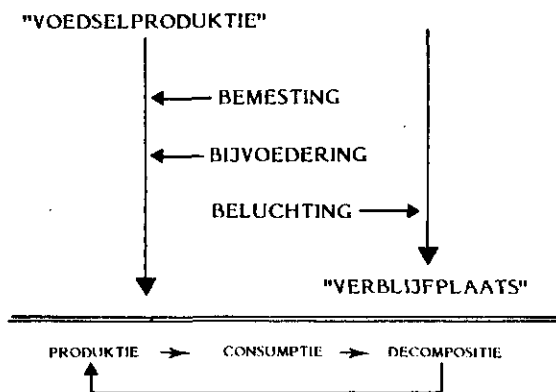


Figuur 1. Onderlinge relaties van individuele groeisnelheid, biomassa en produktie in een voedselgelimiteerde viscultuur. Bij lage biomassa is de relatieve voedselbeschikbaarheid groot en derhalve de individuele groeisnelheid hoog, maar de produktie gering. Bij zeer hoge biomassa is de voedselbeschikbaarheid zo beperkt, dat de individuele groeisnelheid tot stilstand komt. Bron: Brocksen et al. (1970).

van de visbezetting. Een en ander wordt in figuur 2 weergegeven.

Door maatregelen als bemesting en bijvoeding vindt een verschuiving tussen de functies van de vijver plaats. Door de toevoer van nutriënten van buiten het systeem neemt de functie van voedselproducent in belangrijkheid af, terwijl daardoor de functie van 'verblijfplaats' meer op de voorgrond treedt. Van de hedendaagse terminologie gebruik makend kan worden gesteld, dat zulke produktie-stimulerende maatregelen de 'welvaart' in de vijver verhogen, hetgeen echter uiteindelijk gepaard gaat met een afnemend 'welzijn'. Milieu-verontreiniging treedt op in de vorm van een toename van de stofwisselingsprodukten en een afname van de zuurstof in het water. Dit heeft een verstoorde balans tussen zuurstofproduktie en zuurstofconsumptie tot gevolg en dit is een eerste indicatie van een afnemend welzijn. Het zal bij voortgaande biomassa-verhoging tot groeivertraging en ten slotte tot groeistilstand van de visstand leiden.

Echter ook het welzijn kent stimuleringsmaatregelen waarvan sommige het karakter van symptoombestrijding dragen en andere structureler van aard zijn. Zo zal beluchting van een vijver een zuurstoftekort (tijdelijk) kunnen opheffen en tot een betere decompositie kunnen bijdragen. Een meer structurele aanpak is echter de toepassing van systemen met wateruitwisseling. Afhankelijk van de mate waarin wateruitwisseling



Figuur 2. Functies van een stagnerende viscultuur. Produktie-stimulerende maatregelen berusten op een verhoging van het voedselaanbod door bemesting en voeding onder aanpassing van de visbezetting. Door toevoer van voedsel van buiten het systeem neemt de functie van 'voedselproduktie' af, terwijl de functie van 'verblijfplaats' meer op de voorgrond treedt. De decompositie houdt geen gelijke tred met de verhoogde produktie- en consumptieniveaus. Een bij deze ontwikkeling behorende verstoorde balans tussen zuurstofproduktie en -consumptie maakt beluchting van de cultuur in toenemende mate noodzakelijk ter versterking van de decompositiefunctie van het systeem.

plaatsvindt, zal de functie van voedselproducent van zo'n systeem tot nul worden gereduceerd, terwijl gelijktijdig het belang van de 'verblijfplaats-functie' van het productiesysteem toeneemt.

In systemen met watervervanging van elders wordt als het ware 'leentje-buur' gespeeld bij 'Moeder Natuur' (doorstroomsystemen). In systemen met watervernieuwing wordt met procestechnieken uit de waterzuivering het water weer voor hergebruik geschikt gemaakt (recirculatiesystemen). Met andere woorden: het ecologische beheer van stagnerende systemen, wordt in doorstroom- en recirculatiesystemen vervangen door een technologische beheersing. In zijn uiterste vorm zal dit leiden tot een situatie waarin water een produktiemiddel wordt waarin wordt geïnvesteerd bij voorbeeld in verwarming, zuivering, desinfectie en beluchting. Het water dient als 'transportmiddel' om de benodigde zuurstof voor het productieproces aan te voeren en de bij dat productieproces ontstane afvalproductie af te voeren. In tegenstelling tot de oppervlakte-afhankelijke (zonne-energie-influx) productie in stagnerende systemen, wordt de productie in systemen met wateruitwisseling bepaald door de voeder- en zuurstofaanvoer naar het systeem. Op deze wijze kunnen in omvang kleine productie-eenheden met zeer hoge visdichtheden – tot enkele honderden kilogrammen per m³ produktievolume – worden geëxploiteerd (Tiews, 1981).

De huisvestingssystemen met water-uitwisseling via watervervanging worden onderstaand kort samengevat:

- 'enclosures'; toegepast in baaien en zee-armen; een overgangsvorm en gelijkend op vijvers waarbij de vijverdammen zijn vervangen door netwerk, zodat stroming van water door getijden en wind voor milieu-'vervanging' zorgen;
- doorstroomvijvers; vijvers waarin een continue of discontinue wateruitwisseling plaatsvindt; discontinue wateruitwisseling vindt meestal plaats in tropische getijdenvijvers ter handhaving van een gunstig zoutgehalte (hoge verdamping);
- karen; drijvende – met vis bezette – constructies waarin wateruitwisseling plaatsvindt via een doelgerichte door de mens opgewekte stroming of via water-windbeweging;
- bassins; in allerlei vormen ontwikkeld waarin een (dis)continue wateruitwisseling plaatsvindt.

Het meest voorkomende huisvestingssysteem met wateruitwisseling via watervernieuwing is het bassin, hoewel ook de vijver in principe kan worden toegepast. Deze systemen vereisen veel technologische uitwerking voor:

- waterkwaliteitsbeheersing (sedimentatie, zuivering, beluchting, desinfectie, pH-controle etc.;
- klimaatbeheersing (verwarming/koeling, licht, daglengte etc.).

Aan het begin van deze paragraaf werd een ecosysteem gekarakteriseerd als een natuurlijk systeem waarin zich op de diverse trofische niveaus de kringloop afspeelt van

Met name in Z.O.-Azië worden miljoenen hectaren op deze wijze geëxploiteerd, hetgeen in sommige gevallen leidt tot destructie van de mangrovegordel, zodat 'het kind met het badwater wordt weggegooid'.

Een tweede voorbeeld waarbij op meer gecontroleerde wijze gebruik wordt gemaakt van de natuurlijke voortplantingscyclus, betreft het vangen van paarijpe vissen door middel van visserij. De paarijpe dieren worden direct na vangst afgestroken waarna 'kunstmatige bevruchting' plaatsvindt via vermenging van de afgestroken geslachtsprodukten, gevolgd door kunstmatige incubatie van de eieren. Deze methode wordt in de snoekteelt toegepast (Huisman, 1976). Soms worden de gevangen paarijpe vissen op vijvers uitgezet waar 'natuurlijk' afzetten van eieren plaatsvindt (snoekbaars in Europa en Amerika, garnalen in Z.O.-Azië).

Als derde voorbeeld kan worden genoemd het vangen van visbroed in natuurlijke wateren, dat naar de kwekerij wordt overgebracht om verder voor de produktie opgekweekt te worden. Deze broedvoorziening, welke uiteraard aan sterke schommelingen onderhevig is, vindt op uitgebreide wijze overal ter wereld plaats, met name in 'subsistence' teeltbedrijven. Echter ook de teelt van de 'bandeng' (*Chanos chanos*) of 'milkfish' welke in Z.O.-Azië een half miljoen hectaren beslaat, is volledig van zulk een broedvoorziening afhankelijk (Smith, 1981), evenals trouwens de aalkweek in de geïndustrialiseerde landen.

Alle drie genoemde voorbeelden hebben gemeen dat zij gebruik maken van het voortplantings- en recruteringspotentieel van de natuurlijke populatie en kunnen als zodanig beschouwd worden als een verlengstuk van visserijbeheer. Op deze wijze kunnen visteelt en visserij tegenover elkaar komen te staan, daar beide gebruik maken van dezelfde natuurlijke bronnen en soms kan de vangst van paarijpe dieren voor visteelt bijdragen tot de over-exploitatie van de paaibestanden zoals van sommige garnalenpopulaties in Bangladesh.

Gelet op het bovenstaande wekt het geen verwondering, dat het uiteindelijke doel van visteelt is gericht op zelfvoorziening in die zin, dat de totale levenscyclus zich op de kwekerijen kan afspelen. Hierbij kunnen een drietal zaken als volgt worden onderscheiden:

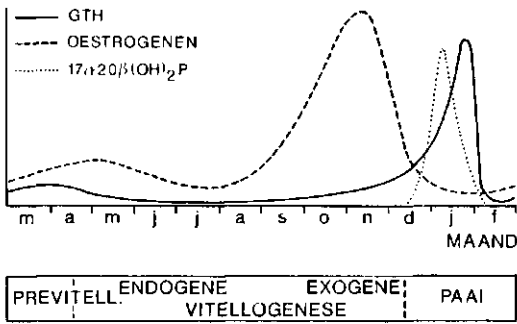
- beheersing van het voortplantingsproces;
- beheersing van het voortplantingstijdstip;
- beheersing van het voortplantingsprodukt.

Het natuurlijk voortplantingsproces wordt gereguleerd door een scala van uit- en inwendige factoren die inwerken op de gonadenontwikkeling, gonadenafrijping en het afpaaien. Het merendeel van deze processen treedt ook in gevangenschap op, met name waar dit kweekvijvers betreft die immers een nabootsing zijn van het natuurlijk ecosysteem. Voorwaarde is dan vaak wel, dat 'natuurbouw' wordt gepleegd om het paaibitoop van die vissoort na te bootsen. Als voorbeeld hiervan kan de bekende en in teelt

van karperachtigen wijdverbreide, zogenaamde 'Dubisch-paaivijver' worden genoemd: een kleine ondiepe vijver met een grasmat als bodem die kort voor de bezetting met paaidieren wordt aangestuwd ter imitatie van ondergelopen oeverland. Deze wijze van broedproductie heeft alleen succes in de periode waarin die soort zich ook in de natuur voortplant.

Terwijl bij karperachtigen de temperatuur in het voortplantingsproces een belangrijker rol speelt dan de daglengte, is dit bij de zalmachtigen andersom (De Vlaming, 1974). Via manipulatie van daglengte kan bij zalmachtigen regulatie van de ovariële cyclus plaatsvinden. Daglengte-beïnvloeding vindt bij de teelt van zalmachtigen in broedhuizen plaats en kan het tijdstip van voortplanting enkele maanden vervroegen of vertragen ten opzichte van het voortplantingstijdstip in de natuur. Dergelijke methoden hebben het voordeel dat de kweekprodukten op de markt gebracht kunnen worden op tijdstippen waarop een willige markt aanwezig is bij gebrek aan visserijprodukten. Manipulatie van het milieu kan dan ook als een eerste stap worden beschouwd in de richting van beheersing van het voortplantingsproces en kan tevens aanleiding zijn tot een zekere beheersing van het voortplantingstijdstip. Complete controle over het voortplantingstijdstip in de visteelt kan bij een aantal vissoorten worden verkregen door naast het milieu eveneens de vis te manipuleren. Veel vissen vertonen in gevangenschap een ontwikkeling van de geslachtscellen tot aan het stadium dat de kern in reductiedeling zou kunnen gaan. De vissoorten die voor de voortplanting van zoet naar zout of van zout naar zoet water migreren zullen dit stadium in gevangenschap veelal niet bereiken. Van spontane voortplanting in gevangenschap is dus vaak geen sprake. Bij de meeste onderzochte vissoorten blijkt de uiteindelijke reductiedeling en ovulatie/spermiatie in gang te worden gezet door een verhoogde afgifte van (gonadotroop hormoon GTH) door de hypofyse, als reactie op uitwendige 'trigger' mechanismen. Zulke 'triggers' kunnen bestaan uit de aanwezigheid van de andere sexe, de aanwezigheid van een terrestrische vegetatie die plotseling onder water loopt e.d. Het overbrengen van paarijpe karpers naar paaivijvers heeft ook tot doel zulk een 'trigger' mechanisme in werking te zetten. Door exogene toevoeging van gonadotropinen, in de vorm van injecties met 'Humaan Chorion Gonadotropine' (HCG) of vermalen karperhypofysen, kan deze verhoogde afgifte worden nagebootst en vinden de reductiedeling en de ovulatie/spermiatie plaats. De vissen kunnen daarna worden afgestreeken en voortgeplant. Het feit dat de vissen tot voortplanting kunnen worden gebracht met pimozide (een GTH-vrijmakend pharmacon) wijst erop dat vissen in gevangenschap wel (voldoende) GTH produceren, maar dat de hypofyse dit niet of onvoldoende afgeeft bij gebrek aan adequate 'triggers'. Het samenspel van het hypofyse hormoon (GTH) met de geslachtshormonen (oestrogenen en progesteron) is in figuur 3 verder uitgewerkt.

In dit verband is het interessant erop te wijzen dat – voor zover onderzocht – bij sommige vissen in gevangenschap onder een constant temperatuur- en/of lichtregime



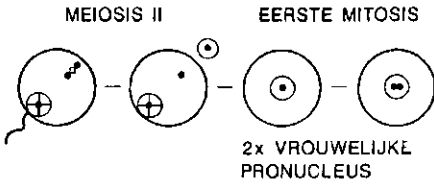
Figuur 3. Jaarcyclus van de concentratie van GTH, oestrogenen en 17α -hydroxy- 20β -dihydroprogesteron in het bloed van vrouwelijke regenboogforellen, uitgedrukt in $\mu\text{g/ml}$. Er blijkt een hoge GTH- en progesteronpiek op te treden tijdens de paaiperiode. Door het GTH- of het progesterongehalte in het bloed kunstmatig en abrupt te verhogen kunnen vrouwelijke meervallen in gevangenschap worden voortgeplant. Vitellogenese = dooiervorming.

een gonadencyclus zoals die in de natuur voorkomt, verdwijnt. In plaats daarvan treedt in het ovarium een continu aanmaak en afbraak van eieren op. Dit is bij voorbeeld het geval bij de Afrikaanse meervalsoort *Clarias gariepinus*, maar vermoedelijk ook bij de goudvis (*Carassius auratus*) en de karpers. Deze vissoorten kunnen dan ook gedurende het hele jaar op elk gewenst tijdstip tot voortplanting worden gebracht door bij voorbeeld een constante temperatuur en lichtperiodiciteit en door toediening van exogene gonadotropinen.

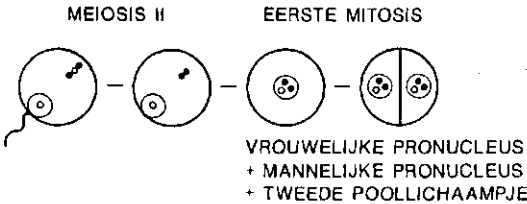
De methode van kunstmatige voortplanting opent perspectieven voor beheersing van het voortplantingsproduct. Door toediening van temperatuurschokken aan bevruchte eieren kunnen triploïde of gynogenetische vissen verkregen worden (Chourrout, 1984). Figuur 4 geeft een schematische voorstelling. Voor het verkrijgen van gynogenetische vissen wordt het genetisch materiaal van het sperma vooraf geïnactiveerd. Ze erven slechts het genetisch materiaal van de moeder. Triploïde vissen ontwikkelen nauwelijks een geslachtsapparaat (Richter et al., 1986) en worden al in verschillende Europese landen commercieel geproduceerd. Gynogenetische vissen worden gekweekt om ingeteelde lijnen te ontwikkelen ten behoeve van wetenschappelijk onderzoek.

Ten slotte moet nog worden benadrukt dat, gelet op het feit dat zo'n 300 vissoorten visteeltkundig van belang zijn en slechts bij enkele tientallen van voortplanting in gevangenschap sprake is en slechts een enkele soort het hele jaar door tot voortplanting kan worden gebracht, de voortplanting van de vis een uiterst belangrijke plaats in het visteeltkundig onderzoek inneemt.

PRODUKTIE VAN GYNOGENETISCHE VISSEN DOOR INACTIVERING VAN SPERMA + ONDERDRUKKING VAN DE EERSTE MITOTISCHE DELING VAN HET EI



PRODUKTIE VAN TRIPLOIDE VISSEN DOOR RETENTIE VAN HET TWEEDE POOLLICHAAMPJE



Figuur 4. Schematische voorstelling van de handelingen die tijdens de tweede fase van de reductiedeling (meiosis II) en de eerste deling van de (bevruchte) eicel (1st mitosis) nodig zijn om gynogenetische of triploïde visen te verkrijgen. Het genetisch materiaal van de spermatozoïde wordt (bij gynogenese) door behandeling met UV-licht uitgeschakeld. De retentie van het tweede poollichaampje (in geval van triploïdie) of de onderdrukking van de eerste deling van de bevruchte eicel (bij gynogenese) geschiedt door de eieren aan een temperatuurschok bloot te stellen. Bron: gewijzigd naar Chourrout (1984).

Voeding en groei

In een natuurlijk ecosysteem maakt de vis deel uit van de cyclus 'eten en gegeten worden'. Hoewel stagnerende systemen grote gelijkens met het natuurlijke ecosysteem vertonen, zal hier de nadruk meer op het 'eten' liggen dan op het 'gegeten worden'. Gelet op de nutritionele behoeften van de vis – voorzover bekend – kan worden gesteld dat de gemiddelde samenstelling van de natuurlijke voedselorganismen in de vijver (tabel 1) over het algemeen deze behoefte overtreft, uiteraard onder voorwaarde dat van een adequaat beheer kan worden gesproken. Het bovenstaande geldt met name voor het eiwit dat in de vorm van zoöplankton of insektenlarven, aanwezig is. Eventuele bijvoeding in stagnerende visteeltsystemen kan dan ook tot op zekere

Tabel 1. Samenstelling van enkele natuurlijke voedselorganismen in een viscultuur.

Organisme	Droge stof (%)	Samenstelling droge stof (%)					J per g droge stof
		eiwit	vet	n.f.e. ¹	ruwe celstof	as	
<i>Daphnia</i> sp.	7,0	50,0	10,1	0,2	6,5	25,3	1045
insektenlarven	18,2	67,8	14,6	8,1	12,1	5,3	1364

1. n.f.e. = nitrogen free extract.

hoogte beperkt blijven tot eiwitarme en energierijke voedermiddelen, zoals agrarische afvalfen, granen e.d.

In systemen met wateruitwisseling zal echter een voeder aangeboden moeten worden, dat de nutritionele behoeften van de betrokken vissoort volledig dekt. Onder het motto 'vis eet vis' werd vroeger – en in mindere mate ook nu nog – afvalvis en visafval gevoerd, een reden waarom forellenkwekerijen tot voor enkele decennia merendeels in de buurt van visserijhavens werden gevonden. De hiearaan verbonden problemen van transport, houdbaarheid, seizoensgebonden aanvoer e.d. hebben geleid tot een toenevende inspanning van de mengvoederindustrie om tot fabricage van visvoeder te komen. De hiervoor benodigde kennis kan worden gerubriceerd in:

- kennis omtrent de essentiële voedselbehoeften van de vis;
- kennis omtrent de voederwaarde van in aanmerking komende grondstoffen;
- kennis van het voedingsgedrag van de vis om het voeder in de juiste vorm en op adequate wijze op de goede plaats aan te kunnen bieden (Halver & Tiewis, 1979).

De gekweekte vissoorten kunnen naar hun voedselkeuze onderscheiden worden in bij voorbeeld carnivoren, herbivoren, omnivoren, detritivoren, fytofagen. De huidige kennis van de kwalitatieve en kwantitatieve nutritionele behoeften beperkt zich echter tot een klein aantal, voornamelijk carnivore, soorten van de gematigde klimaatzone (in tabel 2 verwerkt).

Daarnaast vormt de voeding van vislarven een centraal probleem in de visteelt. In veel gevallen is de voederindustrie nog niet in staat adequate larvevoeders te fabriceren, hetgeen de visteler noopt om micro-organismen (cellulaire algen, nanno-plankton) te kweken om z'n vis te voeden. Het doel van het visteeltkundig handelen is om de omzetting van het aanwezige voeder in visvlees zo efficiënt mogelijk te doen plaatsvinden. In deze context kan de vis worden voorgesteld als een verbrandingsmotor waarbij de inputfactoren brandstof en zuurstof worden omgezet in prestatie (groei, activiteit, voortplanting, etc.) en afvalprodukten.

Wanneer voeder ongelimiteerd aanwezig is, zal derhalve zuurstof bepalend zijn voor de groei. Waar de vis in stagnerende houderijsystemen geïntegreerd is in de ecologische

Tabel 2. Beschikbare kennis over de vitamine behoefte van groeiende vissen. De waarden zijn ontleend aan experimenten waarbij de vissen een optimale eiwitsamenstelling en -hoeveelheid werd aangeboden bij een voor de betreffende vissoort specifieke referentietemperatuur. Bron: Halver & Tieuws (1979).

R = behoefte kwalitatief aangetoond; kwantitatieve behoefte onbekend.

a = behoefte afhankelijk van hoeveelheid en samenstelling van onverzadigde vetzuren in het voer.

Vitamine (in mg/kg droog voer)	Regenboog- forel	Beek- forel	Bruine forel	Atlanti- sche zalm	Chinook zalm	Coho zalm
thiamine	10-12	10-12	10-12	10-15	10-15	10-15
riboflavine	20-30	20-30	20-30	5-10	20-25	20-25
pyridoxine	10-15	10-15	10-15	10-15	15-20	15-20
panthoteenzuur	40-50	40-50	40-50	R	40-50	40-50
niacine	120-150	120-150	120-150	R	150-200	150-200
foline	6-10	6-10	6-10	5-10	6-10	6-10
cyanocobalamine	R	R	R	R	0,015-0,02	0,015-0,02
myo-inositol	200-300	R	R	R	300-400	300-400
choline	R	R	R	R	600-800	600-800
biotine	1-1,5	1-1,5	1,5-2	-	1-1,5	1-1,5
ascorbine	100-150	R	R	R	100-150	50-80
vit. A (in IU)	2000-2500	R	R	-	R	R
vit. E ^a	R	R	R	-	40-50	R
vit. K	R	R	R	-	R	R

Vitamine (in mg/kg droog voer)	Karper	Channel catfish	Paling	Zee- brasem	Tarbot	Yellow- tail
thiamine	2-3	1-3	3-1	R	2-4	R
riboflavine	7-10	R	R	R	R	-
pyridoxine	5-10	R	R	2-5	R	R
panthoteenzuur	30-40	25-50	R	R	R	R
niacine	30-50	R	-	R	-	-
foline	-	R	R	-	R	-
cyanocobalamine	-	R	-	R	-	-
myo-inositol	200-300	R	-	300-500	-	-
choline	500-600	R	-	R	R	-
biotine	1-15	R	R	-	R	R
ascorbine	30-50	30-50	-	R	-	R
vit. A (in IU)	1000-2000	R	-	-	-	R
vit. E ^a	80-100	R	-	-	-	R
vit. K	R	R	-	-	-	-

procesgang consumptie-produktie-decompositie, zal de zuurstofhuishouding van het stagnerende water dus zodanig dienen te zijn, dat de zuurstofvergende processen optimaal kunnen verlopen. In een hypertroof systeem – wat een stagnerende vijver in wezen is, zeker wanneer wordt bemest en bijgevoerd – wordt de zuurstofhuishouding voor zo'n 90 % bepaald door het aanwezige fytoplankton. Visteelt in stagnerende systemen is derhalve in wezen het beheer van een fytoplankton cultuur. Intensivering van zulk een visteelt door bemesting en bijvoeding vereist dan ook een toenemende expertise in dit beheer om de zuurstofproducerende en de zuurstofconsumerende processen met elkaar in evenwicht te houden.

In systemen met wateruitwisseling via vervanging wordt dit beheer van de zuurstofhuishouding vervangen door een technologische beheersing van de zuurstofvoorziening door wateraanvoer en beluchting. Deze zuurstofvoorziening is uitsluitend gericht op het aanwezige visbestand. De zuurstofbehoefte van de vis heeft een tweetal aspecten. Enerzijds is deze behoefte gebaseerd op de stofwisselingsbehoefte in afhankelijkheid van het specifieke stofwisselingsniveau waarop de vis zich bevindt. Dit betreft dus een consumptieve behoefte. Anderzijds stelt de vis de soort-specifieke eisen aan de zuurstofconcentratie van het milieu, hetgeen als een kwalitatieve behoefte zou kunnen worden gekenmerkt.

Het onderzoek naar de consumptieve zuurstofbehoefte bij vissen is van recenter datum dan dat van de kwalitatieve behoefte en heeft zich de afgelopen 50 jaar geëvolueerd van het meten van de totale zuurstofconsumptie van aan plankjes vastgebonden zeelten (*Tinca tinca*) tot dynamische simulatiemodellen, waaruit met biochemische reactievergelijkingen de zuurstofconsumptie wordt berekend uit onder andere de voedersamenstelling, de voederbenutting en de daaruit resulterende groeisamenstelling. Met andere woorden de zuurstofinflux in een systeem bepaalt de hoeveelheid voeder die geconsumeerd kan worden, welke op haar beurt weer bepalend is voor de te realiseren produktie (Brett, 1979). In de dagelijkse praktijk van de visteelt in systemen met wateruitwisseling wordt veelvuldig de volgende formule toegepast (Huisman, 1974):

$$(O_I - O_U) \cdot (86,4/200) \cdot D = \text{KG voeder per dag, waarin:}$$

O_I = zuurstofgehalte instromend water (mg/l); O_U = zuurstofgehalte uitstromend water (mg/l); 86,4 = wateraanvoer in m³ per dag bij een debiet van 1 l/sec; 200 = zuurstofbehoefte van forellen, uitgedrukt in gram zuurstof per kg voeder; D = debiet (l/sec).

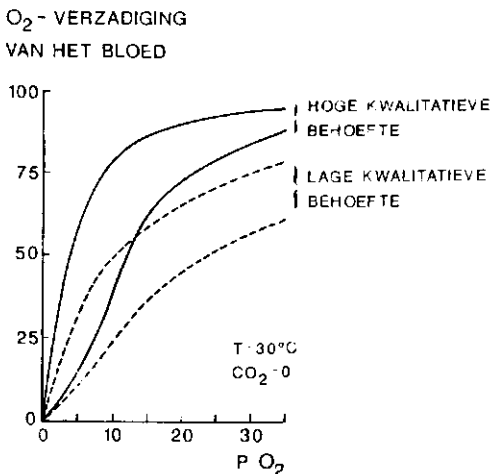
De 'maximum standing stock' die in stagnerende systemen wordt gebaseerd op voedselproduktie en zuurstofhuishouding in het systeem (bijvoeding buiten beschouwing gelaten), wordt in doorstroom- en recirculatiesystemen vervangen door de 'maximum carrying capacity' gebaseerd op voedsel- en zuurstofvoorziening van het

stelsel. In bovenstaande formule krijgt de kwalitatieve zuurstofbehoefte een soortspecifieke invulling via de term O_{U} , welke staat voor de minimale zuurstofconcentratie van het afstromende water.

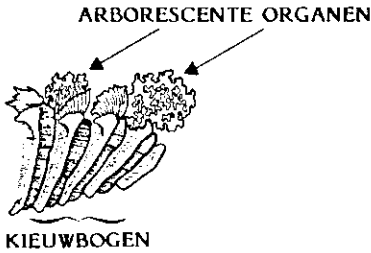
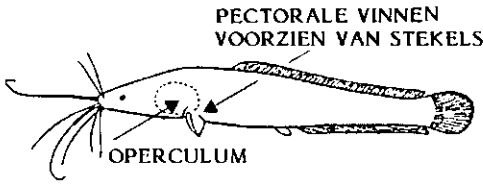
Uit het bovenstaande kan worden geconcludeerd, dat de zuurstofconsumptie bij diverse vissoorten op gestandaardiseerde stofwisselingsniveaus identiek is. Met andere woorden de kwantitatieve behoefte is soortonafhankelijk (ofschoon er wel verschillen optreden tussen soorten uit resp. de tropische, de (ant)arctische en de gematigde zones), maar de kwalitatieve behoefte is soortspecifiek (Winberg, 1956; 1961).

Deze verschillen in kwalitatieve behoeften zijn het gevolg van soortspecifieke verschillen in de eindstukken van de hemoglobine-moleculen welke resulteren in soortspecifieke verschillen wat betreft de relatie tussen de partiële zuurstofdruk in het water en de zuurstofverzadiging van het hemoglobine (Powers, 1980), zoals in figuur 5 wordt geïllustreerd. Gelet op de essentiële rol die de zuurstof speelt in de visproductie en het feit dat de zuurstofconcentratie in het water slechts enkele ppm's bedraagt, is het vanzelfsprekend dat zuurstofvoorziening veel aandacht krijgt, met name in systemen met wateruitwisseling.

Behalve zuurstofvoorziening via watertoevoer kan uiteraard ook op kunstmatige wijze zuurstof in het water worden gebracht via oxygenatie (pure zuurstof) en beluchting. In dit verband is het interessant dat sommige vissoorten als het ware hun eigen beluchting verzorgen (figuur 6). Hierbij wordt bedoeld op die vissoorten die naast



Figuur 5. Relatie tussen de partiële zuurstofdruk (P_{O_2}) en de zuurstofverzadiging van het bloed. De kwalitatieve zuurstofbehoefte van de vis is soortafhankelijk als gevolg van soortspecifieke verschillen in de structuur van het hemoglobine molecuul. Bron: Powers (1980).



Figuur 6. De Afrikaanse meerval (*Clarias gariepinus*) heeft stekels op de pectorale vinnen (locomotie) en arborescente (boomvormige) organen die onder het operculum op de tweede en vierde kieuwboog liggen. Met de arborescente organen kan de meerval lucht uit de atmosfeer inademen. Deze vissoort kan in tijden van droogte met behulp van de stekels overgaan op een amfibische leefwijze. Bron: Viveen et al. (1985).

kieuw-ademhaling ook atmosferisch lucht ademen via een boomvormig (arborescent) orgaan dat aan de bovenzijde van de kieuwbogen is gelegen (Viveen et al., 1985). Aangezien atmosferische lucht ongeveer $30\times$ zoveel zuurstof bevat als water, bedraagt de zuurstofbehoefte via het van een teelt van een dergelijke vissoort (bij voorbeeld de Afrikaanse meerval, *Clarius gariepinus*) slechts enkele procenten van die van een overeenkomstige teelt van soorten die uitsluitend over kieuw-ademhaling beschikken.

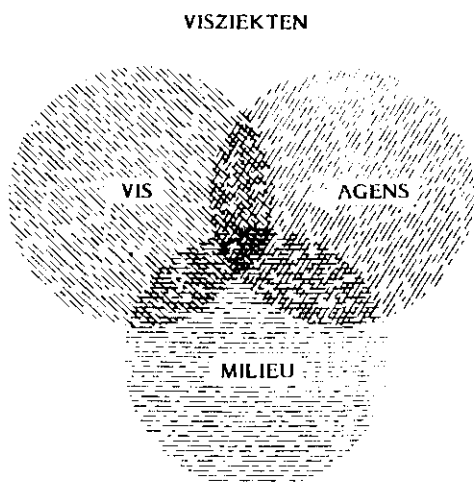
Zoals reeds eerder is uiteengezet, valt het op dat in een stagnerende cultuur de drie ecologische basisprocessen productie, consumptie en decompositie plaatsvinden, terwijl in de doorstroomcultuur de processen productie en decompositie zich buiten het systeem afspelen. Bij visteelt in systemen met watervernieuwing (recirculatiesystemen) wordt een herschikking van deze processen gevonden. In het visbassin vindt het proces consumptie plaats en de decompositie gebeurt ten dele in de waterbehandelingsruimte via sedimentatie, filtratie, biodegradatie (afbraak van de stofwisselingsprodukten), aëratie en andere processen. De zuurstofbehoefte van een recirculatiesysteem is dan ook groter dan van een doorstroomsysteem, omdat het proces van decompositie ongeveer $3 - 4\times$ zoveel zuurstof vergt als het proces van consumptie met de daaruit voortvloeiende biosynthese van lichaamsbestanddelen.

Visgezondheid

In een onlangs onder auspiciën van de Europese Binnenvisserij Advies-commissie van de FAO (European Inland Fisheries Advisory Commission - EIFAC) gehouden enquête onder diverse instellingen in 26 Europese landen, werd de vraag gesteld welk aandachtsveld van het grootste toekomstig belang zal zijn voor de ontwikkeling van de visteelt (Huisman, 1984). Met overgrote meerderheid werd het aandachtsveld 'visgezondheid/visziekten' als nummer één geplaatst. Uit een overzicht over de jaren 1976 tot en met 1978 bleek in West-Duitsland, dat de verliespercentages in de karpere- en forellenteelt voor respectievelijk 47-69 % en 56-85 % moesten worden toegeschreven aan ziekten tengevolge van inadequate huisvestingscondities, inclusief suboptimale waterkwaliteit.

Het door Sniesko in 1974 uitgewerkte concept (figuur 7) dat ziekten moeten worden beschouwd als een gastheer-agens-milieu interactie wordt dan ook in brede kring onderschreven. Dit concept geeft ook de drie mogelijke invalshoeken ter optimalisering van de visgezondheid aan. Een aantal aspecten zullen hierna worden besproken.

Stagnerende cultures kunnen beschouwd worden als hypertrofe aquatische ecosystemen, met name wanneer wordt bemest en bijgevoerd. Het kiemgetal – dit is het aantal pathogene organismen per volume eenheid – in een karpervijver kan gemakkelijk zo'n 13 000/ml bedragen. De visdichtheid in een intensieve karpervijver bedraagt echter niet meer dan een paar ons vis per m³ water waardoor van een continue obser-



Figuur 7. Het concept van Snieszko (1974) waarin de ziekten beschouwd worden als een interactie tussen milieu, vis en agens (parasiet, bacterie, virus).

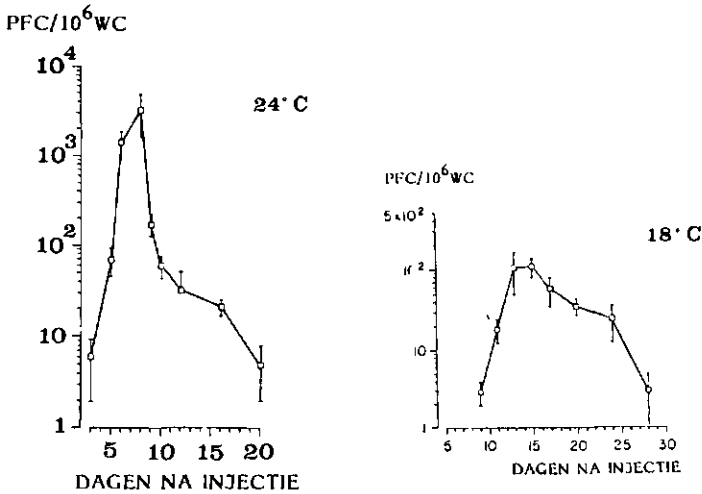
vatie van het visbestand om mogelijk optredende ziekte-symptomen te kunnen waarnemen nauwelijks sprake is. Gezondheidszorg in de zin van regelmatig waarnemen, is dan ook een meer indirect gebeuren en beperkt zich veelal tot bemonstering van een klein deel van het visbestand. Deze steekproeven dienen voor:

- de controle op eventuele aanwezigheid van klinische symptomen; aselechte bemonstering is echter een groot probleem en bedacht dient te worden dat actieve en passieve vistuigen een overschatting, respectievelijk een onderschatting van de ziektefrequentie kunnen geven;
- de vaststelling van de individuele groeisnelheid; een sterke groeitoename kan – zoals blijkt uit figuur 1 – veroorzaakt worden door een afname van de biomassa en derhalve een indicatie van sterfte zijn.

Andere waarnemingen kunnen bestaan uit controle van de voederplaatsen in verband met de voederopname (bij bijvoeding), controle van waterkwaliteitsprocedures etc. Gedragswaarnemingen aan vispredatoren nemen tevens een belangrijke plaats in. Concentraties van visetende vogels zijn vaak indicaties van sterfte of van de aanwezigheid van aan de oppervlakte zwemmende vis. Met andere woorden: de geringe directe observatiemogelijkheden op stagnerende cultures leiden ertoe dat vaak in een (te) laat stadium een gezondheidsstoornis kan worden vastgesteld. De geringe manipuleerbaarheid van het complexe (eco)systeem laat ook weinig ruimte voor doelgericht preventief en/of curatief behandelen. In dit verband lijkt het nuttig nogmaals te benadrukken dat vissen koudbloedige (poikolotherme) dieren zijn. De omgevingstemperatuur beïnvloedt niet alleen de groei, de voortplanting, de ei-ontwikkeling e.d., maar ook het immunologisch apparaat.

Uit figuur 8 blijkt dat de immunologische respons in de vorm van antilichaamproductie sterk afneemt bij afnemende temperatuur (Rijkers, 1980), maar ook dat de ontwikkeling van het immunologisch geheugen temperatuurs-afhankelijk is (Rijkers, 1980). Eveneens in aanmerking genomen, dat een optimale immunologische geheugenvorming 3 tot 6 maanden in beslag kan nemen, is het voorgaande van wezenlijk belang voor visteelt in stagnerende systemen in de gematigde klimaatzones. Het relatief korte groeiseizoen en de lange overwinteringsperiode doen een grote aanslag op het immunologische reactievermogen van de vis. Zo worden regelmatig bacteriën in de weefsels van de vis aangetroffen als de vis bij temperaturen van enkele graden boven nul wordt gehouden. Bij temperatuursverhoging kan dit – ingeval van pathogene bacteriën – tot ziekte-uitbraak leiden ofwel tot het verdwijnen van de bacteriën uit de weefsels. Dit illustreert hoe in wezen een evenwicht moet worden gevonden tussen de virulentie van het agens dat temperatuurafhankelijk is, en de eveneens temperatuurafhankelijke cellulaire en humorale afweerreacties van het organisme.

Doorstroom- en recirculatiesystemen daarentegen bieden betere en meer directe en continue observatiemogelijkheden door een vergrote toegankelijkheid tot de vis en een



Figuur 8. Relatie tussen de temperatuur en het optreden van de secundaire humorale immunrespons. Bij een hoge temperatuur (24 °C) treedt de respons eerder op en is bovendien hoger dan bij een lage temperatuur (18 °C) (PFC/10⁶WC = 'Plaque Forming Cells' per 10⁶ levende 'White Cells'). Bron: Rijkers (1980).

hogere visdichtheid. Daarenboven bieden zulke systemen, zoals hierboven besproken, betere mogelijkheden tot beheersing van milieufactoren als waterkwaliteit en -temperatuur. Wanneer van temperatuurscontrole sprake is, kan het immunologisch apparaat beter worden benut en zal een efficiëntere manipulatie van dit apparaat met vaccinatie mogelijk zijn. Sterilisatie van het water door ozon of U.V. zal bovendien de infectiedruk op het visbestand doen afnemen.

Kortom, de gezondheidszorg in extensieve stagnerende systemen concentreert zich, naast algemene beheersmaatregelen als hiervoor omschreven, meer op curatieve aspecten na vaststelling van een gezondheidsstoornis, terwijl de gezondheidszorg in de intensieve doorstroom- en recirculatiesystemen zich hoe langer hoe meer richt op de gezondheidstechnische aspecten ter handhaving van die gezondheid.

Ten slotte mag in dit verband een vooraanstaand vispatholoog worden geciteerd: 'It is to the fish culturist to test intensified cultures, even if they are only to be used for experimental purpose. Only in such systems the veterinarian profession has a fair chance to establish itself. By no means should fish farming in ponds be condemned. It is only suggested that a better knowledge of fish diseases should be obtained in the intensified culture systems, a knowledge, that can be applied later to pond fish' (Bootsma, 1976).

Samenvatting en conclusies

Het voorgaande samenvattend en de 'rode lijn' van de inleiding weer oppakkend wordt aangegeven dat de visteelt in al zijn verschijningsvormen het 'continuüm' vormt tussen ecologisch beheer van de visstand en volledig technologische beheersing van het visproductieproces. Het ene uiterste wordt gevormd door de 'captural' bedrijfsvormen, zoals die worden uitgeoefend in extensieve stagnerende cultures. Het andere uiterste wordt via de weg milieu- en vervolgens vismanipulatie gevonden in intensieve recirculatiesystemen. Aan het begin van de weg staan de visteeltsystemen die, met uitzondering van visvoorziening, ecologisch gezien een zelfstandig systeem zijn. Aan het eind van de weg staan de visteeltsystemen die, met uitzondering van de visvoorziening, ecologisch gezien een afhankelijk systeem vormen.

Waar 'captural' systemen een 'watergebonden' lokatie behoeven en recirculatiesystemen met 'landgebonden' lokatie genoeg nemen, zou samenvattend visteelt gedefinieerd kunnen worden als de weg van 'een vis in het water . . . naar het land'.

Literatuur

- Avtalion, R.R., 1969. Temperature effect on antibody production and immunological memory in carp (*Cyprinus carpio*) immunized bovine serum albumin (B&A). *Immunology* 17: 927.
- Bootsma, R., 1976. Studies on two infectious diseases of cultured freshwater fish. Proefschrift, Universiteit Utrecht, 90 pp.
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. In: W.S. Hoar, O.J. Randall & J.R. Brett (eds.): *Fish Physiology*, Vol. VIII.
- Brocksen, R.W. et al., 1970. Analysis of trophic processes on the basis of density-dependant functions. In: J.H. Steele (ed.): *Marine food chains*. Univ. of California Press, Berkeley, p. 468 – 498.
- Chourrout, D., 1984. Pressure-induced retention of second polar body and suppression of first cleavage in rainbow trout: production of all-triploids, all-tetraploids, and heterozygous and homozygous diploid gynogenetics. *Aquaculture* 36: 111 – 126.
- Halver, J.E. & K. Tiews, 1979. *Finfish nutrition and fish feed technology*. Vol. I and II. Heineemann GmbH & Co., Berlin, 593 pp., resp. 622 pp.
- Huet, K.K. & E.S.P. Tan, 1980. Review of rice-fish culture in South-east Asia. In: R.S.V. Pullin & Z.H. Shehadeh (eds.): *Integrated agriculture-aquaculture farming systems*. International Center for Living Aquatic Resource Management (ICLARM), Manilla, p. 1 – 14.
- Huisman, E.A., 1974. Optimalisering van de groei bij de karper (*Cyprinus carpio*). Een op de visteelt gericht onderzoek. Proefschrift, Landbouwhogeschool, Wageningen, 95 pp.
- Huisman, E.A., 1976. Hatchery and nursery operations in fish culture management. In: E.A. Huisman (ed.): *Aspects of fish culture and fish breeding*. Misc. Pap. No. 13. Agriculture University, Wageningen, The Netherlands, p. 29 – 50.

- Huisman, E.A., 1983. Grass carp (*Chenopharyndon idella* Val.) culture and weed control in irrigation systems – turning a problem into protein. Proc. 2nd Int. Fish Farming Conf., Janssen Services, Chislehurst (UK): p. 131–143.
- Huisman, E.A., 1984. Priorities in the field of activity for the Commission for Fish Culture and Fish Diseases of the European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC). EIFAC-report No. EIFAC/XIII/84/12, 8 pp.
- Kassim, B.B. et al., 1979. A review of the status of research and development activities in rice-cum-fish culture in Asia. Rep. Univ. Pertanian Malaysia, Sedang, 49 pp.
- Oordt, P.G.W.J. van, 1984. Hormonen en de voortplantingscyclus bij vissen. Vakblad voor bio-ogen no. 4 (21 februari 1984), p. 60 – 64.
- Powers, D.A., 1980. Molecular ecology of teleost fish hemaglobins: strategies for adopting to changing environments. Am. Zool. 20: 139 – 162.
- Pullin, R.S.V. & Z.H. Shehadeh, 1980. Integrated agriculture-aquaculture systems. International Center for Living Aquatic Resource Management (ICLARM), Manila, 258 pp.
- Richter, C.J.J., A.M. Henken, E.H. Eding, J.H. van Doesum & P. de Boer, 1986. Induction of triploid by cold-shocking eggs and performance of triploids in the African catfish (*Clarias gariepinus*) (Burchell, 1822). EIFAC/FAO Symposium on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture of Fish and Shellfish for Consumption and Stocking, Bordeaux (France), 27 – 30 May 1986 (in press).
- Rijkers, G.T., 1980. The immune system of cyprinid fish. Proefschrift, Landbouwhogeschool, Wageningen, 176 pp.
- Smith, J.R., 1981. The economics of milkfish fry and fingerling industry in the Philippines. ICLARM, Manila, 148 pp.
- Snieszko, S.F., 1974. The effects of environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fishes. J. Fish Biol. 6: 197 – 208.
- Tiewes, K., 1981. Aquaculture in heated effluents and recirculation systems, Vol. I and II. Heene-mann GmbH & Co., Berlin, 513 pp., resp. 666 pp.
- Viveen, W.J.A.R., C.J.J. Richter, P.G.W.J. van Oordt, J.A.L. Janssen & E.A. Huisman, 1985. Practical manual for the culture of the African catfish.
- Vlaming, V.L. de, 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In: C.B. Schreck (ed.): Control of sex in fishes. Dep. Fish Wildlife Sci., Polytechnic Inst. and State Univ., Blacksburg, Virginia (USA).
- Winberg, G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Transl. Fish. Res. Bd. Canada No. 194, 202 pp.
- Winberg, G.G., 1961. New information on metabolic rate in fishes. Transl. Fish. Res. Bd. Canada No. 362, II pp.

De auteurs

Prof. dr. A.D.F. Addink is sinds 1974 hoogleraar in de dierfysiologie aan de Rijksuniversiteit te Leiden, waar hij onderzoek verricht naar de regulatie van de energiestofwisseling in vissen onder invloed van milieu-factoren: zuurstofbeschikbaarheid, zuurheidsgraad en temperatuur. Hij studeerde in 1963 af aan de Rijksuniversiteit te Utrecht in de biologie met als hoofdvak scheikundige dierfysiologie en als bijvakken endocrinologie, histologie en microbiologie. Hij promoveerde in 1968 op een proefschrift over koolzuuranhydrase in de inktvis. Hij was vervolgens werkzaam aan het Enzyme Institute in Madison (Wisconsin, USA) en aan het Laboratorium voor Scheikundige Dierfysiologie te Utrecht.

Prof. dr. C.M. Ballintijn is hoogleraar in de neurofysiologie aan de Rijksuniversiteit te Groningen. Hij verricht onderzoek naar de regeling van de motoriek van bewegingssystemen door het zenuwstelsel en naar de interactie tussen handelingspatronen. Hij promoveerde in 1968 aan de Rijksuniversiteit te Groningen op een proefschrift over het ademhalingspompmechanisme van de karper. Naast onderzoek over de neurale regeling van de ademhaling bij vissen, houdt hij zich bezig met een analyse van de spiercoördinatie van kaakbewegingen bij zoogdieren.

Dr. R.J.A. Buwalda is verbonden aan de vakgroep Vergelijkende Fysiologie van de Rijksuniversiteit Utrecht waar hij ook zijn opleiding biologie volgde. Sinds kort maakt hij ook deel uit van de vakgroep Medische Fysica (sectie zintuigfysica) van de Universiteit van Amsterdam. Zijn interesse gaat uit naar het waarnemingsvermogen van vissen, in het bijzonder het gehoor. In 1982 promoveerde hij met lof op dit onderwerp.

Drs. A. Corten werkt sinds 1971 op het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek in IJmuiden waar hij speciaal belast is met het onderzoek aan haring. In 1967 studeerde hij af aan de Rijksuniversiteit van Utrecht met als hoofdvak vergelijkende dierfysiologie. Voor zijn aanstelling bij het RIVO was hij enige jaren werkzaam als visserijbioloog bij de FAO.

Prof. dr. N. Daan is sinds 1967 werkzaam op het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek. Na aanvankelijk te zijn belast met het kabeljauwonderzoek houdt hij zich tegenwoordig speciaal bezig met onderzoek naar predatore-prooi-relaties tussen vissoorten onderling. Sinds 1981 is hij tevens als buitengewoon hoogleraar toegepaste hydrobiologie verbonden aan de Universiteit van Amsterdam.

Dr. W.L.T. van Densen is sinds 1978 als universitair docent verbonden aan de vakgroep Visteelt en Visserij van de Landbouwniversiteit Wageningen en is sinds 1975 lid van de werkgroep 'Voedselketen- en productieonderzoek Tjeukemeer' van het Limnologisch Instituut te Oosterzee. Aan de Landbouwniversiteit verzorgt hij het onderwijs in de visserijbiologie en het visstandbeheer. Zijn onderzoek is gericht op de populatiebiologie van baarsachtigen, met name van baars en snoekbaars, en op het beheer van de kieuwnetvisserij op deze en andere soorten.

Drs. R. Dijkema is sinds 1979 hoofd van de dependance van het Rijksinstituut voor Visserij-onderzoek te Yerseke, waar hij zich bezighoudt met onderzoek voor de maricultuur: de mossel- en oestercultures en -visserij, de visteelt en de teelt van zagers. Hij studeerde af in 1973 aan de Universiteit van Amsterdam, waarna hij tot 1977 in Noord-Oost Brazilië het onderzoek leidde voor de opzet van een garnalenteeltproject.

Tot 1979 voerde hij bij het Ministerie van Landbouw en Visserij een studie uit naar de mogelijkheden voor de commerciële kweek van zeevis in Nederland.

Dr. M. Fonds werkt sinds 1961 op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Texel, waar hij experimenteel onderzoek doet over stofwisseling, voedselopname en groei van zeevissen. Hij studeerde biologie aan de Vrije Universiteit in Amsterdam, waar hij in 1974 promoveerde op een proefschrift over de populatiedynamica van zeegrondeels in de Waddenzee.

Drs. M.P. Grimm is vanaf 1973 werkzaam bij de Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, sinds 1981 als hoofd van de afdeling Onderzoek. Hij houdt zich met name bezig met onderzoek naar de populatiedynamica van snoek en snoekbaars. In 1971 studeerde hij af aan de Rijksuniversiteit te Utrecht met als hoofdvak vergelijkende fysiologie en met algemene dierkunde en toegepaste landbouwdierkunde als bijvakken. Hij werkte eerder voor de FAO Wildlife & Parkmanagement Division.

Prof. dr. E.A. Huisman is sinds 1975 hoogleraar in de visteelt en visserij aan de Landbouwuniversiteit te Wageningen. Hij studeerde in 1968 af aan de Universiteit van Utrecht (biologie). Hij was onder meer 12 jaar in dienst bij de Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij (Nieuwegein). In 1974 promoveerde hij te Wageningen op een proefschrift over de optimalisatie van de karperteelt. Hij is onder meer president van de Europese Binnenvisserij Adviesraad (EIFAC) van de Wereld Voedsel- en Landbouworganisatie van de Verenigde Naties (FAO), wetenschappelijk adviseur van de 'International Foundation for Science' (Stockholm) en lid van de redactieraad van een tweetal wetenschappelijke tijdschriften op het gebied van de visteelt en het visserijbeheer.

Dr. E.H.R.R. Lammens is sinds 1979 werkzaam op het Tjeukemeer Laboratorium van het Limnologisch Instituut te Oosterzee bij de werkgroep 'Voedselketen en Productieonderzoek'. Hij houdt zich als vis-ecoloog bezig met competitie en predatie binnen visgemeenschappen. In 1978 studeerde hij af aan de Katholieke Universiteit van Nijmegen met aquatische ecologie als hoofdvak en dierenecologie en toegepaste hydrobiologie als bijvakken. Hij promoveerde in 1986 te Wageningen op een proefschrift over interacties tussen vissen en het belang daarvan voor de opbouw van de visgemeenschap.

Dr. ir. J.L. van Leeuwen is sinds 1 oktober 1985 als universitair docent verbonden aan het Anatomisch-Embryologisch Laboratorium van de Rijksuniversiteit Leiden. Hij houdt zich bezig met biomechanisch onderzoek van de menselijke rug en voet en onderwijs in de humane anatomie. Hij studeerde biologie in Wageningen (1974-1980) en promoveerde daar cum. laude op een proefschrift over prooivangstmechanismen in beenvissen. Daarna was hij twee jaar als post-doc werkzaam bij het Zoölogische Laboratorium in Leiden, waar hij het zwem-mechanisme van vissen bestudeerde (1983 - 1985).

Prof. dr. J.W.M. Osse is sedert 1972 hoogleraar in de algemene dierkunde aan de Landbouwuniversiteit in Wageningen. Hij studeerde biologie in Leiden en promoveerde daar in 1969 op een proefschrift over de baars. Het onderzoek over functionele morfologie werd voortgezet tijdens een researchperiode van een jaar in het Dept. Nat. Science van de Universiteit van Michigan. Binnen de vakgroep Experimentele Diermorfologie en Celbiologie te Wageningen wordt onder zijn leiding onderzoek verricht naar voedselopname, spiergroei, larvale groei en biomechanica van vissen. Hij is bestuurslid van de Biologische Raad (KNAW).

Dr. R.C. Peters is universitair docent aan de Rijksuniversiteit Utrecht, vakgroep Vergelijkende Fysiologie. Hij is elektrofysioloog en psychofysicus, gespecialiseerd in 'zintuig en gedrag'. In 1967 voltooide hij zijn studie biologie aan de Rijksuniversiteit Utrecht en was enige tijd werkzaam als leraar biologie te Rotterdam. Hij is ook verbonden geweest aan het MFI-TNO te Utrecht, afd. 'Ontwikkeling hulpmiddelen lichamelijke gebrekkigen', en bij het militair hospitaal 'Dr. A. Mathijssen' te Utrecht. In 1974 promoveerde hij cum laude op een proefschrift over het 'zesde zintuig' bij vissen. Al meer dan 20 jaar bestudeert hij vol enthousiasme de zintuiglijke vermogens van dieren.

Drs. K.H. Postuma is sinds 1956 werkzaam bij het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, waarvan hij van 1978 tot 1987 directeur was. Hij studeerde biologie aan de Rijksuniversiteit van Groningen.

Dr. C.J.J. Richter is sinds 1975 verbonden aan de vakgroep Visteelt en Visserij. Hij werkt aan de voortplanting van vissen. Van 1970 – 1974 was hij hoofd van het Departement de Pêche et Pisciculture van de Université Nationale du Zaïre. Hij studeerde biologie aan de Vrije Universiteit van Amsterdam en promoveerde daar in 1970 op de ecologie van wolfspinnen.

Drs. A.D. Rijnsdorp is sinds 1980 als visserijbioloog werkzaam op het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (RIVO), waar hij zich bezighoudt met ecologisch onderzoek ten behoeve van het nationale en internationale visserijbeleid. Hij studeerde biologie aan de Rijksuniversiteit in Groningen. Na zijn studie was hij korte tijd werkzaam op het Rijksinstituut voor Natuurbeheer in Leersum.

Prof. dr. B.L. Roberts is sinds 1984 hoogleraar in de algemene dierkunde aan de Universiteit van Amsterdam. Daarvoor maakte hij deel uit van de wetenschappelijke staf van de 'Marine Biological Association' in Plymouth, Engeland. Hij promoveerde in 1968 aan de Universiteit van Cambridge op een onderwerp over spieractiviteitspatronen. Voor zijn huidige onderzoek op het gebied van coördinatie van bewegingen gebruikt hij vissen als proefdier. Hij is in het bijzonder geïnteresseerd in hoe de 'motorische programma's' voor gecoördineerde bewegingen worden beïnvloed door zintuiglijke informatie.

Dr. J.J. Videler is werkgroep leider Mariene Zoölogie bij de Vakgroep Mariene Biologie aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij onderzoekt energetische aspecten van gedrag van vissen en vogels. Hij studeerde biologie aan de Universiteit van Amsterdam. Sinds 1969 werkt hij aan de R.U. Groningen en promoveerde daar in 1975 op onderzoek naar de functionele morfologie van het zwemapparaat bij vissen.

Prof. dr. S.E. Wendelaar Bonga is hoogleraar in de dierkunde aan de Katholieke Universiteit te Nijmegen, waar hij onderzoek doet naar fysiologische adaptieprocessen van vissen aan veranderde milieuomstandigheden. Hij studeerde in 1968 af in de biologie met als specialisatie dierfysiologie en histologie aan de Vrije Universiteit te Amsterdam en promoveerde daar in 1971 op een proefschrift over het neuro-endocriene systeem van gastropoden. Hij was vervolgens werkzaam aan de Rijksuniversiteit te Groningen en is sinds 1976 verbonden aan de Katholieke Universiteit te Nijmegen.

Drs. J. Willemsen trad in 1953 in dienst van het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (RIVO) te IJmuiden en was tot 1986 hoofd van de Afdeling Binnenvisserij. Hij maakte in 1986 gebruik van de VUT-regeling. Hij studeerde in 1952 af aan de Rijksuniversiteit van Utrecht met als hoofdvak dierkunde en als bijvakken dierfysiologie, fytopathologie en plantensystematiek.

Prof. dr. J.J. Zijlstra is sinds 1971 directeur van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) te Texel. Voorheen, van 1954 – 1971, was hij als hoofd van de afdeling Zeevisserij verbonden aan het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek te IJmuiden, waar hij zich onder meer met onderzoek aan de haring bezighield. Tussen 1945 en 1953 studeerde hij biologie in Groningen, waar hij promoveerde op een proefschrift over de Noordzeeharing. Sinds 1986 is hij als bijzonder hoogleraar betrokken bij de opleiding Marine Biologie aan de R.U. Groningen. Hij is onder meer lid van de KNAW, bestuurslid van de Biologische Raad en van de Nederlandse Raad voor Zeeonderzoek en was in diverse functies betrokken bij de International Council for the Exploration of the Sea (ICES) en de European Marine Biological Symposia.

Register

- aal 140 e.v., 162–166, 170 e.v., 208
aalachtigen 19
aaseters 15, 126
abductiesnelheid 115
Abramis 19, 101, 105
Acanthopterygii 22, 109, 117
Acanthuridae 126
Acerina cernua 64
Actinopterygii 16, 17
adrenaline 86
aëroob 29, 93, 107
Agnatha 15
Alburnus alburnus 101
alcohol 95
Atosa 19
Atosa pseudoharcngus 156
alver 141
Amia 17
ammoniak 81, 89, 94, 102, 120, 126, 127
amplitude 34, 36, 39
ampullen van Lorenzini 63
anaëroob 28, 29, 93, 95, 122
Anguilliformes 19
Anguilla anguilla 38, 101
anoxie 92, 93
ansjovis 19, 105
Aplocheillus 65
arborescent orgaan 88
Arapaima 18
aspect ratio 42, 47
assessment 192
assimilatie 121
Astroscopus 74
ATP 91, 94, 97
ATP-ase 94, 96, 100, 102
Axolotl 63
- baars 22, 33, 38, 106, 109, 118, 140–143, 145 e.v., 162 e.v.
- bandeng 208
barbeel 178
barracuda 22
basaal metabolisme 92
basaal stofwisseling 92
bassins 205, 216
beensnoek 9, 17
beentongachtigen 18
beenvissen 9, 16, 22, 62, 69, 75, 82 e.v.
bedrijfsvormen 202, 206
beroepsvisserij 143, 159 e.v., 170, 179, 180
besomming 164
bijlzalmen 19
bijnierschors 98
binnenwater 12, 160, 162, 174
bioindicator 178
biomanipulatie 175, 176, 177, 180
biomassa 118, 187, 202
biotoop 10, 208
bioturbatie 176, 177
blankvoorn 38, 140 e.v., 152, 164
Blennius 57
bleu-gill 143
Blicca bjoerkna 101
bloed 11, 89, 91–94, 96, 97, 102, 103
boomkorvisserij 132, 169
borstelworm 49
bot 23, 129, 174, 175
brandingsbaars 38, 48
brasem 19, 106, 133, 164 e.v.
broedzorg 12
- Carassius* 19, 101, 210
carnivoor 126, 127, 131, 132, 212
catfish 213
C_D 40, 47
centraal zenuwstelsel 53, 84
Centrarchidae 143, 153
Cephalochordata 105

- Chaetodon* 47, 49
Chanos chanos 208
 chemoperceptie 54
 chemoreceptie 79
 chloridecellen 86
 chondrichthyes 15, 16
Chordata 105
Cichla ocellaris 155
 cichliden 10, 27, 105, 118, 145, 155
Clarias 21, 210, 216
 cloaca 16
Clupea harengus 19
Cobitis taenia 101
Coelacanth 9
 coëxistentie 12, 147
 cohort 188
 collageze vezels 27, 47
 conditie 135, 139, 150, 179, 184
 conversie 127
Coregonus 22, 156
 cortisol 98
Corydoras 21
 crappie 143, 144
Ctenopharyngodon idella 101, 207
 cyclostomata 15
Cyprinus carpio 19, 84, 101, 106
- dag- en nachtritme 89
Daphnia 149, 150, 176, 212
 de-aminering 94, 102, 126
 desmosomen 95
 detectie 55, 65
 detritivoor 126, 212
 dichtheid 10, 11, 24
 diepzee 14, 76
 diffusie 53, 86
 dikkopje 175
Dipnoi 17
 discards 185
 doctersvissen 126
 draakvissen 16
 drinken 97, 98, 102
 drukcomponent 68
 drukzin 57
- ecologisch onderzoek 12, 179, 185
 ecosysteem 100, 119, 139, 140, 153, 177, 179, 193, 203, 205, 208, 211, 217, 218
 eekhoornvissen 68
Elasmobranchiën 16, 74, 75
 elektrische geleider 55
 elektrische organen 52, 106
 elektroperceptie 57
Electrophorus electricus 74
 elft 19
Eigenmannia 73
 enclosures 140, 205, 207
 energiebalans 130, 131
 energieconversie 12
 energiekosten 122
Engraulis 19, 105
 eutroof 161, 174, 176
 epiteel 86, 95, 98
Esox 21, 22, 47, 101
 eutrofiëring 12, 142, 161, 183
 evenwicht 55, 66
 evolutie 9, 12, 15, 24, 81, 105, 136, 155
- farynx 105
 ferntastsinn 65
 feromonen 79
 filament 83, 85, 86, 87, 94, 99, 103
 filter 105
 filter feeding 141, 152
 flab 176
 flint 19
 foerageren 12, 139
 forel 21, 22, 35, 86 e.v., 113, 125, 134 171, 175, 212
 forel beek- 123, 178, 213
 bruine 161, 175, 213
 regenboog- 40, 161, 175, 210, 213
 zee- 178
 fosfaat 174, 176, 177, 178
 fotopigment 76, 77
 fotosynthese 92
 Froude efficiëntie 39
 fuiken 163
- Gadus morhua* 22, 38
Gasterosteus aculeatus 101
 gasuitwisseling 11, 84, 89
 gehoor 52, 53, 56, 62, 67, 70, 71
 geluid 11, 55, 58, 61, 66 e.v.
 geslachtsrijp 167, 189
 geslachtswisseling 9
 getal van Reynolds 32, 33, 34
 gewichtsloosheid 40
 gezicht 52, 53, 56, 70
 gezondheid 217, 219
 glasaal 161, 165
 glucose 93

glycine 94
glycogeen 29, 40, 93, 126
glycolyse 95
Gnathostomata 15
Gnathonemus 73
gonaden 120, 121, 135, 208, 210
goudvis 19, 38, 69, 70, 92, 95, 210
graskarper 92, 126, 175, 176, 207
green sunfish 145
groeiringen 191
groeisnelheid 126, 152, 218
grondels 22, 175
Gymnardus niloticus 64, 72

haaien 9, 12, 16, 17, 30, 48, 59, 79, 106
haarcellen 58, 59
habitat 154, 155
Haplochromis 145
harder 126, 134
haring 13, 18, 19, 105, 130, 175, 190 e.v.
haringachtigen 66, 68, 134
heilbot 105
hemoglobine 90, 215
Henderson-Hasselbalch vergelijking 90, 92
herbivoor 126, 177, 212
histidine 92
hoest 84
holenvissen 65
hondshaai 61, 63
hondsvis 101, 178
houting 22, 155, 178
horen 52, 64, 66, 69
hormonen 77, 98
hozemonden 24
hoortandjes 15
huid 10, 16, 27, 39, 47, 57, 63, 72, 78, 79, 98,
101, 102
huisvestingssystemen 202 e.v.
hydrodynamica 25, 31, 39
hyperosmotisch 96
hyperoxia 92
hypofyse 62, 98, 209
hyposmotisch 94, 96
hypoxie 92, 93, 94

Ictalurus nebulosus 61, 68, 79, 101
immuunsysteem 9, 218
impuls 34, 55
impulspatronen 55, 56
ionenbalans 72
ionocyten 94

ionregulatie 81, 94, 102
ionwisseling 11, 94
isolatie 13, 14

jaarcyclus 134, 135
jaarklassen 166, 167, 187
jaarproductie 132, 136
jamming avoidance response 72
juffervissen 71

kabeljauw 13, 18, 22, 35 e.v., 69, 122, 129 e.v.,
191 e.v.
kannibalisme 171
karen 205
karper 18, 19, 35, 84, 106, 118, 140, 155, 161,
171, 209
karperachtigen 68, 70, 118, 126, 145 e.v., 209
karperzalmen 19
katvis 57, 64
keelkaken 118
keeltanden 142
kegeltjes 76
kever 194
kieuwboog 15, 81, 105, 156, 216
kieuwdeksel 16, 58, 81 e.v., 108
kieuwdoorn 105
kieuwen 10, 11, 14, 15, 81–103, 105, 121, 129
kieuwfilter 141, 142
kieuwholte 82, 85, 108 e.v.
kieuwkorf 79
kieuwzeef 106
klimaatveranderingen 12
knolorgaan 71, 72
knorhaan 55
koffervis 22, 24
kolblei 140, 141, 145, 149
konijnvissen 126
koolhydraten 93, 120 e.v.
koolstofbron 94
koolvis 22, 36, 37, 38, 42, 46
koolzuur 84, 90 e.v., 120
koornaarvissen 22, 175
kopvoorn 178
kopzenuw 62, 79, 84
koraalduivel 108 e.v.
koraalvissen 23, 48, 105, 115
koraalvlinder 106
koralen 49
koudbloedig 11, 57, 92, 218
kraakbeenvissen 15, 16, 30, 59, 63, 74
kroeskarper 134, 140–143

- kuilaal 169
 kuilverbod 163, 168, 169
 kustwater 183
 kwastvinnigen 16
- labyrinth 58, 59, 62, 66, 67, 68
 lamellen 85–88, 94, 95, 110
 lamprei 67
 lancetvisje 105
 landdieren 10, 11, 15, 46, 52, 56, 89, 93, 119, 126
 large-mouth bass 143, 153
 lateralis systeem 11, 58
Lutimeria 17
 lengtegolven 44
 lepelsteuren 17
Lepisosteus 17
Lepomis 101, 143
Leptodora kindtii 149
Leuciscus 19
 levenswijze 14, 29
 lichaamsgewicht 124, 132
 lichaamsgolf 37, 43
 lichaamsgrootheid 124
 lichaamsholte 27
 lichaamsoscillatie 37, 40
 licht 53, 74, 75, 76
 liftkracht 39, 49
 lipvissen 22, 49
 lobvinnigen 9, 15, 16
 lodde 132
 long 16, 101
 longear 145
 longvissen 9, 16, 17
Lophius 22, 107
 luchtademhaling 22, 101
- maaswijdte 12, 162, 185
 magneto-orientatie 72
 makreel 22, 24, 134, 193, 195
Mallotus villosus 132
Malapterurus electricus 74
 maximale groeisnelheid 126, 127
 maximum sustainable yield 188, 189
 medium 32, 52, 53, 55, 57, 66, 68, 81
 meerval 18, 19, 79, 86, 88, 210
 meerval Europese 21
 dwerg- 61
 Afrikaanse 21
 Amerikaanse 210, 216
 pantser- 21
 meervalachtigen 68, 77
- Melanogrammus aeglefinus* 22
 melkzuur 29, 93, 94, 122
 mens 9, 12, 85, 101, 103
Merlangius merlangus 22
Merluccius 22
 mesalen 19, 24, 38, 73
 mesotroof 161, 174
 metabolisme 92, 93, 120 e.v.
Micropterus salmoides 143
 microvilli 79
 migratie 9, 98, 122
 milkfish 208
Misgurnus fossilis 101
 mitochondriën 29, 95
 modaliteiten 55
 modderkruiper 140
 moddersnoek 17
 moeralen 19
 monocultuur 206
Mormyridae 18
Mormyriformes 72
 mortaliteit 166
 MSY 188, 189
Mugilidae 126
 multi-species benadering 194, 198
 murenen 19
 myoglobine 90, 91
 myosepten 27, 28, 47
 myotomen 27, 28, 39
- NAD(H) 93
 Natalbaars 100
 natuurlijke selectie 120, 136
 natuurwaarde 159, 160
 near field effect 66
 nervus facialis 79
 nervus glossopharyngeus 79
 nervus olfactorius 77
 nervus recurrens 79
 nervus vagus 79
 neuromasten 58
 neusgat 15, 16, 61
 niche 145, 207
 nier 89, 98
 Nijlbaars 155, 156
 Nijlsnoek 64, 72
 nitraat 176
- octavo-lateralis systeem 57, 58
 olifantvissen 18, 19, 68, 73
 omnivoor 126

- onderhoudsmetabolisme 123
 oog 52 e.v., 74, 106
 oog, derde 76, 77
 oor 52 e.v.
 operculaire holte 110
 operculum 16, 216
 oppervlakteademhaling 92
 optimaal fourageer theorie 153, 154
Osmerus 21, 22
 osmotische waarde 94, 97, 98
Osteichthyes 15, 16
 otoliet 59, 67, 68
 ovoviparie 10
- paaien 12, 79, 122, 135, 149, 164, 189 e.v., 208
 paling 38, 46, 76, 90, 134, 213
 parasieten 15, 126
 PCB 178
Perca 101, 145
 periode-ademhaling 84
 pH 91, 140, 178, 205
 piekvermogen 74
 pijnzin 57
 pineaal orgaan 76
 piranja 19
 platvissen 22, 48, 134, 175, 195
 plaveiselcellen 86, 87, 95
Plotosus anguillar 64
 pN 91, 92
Pogonias 55
Pollachius virens 22, 38
 polycultuur 206, 207
Polypteriformes 17
Pomoxis nigromaculatus 143
 poon 55
 pootaal 165
 pootvis 159, 164
 populatiedichtheid 12
 pos 38, 64, 140 e.v., 163
 predatiedruk 150
 predatieproces 109
 predatierisico 155
 prikkels 55 e.v.
 prikken 9, 15, 67
 prolactine 98
 prooivis 140 e.v., 161
 prooizuigen 105–108
 proprioceptoren 57
 protrusie 21, 22, 108, 112 e.v.
Pterois 108
 puitaal 10
- pumpkin seed 143, 145, 153
Pungitius pungitius 101
 pyruvaat 93, 94
- Q₁₀ 123
 quotum 165, 196
- radar 64
 receptorcellen 55
 receptoren 75, 77
 recruit(ment) 186, e.v.
 recrutering 164, 165, 208
 reproductievermogen 12
 retinomotoriek 74
 reuk 57, 77, 78, 79, 106
 Reynolds getal 32
 rheotactisch 65
 rietvoorn 30, 100, 140–143, 145
 roggen 9, 12, 30, 59
 rondbekken 15
 roofvissen 31, 75, 109, 113, 133, 139 e.v., 162,
 170, 174, 177
 root effect 91
 rustademhaling 122, 123
 ruststofwisseling 121
Rutilus rutilus 101
- Salmo* 21, 22
Sarcopterygii 16
Sardina 19
Scardinius erythrophthalmus 101
 schar 129
 schelvis 22, 192, 193
 schieraal 161
 schol 22, 23, 69, 126 e.v., 137, 174, 175
 schoolgedrag 65
 scorpioenvissen 22, 47, 48
 schrapen 105
 schrikreactie 102
 schrikstof 79
 schubvis 162, 166, 179
Scomber scombrus 38
Scyliorhinus canicula 61
 selectiedruk 66
 selectie, natuurlijke 120
 serpeling 38
 shiners 145
 sidderalen 19, 74
 siddermeerval 74
 sidderrog 74
Siganiden 126

Silurus 21

single-species benadering 193, 194
slijmcellen 86
slijmklieren 58
slijmlaag 95
slijmvissen 22
slokken 105, 106
smaak 77–79, 106
smaakorgaan 56, 57
sneep 178
snelheid 37, 122
Snelliusvenster 76
snoek 18, 30, 38, 75, 101, 106, 140, 162, 171, 173, 208
snoekbaars 12, 38, 134, 140, 143, 148 e.v., 161, 171, 173, 174
snoekbaars-brasem wateren 161, 173
snoektype 47
sonar 64, 69, 185
soortelijk gewicht 10, 30
soortelijke warmte 11
soortsvorming 155
specific dynamic action (SDA) 121 e.v.
speciatie 147
specifieke zwemsnelheid 37
spieren 26–29, 49
spieren rode 28, 29
 roze 28, 29
 witte 28, 29, 49
spiering 22, 132, 141 e.v., 163, 164, 171
spiertonus 121
spoelvorm 47
sportvisserij 159
sprot 175, 194, 195
staafjes 76, 77
staartvin 30, 41
staartvorm 42
staartwortel 47
stamboom 14
standaard metabolisme 122, 123
standaard stofwisseling 121
stayers 29
steenvis 24, 107
stekelbaars 10, 77, 98, 140, 174, 175
stekelstraligen 117
sterfte 136, 168, 194
sterferisico 136, 137
sterrenkijker 74
steuren 9, 17
stock-recruitment 189, 190, 191
stofwisseling 92, 93, 120, 215, 216

stokvis 22

straalvinnigen 9, 15, 16
streepsnoekje 65
stress 86
stroming 31, 32, 40
stromingsleer 25
stromingspatroon 65
stroomlijn 11, 31, 40
Synanceia 107

tambaks 207

tandkarper 65
tapetum lucidum 75
tarbot 23, 213
tarponachtigen 18, 19
tastzin 57, 106
tegenstroomprincipe 85
Teleostei 17, 18, 21
temperatuur 57, 92, 103, 123 e.v., 140, 209
temperatuurzin 57
tetra 19
tijgerhaai 106
Tilapia 27
Tinca tinca 19, 84, 101, 214
tong 22, 129, 132
tongbeen 19
tonijn 24, 38, 86, 88, 106, 107
tonijntype 47
Torpedo torpedo 74
translatie 111, 113
trekkende vissen 76
Triglidae 55
trommelvlies 55

uitwisselingsefficiëntie 85

uitwisselingsoppervlak 86

Umbra pygmaea 101

ureum 89, 126, 131

urine 89, 120, 126

Urolophus halleri 72

vaatvernauwing 92

vaccinatie 219

vangstquota 12

vangtuig 163, 218

verontreiniging 12, 84, 98, 100, 103

vervuiling 81, 100

verzuring 81, 92, 98, 101, 102

vetvin 19, 22

vinstralen 16, 19

vinzoom 19, 33

viscositeit 10, 11, 24, 32, 81
viscultuur 204, 212, 218
visfauna 12, 159
visgemeenschap 139 e.v.
vispopulaties 12, 13, 183, 202
visrecht 162, 174, 192
visserijbeheer 195, 208
visserijselectie 137
visserijsterfte 186 e.v.
visstand 12, 161, 176 e.v., 183, 186, 190, 193, 194,
203, 204, 220
visstandbeheer 159 e.v., 176 e.v., 185, 202
visstapel 184
visteelt 12, 13, 202 e.v.
vistuig 163, 184, 218
vleesvinnigen 16
vlindervissen 47
voedselconcurrentie 132, 156
voedselenergie 120 e.v.
voedselopname 11, 12, 89, 105 e.v., 121, 141, 218
voorn 19
voortplanting 9, 14, 77, 100, 103, 120, 165, 166,
186, 189, 207
voortplantingscapaciteit 12, 121, 136, 137
voortplantingsstrategie 136, 137
vooruitstulping 21

warmte afgifte 121
warmtecapaciteit 10
waterhuishouding 86
waterkwaliteitsverbetering 161
weerstand 31, 32, 39–44
weerstandscoëfficiënt 40
wervels 26, 32, 34, 40–42
wervelstraat 40
wet van behoud van impuls 34
witvis 164
wrijving 32, 34, 49, 50, 111
wrijvingsgrenslaag 39, 49, 111
wrijvingskrachten 32, 34, 47

Xenopus 58
Xiphophorus 10

yellow perch 145
yellow-tail 213

yield per recruit 187, 188
Y/R 187, 188, 193

zalm 13, 18 e.v., 29 e.v., 48, 72, 79, 86, 92, 98,
106, 122, 154, 175, 209, 213
zandspiering 194, 195
zeebaars 22
zeebrasem 213
zeedonderpad 47, 49
zeeduivel 22, 107
zeegrasvelden 49
zeelt 19, 84, 134, 140 e.v., 171, 214
zeenaalden 22, 118
zeepaardje 24, 30, 106, 107
zeevissen 11, 63, 97, 98
zeewolf 118
zenuwbanen 55
zenuwimpulspatronen 56
ziekten 14, 217
zijlijn 56, 64–66, 91, 106
zijlijnsysteem 11, 58, 64–66
zintuigimpulsen 55
zintuigen 52–63, 65, 72, 77
zintuigorgaanjes 92
zoetwaterrog 64
zoetwatervissen 11, 63, 81, 92
zonnebaars 22, 48, 143 e.v.
zoogdieren 84 e.v., 121
zouthuishouding 86
zuigeffect 116
zuigen 105–107, 111 e.v.
zuigstroom 111
zure regen 178
zuurheidsgraad 90, 91, 103
zuur-resistentie 102
zuurstof 10, 81, 120–125, 132, 134, 140, 178, 204
e.v.
zuurstofcapaciteit 92
zuurstofloos 92
zuurstofschuld 92, 93, 123
zwaarddrager 10
zwaartekracht 11, 55
zware metalen 98, 102
zwemblaas 16, 27, 30, 31, 68, 71, 101
zwemeffect 116