

An underwater photograph showing several fish swimming in a clear, greenish water environment. The water is filled with numerous tall, thin, green plants that have small, white, feathery flowers at their tips. The fish are of various sizes and colors, including silver, gold, and red. The overall scene is bright and clear, suggesting a healthy aquatic ecosystem.

# Wie het kleine niet eert

Voedseleecologie van larvale en juveniele vis



**TEKST**  
Jaap Quak

**FOTOGRAFIE**  
Aquapix, Rik Bomer,  
Janny Bosman en  
Shutterstock

De visstand in een water wordt bepaald door de kwaliteit én kwantiteit van de leefomgeving. Dit geldt voor alle levensstadia en in het bijzonder voor larvale en juveniele vis. Kennis over de ecologie van jonge, opgroeiende vis blijkt daarom een essentiële factor voor het visstand- en visserijbeheer.

Vooraf predatie, competitie, vervuiling en de verstoring van de leefomgeving zijn voor de eerste stadia van een vis van levensbelang. Adulte visbestanden worden daardoor, direct of indirect, gelimiteerd door de kwaliteit en kwantiteit van habitat en voedsel dat beschikbaar is voor larvale en juveniele vis. Belangrijke factoren die de groei en overleving van jonge vissen reguleren zijn gerelateerd aan de voedselbeschikbaarheid én het vermogen dit voedsel te vangen en te verteren. De kennis over de voedsel生态学 van jonge vis is echter beperkt in vergelijking met de kennis over volwassen vissen.

#### **Voedsel van larvale en juveniele vis**

Nadat vislarven uit hun ei zijn gekomen leven ze enkele dagen op de inhoud van de dooierzak. Daarna schakelen ze over naar voedsel wat ze zelf moeten bemachtigen. Deze omschakeling is een sleutelgebeurtenis in het leven van vissen. De larven van bijna alle vissoorten zijn planktivoor. Dit betekent dat zoöplankton de essentiële voedselbron vormt. Raderdierpjes zijn een veel voorkomende prooi van het merendeel van de karperachtigen, in het bijzonder in de vroegste larvale periode. Roeipootkreeftjes, watervlooien en insectenlarven, maar vaak ook algen, zijn eveneens van belang. De diversiteit in het menu neemt toe naarmate de vislarven groeien. Juveniele karperachtigen zoals blankvoorn en brasem, leven hoofdzakelijk van watervlooien, roeipootkreeftjes en insectenlarven. Juveniele baarsachtigen eten daarnaast vlokreeften en waterpissebedden. Ook roofvissen zoals de snoek en plantenetters (sneep), zijn in de jonge levensstadia vaak eerst planktivoor. Uitzonderingen zijn vissen die overwegend snelstromend water bewonen, zoals salmoniden. Plankton is hier zeldzaam, het dieet voor hen bestaat vrijwel uitsluitend uit insecten(larven) en kreeftachtigen.

De kennis over de voedsel生态学 van jonge vis is opvallend beperkt.

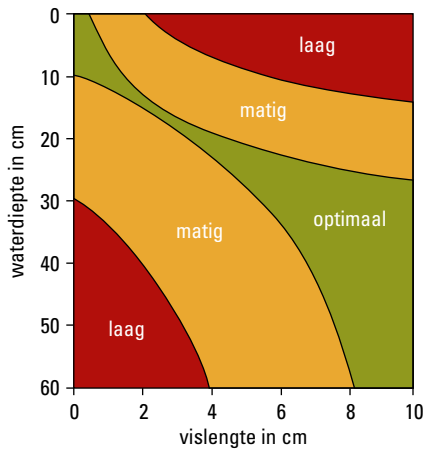
#### **Prooiselectie**

Predatoren selecteren prooien die zoveel mogelijk energie opleveren in relatie tot de energie die vangen, opnemen en verteren van de prooi kost. Een sleutelfactor bij prooiselectie is de beschikbaarheid van een specifieke prooi. Dit bepaalt de zoektijd. Opvallend daarbij is dat de meeste vissoorten een voorkeur hebben voor een specifieke groep prooidieren, ongeacht het formaat. Larven van diverse karperachtigen hebben bijvoorbeeld een voorkeur voor raderdierpjes boven even grote roeipootkreeftjes. Naarmate de larven groeien ontstaat een sterke voorkeur voor watervlooien. Deze groep prooidieren is eenvoudig waar te nemen en te vangen. Voor de opgroeiende vis is dat energetisch het gunstigst. ▶

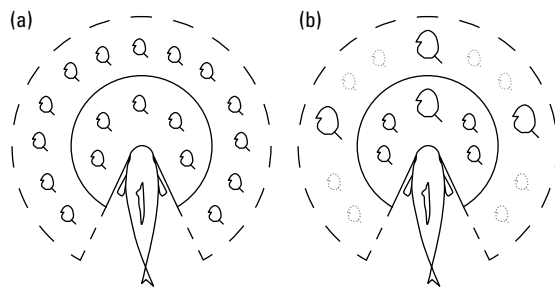
Raderdierpjes vormen een belangrijke voedselbron in het eerste larvale stadium van vissen.



Optimale waterdiepte in relatie tot vislengte



Er bestaat een duidelijke relatie tussen de waterdiepte en de lengte van de vis.



- a. Verschillen in 'gezichtsveld volume' tussen larvale (ononderbroken lijn) en juveniele vis (stippellijn).
- b. Afstand waarover jonge vis prooi kan waarnemen; (ononderbroken lijn) kleine prooi en (stippellijn) grotere prooi. De flauw getekende kleine prooi valt buiten het gezichtsveld. De vis ziet evenveel kleine als grote prooi, terwijl in werkelijkheid het aantal kleine prooidieren drie keer zo groot is.

Dieetverschuiving

De veranderingen die plaats vinden gedurende de ontwikkeling van larf naar volwassen vis gaan vaak gepaard met verschuivingen in het dieet van vissen. Vier sleutelfactoren zijn hierbij in hun onderlinge samenhang van belang:

1. De ontwikkeling van de vinnen.
2. Vergroting van het gezichtsvermogen.
3. Aanleg en functioneren van het zijlijn-systeem.
4. Ontwikkeling spijsverteringskanaal en -enzymen.

Pasgeboren larven van veel vissoorten voeden zich voornamelijk met fijn zoöplankton, zoals raderdiertjes. Vanaf het moment dat de vinnen volledig zijn ontwikkeld, neemt het zwem- en sprintvermogen toe. Dit vergroot onder meer de vaardigheid om prooi te vangen. Gelijktijdig neemt het gezichtsvermogen en de zijlijndetectie toe; dit vergroot het zoekvolume en daarmee de beschikbaarheid van prooidiertjes. Van belang hierbij is ook de vergroting van de verteringscapaciteit door de verdere ontwikkeling van het spijsverteringskanaal en verteringsenzymen. Dergelijke verschuivingen in het kunnen benutten van voedselbronnen vindt vaak plaats in de eerste weken na de geboorte en in de ontwikkeling van larve naar juveniele vis. In beginsel neemt de energie-inhoud van een prooi toe met het formaat. Toch kunnen bepaalde prooiën om andere redenen een voorkeur hebben. Watervlooien bijvoorbeeld, worden door veel soorten vislarven gegeten omdat deze gemakkelijker vangbaar zijn dan roeipootkreeftjes, hoewel deze laatste in grotere hoeveelheden voorkomen en een hogere calorische waarde bezitten in vergelijking tot watervlooien.

Dagelijkse variaties

Vissen in het larvale en juveniele stadium vertonen dagelijkse variaties in het foerageergedrag. Zo zijn juveniele baars, blankvoorn en kopvoorn overwegend gedurende het daglicht actief, de brasem overwegend in de nacht. Ook in de samenstelling van het dieet kunnen zich gedurende het etmaal variaties voordoen. Zo is waargenomen dat juveniele blankvoorn en kopvoorn in de nacht minder zoöplankton consumeren dan gedurende de dag; het aandeel aangroeiende algen als voedsel daarentegen nam gedurende de nachtperiode in belang toe. Dagelijkse verschuivingen in de samenstelling van het dieet zijn in belangrijke

Het verbinden van opgroei- en leefgebieden via vistrappen is vaak noodzakelijk voor het behoud en herstel van vispopulaties. De kwaliteit als opgroei gebied is hierbij verbonden met de potentie om geschikt en voldoende plankton te produceren.



mate gerelateerd aan de hoeveelheid licht. Zo migreren in de schemerperiodes juveniele baars en blankvoorn in diepere meren vaak tussen de oeverzone en het open waterareaal. Soorten die overdag actief zijn zoeken tijdens de nacht beschutting tegen predatoren, met migratie naar gunstige foerageergebieden gedurende het daglicht. Het tegenovergestelde gedrag is karakteristiek voor 's nachts actieve soorten.

#### **Variaties tussen seizoenen en jaren**

De dichtheid van veel zoöplanktonsoorten zoals watervlooien, varieert met de seizoenen. Meestal is er in het voorjaar een toename,

waarna de populaties ineenstorten gedurende de midzomer. Voor jonge vis resulteert dit in verschuivingen in het dieet. Dit heeft gevolgen voor hun groei en overleving. Vooral wanneer hierdoor een gedwongen verschuiving naar voedselbronnen met een lagere kwaliteit plaatsvindt. Dit tast de conditie van de vis aan en vergroot het risico op een lagere overleving in de winter. Een goede beschikbaarheid van (voorkeurs) voedsel gedurende het groeiseizoen is daarmee essentieel voor de uiteindelijke groei binnen de populatie. De overleving van vislarven zal het grootst zal zijn in de jaren waarin het uitkomen van de eieren samenvalt met pieken in de planktonproductie. Als de

timing van het uitkomen van de eieren en het optreden van plankton-pieken niet samenvalt, leidt dit tot hoge sterfte van de larven.

#### **Ruimtelijke variaties**

Het menu van de larven van veel riviervissen wordt vaak gedomineerd door raderdiertjes. Dit kan worden verklaard door hun geringe formaat, beperkte mobiliteit, grote verspreiding en hoge abundantie. Een grootschalige ontwikkeling van grote watervlooien en roeipootkreeftjes vindt in de hoofdstromen niet of nauwelijks plaats. Aangetakte zijwateren zoals strangen en plassen in de uiterwaarden, produceren vaak wel groter



Naarmate vissen toenemen in lengte, verschuift het optimum van veel waterplanten naar een leefomgeving met een geringe bedekking met waterplanten bij een toenemende waterdiepte.





Voldoende beschutting is cruciaal voor de overleving van jonge vissen.

plankton voor planktivore vis. Ook zijn planktondichtheden in de oeverzones van rivieren hoger dan in de hoofdstroom. Waterplanten zijn van bijzonder belang voor veel larvale en juveniele vissen omdat deze beschutting bieden tegen predatie en waterstromingen en een leefomgeving bieden voor een breed aanbod aan macrofauna. Zones met waterplanten herbergen relatief veel meer voedselorganismen dan het open water. De hoeveelheid water- en oeverplanten heeft een grote invloed op het vermogen tot foerageren. Zowel jonge blankvoorn, brasem en baars zijn minder goed in staat voedsel te bemachtigen in dichtbegroeide delen van het water. Dit wijst op een optimum voor typen en dichtheden vegetatie, waarbij voedselbeschikbaarheid, prooiopname en beschutting tegen predatie in een complexe interactie samen dit optimum bepalen. Naarmate vissen toenemen in lengte, verschuift dit optimum naar een

leefomgeving met een geringe bedekking met waterplanten bij een toenemende waterdiepte.

#### Competitie om voedsel

Overlap in diëten kan leiden tot competitie tussen vissoorten en is vaak het grootst in de vroeg-larvale periode. Dit vanwege het feit dat vissen dan morfologisch en in gedrag nog het minst verschillend zijn. Maar ook in de juveniele fase kan een overlap een belangrijke rol spelen. Een goed voorbeeld hiervan is de competitie tussen jonge baars, blankvoorn, snoekbaars, pos en brasem. Het benutten van dezelfde voedselbron door larven betekent overigens niet meteen dat er strijd om hetzelfde voedsel ontstaat. Zo kunnen larven van vroege paaiers al het juveniele stadium (met een ander menu) hebben bereikt, als de nakomelingen van late paaiers nog verkeren in het larvestadium. Directe competitie om voedselbronnen is dan niet aannemelijk.

## Baars versus voorn

Predatie door jonge vis kan de soort- en groottesamenstelling van larvale en juveniele visgemeenschappen beïnvloeden. Zo blijkt uit een aantal onderzoeken dat piscivore o+ baars een significante invloed kan hebben op de lengteverdeling van de o+ blankvoorn, waarbij kleinere individuen meer frequent werden gepredeerd dan grotere. Predatie door iets grotere baarsjes kan zo een bijdrage leveren aan het (vrijwel) compleet verdwijnen van jonge blankvoorn in stilstaande wateren.

De kans op competitie – waarbij de beschikbaarheid van bijvoorbeeld plankton beperkend wordt, is het grootst binnen de soort dan wel jaarklasse zelf en voor ecologisch vergelijkbare soorten of soortengroepen.

#### Betekenis voor het beheer

Voor een optimale ontwikkeling dienen larvale en juveniele vissen tussen verschillende leefgebieden te kunnen migreren. Als dit niet of beperkt het geval is kunnen knelpunten ontstaan met een negatieve invloed op vispopulaties.

Overstromingsvlakten (met daarin liggende wateren) kunnen de rekrutering van (rivier) vispopulaties verbeteren door het verschaffen van paai- en opgroeigebieden, in het bijzonder door de grotere beschikbaarheid van zoöplankton in vergelijking met de hoofdstroom. Het herstellen van verbindingen tussen (tijdelijk) geïsoleerde strangen, geulen en andere zijwateren met de hoofdstroom, heeft dan ook grote potentie de visgemeenschappen in stromende wateren te verbeteren. Door de eisen die verschillende stadia van de verschillende vissoorten aan hun leefgebieden stellen, dienen stilstaande wateren een grote diversiteit van deze gebieden te bieden.

Leefomgevingen die de diversiteit, formaten en de hoeveelheid van prooidieren verbeteren zijn letterlijk van levensbelang voor larvale en juveniele vis. Een optimale leefomgeving wordt gekenmerkt door een complexe structuur waarin de verschillende vissoorten zodanig zijn gescheiden dat het risico op predatie en competitie is geminimaliseerd. Dit is van bijzonder belang bij herstel of verbetering van sterk veranderde en kunstmatige wateren. De inrichting van dergelijke wateren dient te worden gestuurd door het voedselweb aan de basis te versterken. Het gaat hierbij bijvoorbeeld om het aanleggen van ondiepe, complexe oeverlijnen, gelokaliseerd dichtbij (bekende) paaigebieden van (doel) soorten. Dergelijke land-waterovergangen dienen voldoende te zijn begroeid met oever- en waterplanten. De aanwezigheid of het plaatsen van 'dood hout' kan dit ondersteunen. Een dergelijke leefomgeving zorgt voor een optimale productie van visvoedsel waarmee de kans op overleving en succesvolle rekrutering binnen de populatie wordt vergroot.

#### Vismigratie, habitats en voedsel生态学

De paaitrek van vissen is gericht op het bereiken van verschillende leefgebieden die voor elk stadia van een vis noodzakelijk zijn. Dat geldt voor trekvissoorten zoals de zalm, de aal en de fint, maar ook voor soorten die uitsluitend tussen zoetwaterleefgebieden migreren. De mate van aanwezigheid én beschikbaarheid van zoöplankton – in de juiste periode – speelt hierbij een sleutelrol.

#### Beperkte kennis

Kennis over het effect en belang van de diverse types leefgebieden op de ontwikkelingsmogelijkheden van vissen is echter nog schaars.



Watervlooien zijn een belangrijke voedselbron voor zowel jonge als oudere vissen. Dit omdat ze eenvoudig te vangen zijn.

Fundamentele en toegepaste studies naar de relatieve bijdragen van specifieke leefgebieden én de eisen die de diverse vissoorten aan deze gebieden stellen zijn meer dan gewenst zo niet noodzakelijk. Hiermee wordt het mogelijk om in het beheer maatwerk te leveren gericht op het optimaal herstellen dan wel verbeteren

van vispopulaties als onderdeel van zo natuurlijk mogelijk functionerende ecosystemen. Maatregelen op het gebied van vismigratie, leefgebieden en waterkwaliteit (nutriënten als basis van een functionerend systeem) verkrijgen daarmee een betere basis. Dergelijk onderzoek kan ook het spectrum van onderzoek, monitoring en beoordeling vanuit de Kaderrichtlijn Water een gewenste verbreding opleveren. Dit met inbegrip van beter onderbouwde kosten-batenanalyses voor maatregelen, zoals de aanleg van natuurvriendelijke oevers en vismigratievoorzieningen.

Meer studies en experimenten zijn nodig om het belang van verschillende soortengroepen en formaten van prooidieren vast te stellen. Dit in relatie tot de prooiselectie door larvale en juveniele vis gedurende verschillende stadia van hun ontwikkeling. Ecologische relaties tussen soorten zijn van wezenlijk belang bij de prooiselectie en dieetsamenstelling, in het bijzonder bij overlap van en competitie om voedselbronnen. Onderzoek op dit gebied, kan zichtbaar maken welke relaties aanwezig zijn, bij welke dichtheden en hoe deze doorwerken in groei, productie, conditie en rekrutering.

De voedselbeschikbaarheid kan variëren door tal van oorzaken in tijd (dag/nacht, seizoen, jaar) en ruimte (habitats van micro- tot macroschaal). Meer onderzoek naar veranderende voedselpatronen en seizoensgebonden veranderingen in het foeragegedrag is gewenst. Onderzoek naar jaarlijkse variaties in dieetsamenstelling en prooibeschikbaarheid kan tenslotte verbanden zichtbaar maken tussen voedselbronnen en de groei van larvale en juveniele vissen. ■

Roeipootkreeftjes hebben een hoge voedingswaarde voor vislarven maar zijn moeilijker te vangen.



Jonge baarsjes kunnen een populatie jonge blankvoorn tot nul reduceren.



### Geraadpleegde literatuur

Nunn et al, 2010. Seasonal and diel patterns in the migrations of fishes between a river and a floodplain tributary, *Ecology of Freshwater Fish* 19(1):153 - 162 · January 2010