

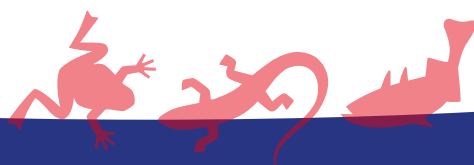
Vissen als verspreiders van plantenzaden

Casper H.A. van Leeuwen

Veel plantensoorten zijn afhankelijk van dieren voor de verspreiding van hun zaden. Bekende voorbeelden zijn bessen die door vogels gegeten worden en graszaden die door grote grazers gegeten worden, waarna de pit uit een bes of een deel van de graszaden het spijsverteringskanaal overleeft. Zo kunnen er vanuit uitwerpselen nieuwe planten ontkiemen, vaak na transport over aanzienlijke afstanden van de moederplant. Verspreiding via dieren voorkomt genetische verarming van plantenpopulaties, het verdwijnen van kleine populaties door toeval en kan soorten de kans geven om verschuivende abiotische omstandigheden te volgen; bijvoorbeeld door klimaatverandering. Behalve verspreiding via vogels en zoogdieren is het misschien minder bekend dat ook vissen zaden verspreiden. Hoe belangrijk is die rol van vissen als zaadverspreiders eigenlijk?



Figuur 1. Ruisvoorns tussen waterplanten. (Foto: Jelger Herder)



Verspreiding van plantenzaden

In zoetwatersystemen hebben waterplanten en oeverplanten vaak zaden die lang kunnen zweven of drijven, zodat ze met de wind, stromend water of wind-gedreven waterbewegingen verspreid kunnen worden. Echter, verspreiding door de wind brengt veel zaden ook naar ongeschikt leefgebied en verspreiding via water werkt met name goed stroomafwaarts. Watervogels kunnen zaden van water- en oeverplanten heel gericht uitwisselen tussen gebieden die qua type habitat sterk op elkaar lijken: eenden en ganzen brengen bijvoorbeeld veel tijd door in verschillende wateren waartussen ze zaden kunnen uitwisselen via doelgerichte vluchten. Maar niet alle zaden zijn voor watervogels makkelijk bereikbaar, zoals bijvoorbeeld zaden die snel zinken. Met name voor zulke zaden kunnen vissen belangrijke verspreiders zijn.

Vissen als zaadverspreiders

Het is veel lastiger om de uitwerpselen van een vis te onderzoeken onder water, dan de uitwerpselen van een vogel of zoogdier van het land te rapen. Ondanks dat er dus logischerwijs relatief minder kennis is over het belang van zaadverspreiding door vissen, is inmiddels wereldwijd van tenminste 275 vissoorten bekend dat ze zaden van allerlei plantensoorten eten en vervolgens ook kunnen verspreiden (Horn, 2011). De belangrijkste ordes van vissen die zaden verspreiden zijn karperachtigen (Cypriniformes), karperzalmachtigen (Characiformes) en meervalachtigen (Siluriformes).

Het belang van vissen voor zaadverspreiding verschilt zowel tussen vissoorten als tussen individuen binnen een soort. Grotere vissoorten verspreiden over het algemeen meer en grotere zaden en vissen met kiezen in hun kaken, zoals de karperzalmachtigen, maken veel zaden kapot tijdens de vertering. Meervalachtigen daarentegen, eten met name het vlezige fruit rondom zaden weg en spugen of keutelen de zaden zelf weer intact uit (Horn *et al.*, 2011; Boedeltje *et al.*, 2015). Naast deze verschillen tussen soorten kunnen er ook verschillen zijn tussen individuele vissen binnen soorten. Sommige individuen verteren het grootste deel van opgegeten zaden en verspreiden ze slechts over kleine afstanden, terwijl andere individuen juist veel zaden intact laten en over langere afstanden meenemen (Pollux, 2017).

Vissen als verspreiders van zaden in Nederland

In Nederland verspreiden met name de Cypriniden zaden, zoals de karper (*Cyprinus carpio*), blankvoorn (*Rutilus rutilus*) en zeelt (*Tinca tinca*). Deze soorten kunnen verschillende plantenzaden of delen van planten eten. Ondanks dat een groot deel van het voedsel verteerd wordt en energie oplevert voor de vis, komen zaden en fragmenten van planten intact in de uitwerpselen terecht (Boedeltje *et al.*, 2019). Om meer inzicht te krijgen in de kans op overleving van ingeslikte plantenzaden, zijn de afgelopen jaren in Nederland diverse experimenten gedaan. Experimenten met karpers hebben aangetoond dat een groot deel van opgegeten zaden van bijvoorbeeld kleine egelskop (*Sparganium emersum*) en pijlkruid (*Sagittaria sagittifolia*) onverteerd weer uitgekeuteld wordt (Pollux *et al.*, 2006). Kleine, harde zaden overleven de vertering beter dan grote, zachte zaden (Boedeltje *et al.*, 2015) en sommige plantenzaden kiemen zelfs beter of sneller nadat ze verteerd zijn door een vis, omdat kleine beschadigingen de kiemrust van de zaden doorbreekt (Boedeltje *et al.*, 2016).



Figuur 2. Voerbolletjes met zaden.
(Foto: Casper van Leeuwen)



Figuur 3. Vis die zaden in bolletjes van voer eet.
(Foto: Casper van Leeuwen)

Recent veldonderzoek met zeelt, blankvoorn en rietvoorn (*Scardinius erythrophthalmus*) heeft laten zien er allerlei plantenzaden en fragmenten van planten teruggevonden werden als je deze soorten in het wild vangt, een dag in een aparte bak water houdt, en vervolgens dit water zeeft om te kijken wat er in de uitwerpselen zit (Boedeltje *et al.*, 2019). Op deze manier werden zaden van 15 plantensoorten teruggevonden, waarvan onder andere berk (*Betula pendula*), moerasandoorn (*Stachys palustris*) en pitrus (*Juncus effusus*) nog konden kiemen. Naast plantenzaden werden ook levende, vegetatieve delen van planten, mossen en kranswieren gevonden, waaronder inheemse soorten zoals eendenkroos (*Lemna minor*), maar ook exoten zoals waterpest (*Eloдея nutallii*) (Boedeltje *et al.*, 2019). Dit onderzoek laat de potentie zien van vissen als verspreiders, met zowel positieve als negatieve effecten op gebieden. Het blijft echter nog wel de vraag over welke afstanden opgegeten plantdelen of zaden daadwerkelijk door de vissen meegenomen kunnen worden. Een zaadje dat binnen een kwartier weer in uitwerpselen naast de moederplant terecht komt, draagt minder bij aan de toekomst van een plantenpopulatie dan een zaadje dat in een nieuw gebied terecht komt. De vraag is daarom of zaden wel lang genoeg in het verteringsstelsel van een bewegende vis kunnen blijven zitten, om daadwerkelijk ergens anders terecht te komen?

Een reis door het verteringstelsel

Hoelang blijft een opgegeten plantenzaad eigenlijk in een vis? Om dit uit te zoeken zijn diverse aquariumexperimenten gedaan. In deze experimenten werden bijvoorbeeld zaden van kleine egelskop in bolletjes van voer gerold, aan karpers gevoerd en vervolgens werden elk uur de uitwerpselen verzameld. Daaruit bleek al dat de meeste zaden wel tussen de vier en acht uur in een vis kunnen verblijven (Pollux *et al.*, 2007). Maar experimenten met vissen die inactief in kleine aquaria gehouden worden, geven mogelijk nog geen helder beeld van de maximale tijd die zaden in het verteringsstelsel kunnen blijven, omdat alleen actief zwemmende vissen kunnen bijdragen aan verspreiding over grote afstanden. Dus de vraag ontstond hoelang zaden dan maximaal in actief zwemmende vissen zouden kunnen blijven?





Figuur 4. Karpers die zaden uitgekeuteld heeft. (Foto: Casper van Leeuwen)



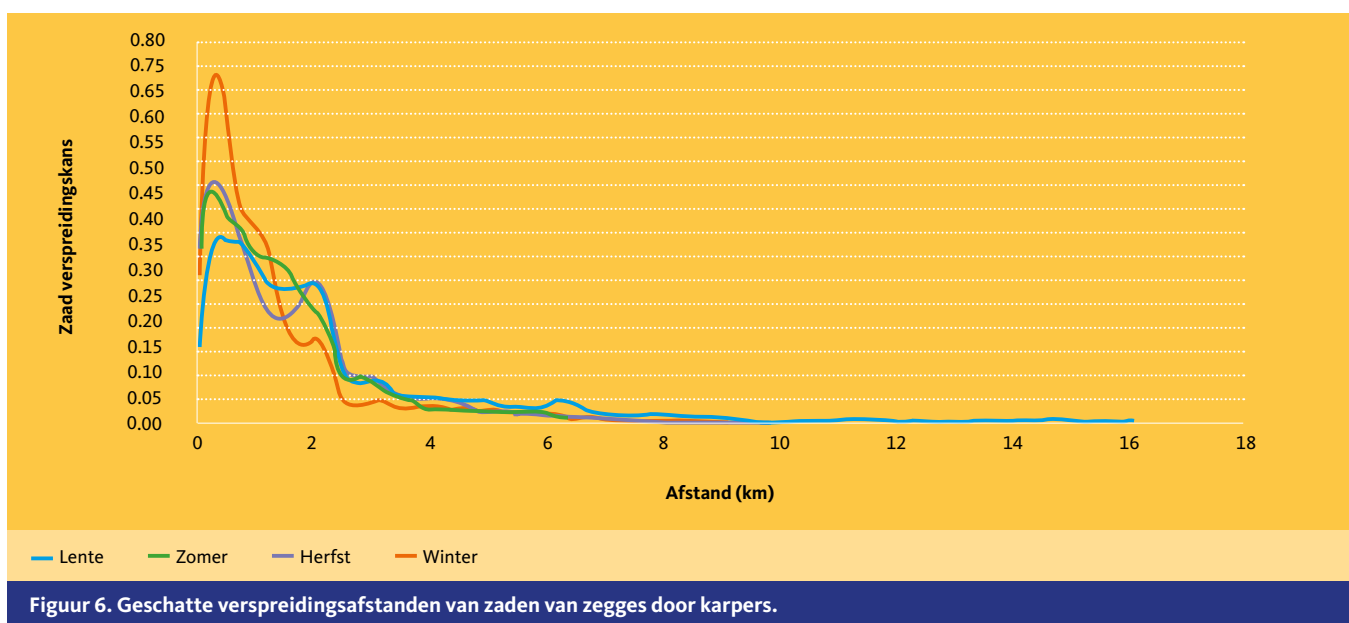
Figuur 5. Uitwerpselen met zeggezaden. (Foto: Casper van Leeuwen)

De oplossing werd gevonden door de inzet van een experiment in een stroomgoot. In deze goot werden vissen gestimuleerd om actief tegen een stroming in te zwemmen. Nu bleek dat zaden die de vissen in bolletjes voer gevoerd kregen, door het actief zwemmen langzamer verteerd werden. Bij actief zwemmen gaat het bloed naar de zwemspieren en het verteringsstelsel wordt relatief minder actief (van Leeuwen *et al.*, 2016). Actief zwemmende karpers van gemiddeld 28 cm lang konden zaden van zegges (*Carex sp.*) wel tot 15 uur in hun verteringssysteem houden, wat langer was dan inactieve controlevissen met een maximum van twaalf uur. Dit betekent dus dat juist bij het actief voortbewegen, de zaden over een langere periode door de vissen meegenomen kunnen worden en daarmee dus mogelijk een langere afstand kunnen afleggen. Dit effect, bij zulke koudbloedige vissen, is opvallend anders dan bij warmbloedige watervogels: die keutelen zaden juist eerder uit als ze actief moeten

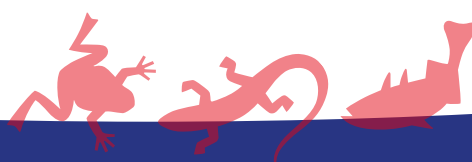
zwemmen, waarschijnlijk omdat de peddelende beweging stimulerend werkt op de darmen (van Leeuwen *et al.*, 2012; Kleyheeg *et al.*, 2015). Omdat het belang van zaadverspreiding over het algemeen toeneemt met de behaalde afstand, is de laatste vraag die zich nu nog aanbiedt hoever een vis in de 15 uur na het opeten van een zaadje zal zwemmen.

Waarheen en hoe ver?

Om hier antwoord op te vinden hebben we in samenwerking met Sportvisserij Nederland hier recent onderzoek naar gedaan. Sportvisserij Nederland had al eerder voor onderzoek twee jaar lang 71 volwassen karpers gevolgd met akoestische zenders in het Noord-Willemskanaal in het noorden van Nederland (van Aalderen *et al.*, 2018). De gegevens over de bewegingen van deze vissen hebben we recent gecombineerd met gegevens over doorvoersnelheden van



Figuur 6. Geschatte verspreidingsafstanden van zaden van zegges door karpers.



plantenzaden door het verteringssysteem van zwemmende karpers in onze stroomgoot (Mulder *et al.*, 2021). Uit dit onderzoek bleek dat de meeste zaden binnen een straal van vier kilometer van de plaats van opeten weer uitgekeuteld worden, maar ook dat vissen zaden tot maximaal 16 kilometer mee konden nemen (Figuur 6). De meeste kans op zaadverspreiding was in de zomer en de herfst, omdat de karpers dan actiever zijn en de meeste zaden beschikbaar zijn. De behaalde verspreidingsafstanden door vissen werden wel voor een groot deel bepaald door de mate van fragmentatie van het watersysteem: doordat de karpers lastig langs sluizen en stuwen konden, werden daar logischerwijs ook geen zaden langs meegenomen. Dit impliceert dat obstakels voor visbewegingen niet alleen lastig zijn voor vissen zelf, als ze bijvoorbeeld naar paaigebieden willen trekken, maar ook dat zulke structuren blokkades kunnen vormen voor de functies van vissen in het ecosysteem, zoals de verspreiding van plantenzaden.

dispersal up to 16 km is possible. To achieve such distances, however, fish movements should not be restricted by fragmentation of their habitat by sluices and weirs. In conclusion, fish can contribute to dispersal of plant seeds, but many aspects remain to be studied. It is important to halt and reverse the ongoing decline of freshwater fish species worldwide, because of their intrinsic value as well as their functions for other organisms in ecosystems.

Literatuur

- Aalderen, R.A.A. van, W. Romeijn & P.A.D.M. Wijmans, 2018. Migratie-onderzoek karper Noord-Willemskanaal. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Boedeltje, G., E. Jongejans, T. Spanings & W.C.E.P. Verberk, 2016. Effect of gut passage in fish on the germination speed of aquatic and riparian plants. *Aquatic Botany* 132: 12-16.
- Boedeltje, G., B. Klutman, M. Schaap, P. Sollman, M. de Vos, J.P.M. Lenssen & W.C.E.P. Verberk, 2019. Plant Dispersal in a Temperate Stream by Fish Species With Contrasting Feeding Habits: The Role of Plant Traits, Fish Diet, Season, and Propagule Availability. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7.



Figuur 7. V.l.n.r. zaad van oeverzegge, pijlkruid en grote egelskop. (Foto's: Casper van Leeuwen)

Tot slot

De afgelopen jaren hebben we veel bijgeleerd over de mogelijk rol van vissen als verspreiders van plantenzaden. Er blijft echter nog veel te leren over dit intrigerende onderwerp. Zoetwatervissen worden door allerlei menselijke activiteiten steeds verder bedreigd, zoals overbevissing en fragmentatie (Groen *et al.*, 2019). Vispopulaties worden kleiner en er zijn verschuivingen in de aanwezige soorten van inheemse naar relatief meer exotische soorten. Deze veranderingen zijn niet alleen nadelig voor vissen zelf, maar hebben ook consequenties voor de vele functies die ze voor andere organismen in ecosystemen vervullen – zoals de verspreiding van planten.

Summary

Fish as plant seed dispersers

Many plant species rely on animal vectors for dispersal of their seeds. Most well-known seed-dispersing animals are birds and mammals, but also fish are important. Fish can notably contribute to upstream dispersal of seeds of aquatic and riparian plant species, and therefore have an important ecological function. Worldwide, over 275 fish species across all biogeographical regions have been identified as seed dispersers, although there is great interspecific and intraspecific variation in their dispersal capabilities. In the Netherlands, most research has concentrated on dispersal by Cyprinids, for which experiments in aquaria and experiments in the field have shown great potential for dispersal of plant seeds and vegetative plant parts. Fish typically retained seed for 4 to 8 hours, but particularly if fish are actively swimming retention up to 15 h is possible because the activity slows their digestive system. Tracking experiments have shown that fish disperse most seeds within 4 km of the location of ingestion, but that

- Boedeltje, G., T. Spanings, G. Flik, B.J.A. Pollux, F.A. Sibbing & W.C.E.P. Verberk, 2015. Effects of seed traits on the potential for seed dispersal by fish with contrasting modes of feeding. *Freshwater Biology*: online early, doi:10.1111/fwb.12550.
- Groen, M., D. van der Hak, M. Verhofstad & M.E. Schiphouwer, 2019. Onderzoek naar de bereikbaarheid van ons water. Power to the Palingprijs 2021. RAVON, Nijmegen.
- Horn, M.H., S.B. Correa, P. Parolin, B.J.A. Pollux, J.T. Anderson, C. Lucas, P. Widmann, A. Tjiu, M. Galetti & M. Goulding, 2011. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: The growing evidence. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 37: 561-577.
- Kleyheeg, E., C.H.A. van Leeuwen, M.A. Morison, B.A. Nolet & M.B. Soons, 2015. Bird mediated seed dispersal: reduced digestive efficiency in active birds modulates the dispersal capacity of plant seeds. *Oikos* 124: 899-907.
- Leeuwen, C.H.A. van, R. Beukeboom, B.A. Nolet, E.S. Bakker & B.J.A. Pollux, 2016. Locomotion during digestion changes current estimates of seed dispersal kernels by fish. *Functional Ecology* 30: 215-225.
- Leeuwen, C.H.A. van, M.L. Tollenaar & M. Klaassen, 2012. Vector activity and propagule size affect dispersal potential by vertebrates. *Oecologia* 170: 101-109.
- Mulder, A.J.E., R. van Aalderen & C.H.A. van Leeuwen, 2021. Tracking temperate fish reveals their relevance for plant seed dispersal. *Functional Ecology* 35: 1134-1144.
- Pollux, B.J.A., 2017. Consistent individual differences in seed disperser quality in a seed-eating fish. *Oecologia* 183: 81-91.
- Pollux, B.J.A., M. de Jong, A. Steegh, N.J. Ouborg, J.M. van Groenendaal & M. Klaassen, 2006. The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology* 51: 2063-2071.
- Pollux, B.J.A., N.J. Ouborg, J.M. van Groenendaal & M. Klaassen, 2007. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. *Functional Ecology* 21: 1084-1091.

Casper H.A. van Leeuwen

Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

Droevendaalsesteeg 10

6708 PB Wageningen

