



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## Causes and effects of the Lake Victoria ecological revolution

Goudswaard, Pleun Cornelis

### Citation

Goudswaard, P. C. (2006, September 6). *Causes and effects of the Lake Victoria ecological revolution*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/4545>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/4545>

**Note:** To cite this publication please use the final published version (if applicable).



## SAMENVATTING

### **Inleiding**

Dit proefschrift is gewijd aan de ecologische omwentelingen die zich in de tweede helft van de twintigste eeuw afspeelden in het Victoriameer in Oost Afrika. De introductie van allochtone vissoorten door de mens veroorzaakte ingrijpende veranderingen in het autochtone visbestand. Grote aantallen cichliden, voornamelijk haplochrominen, verdwenen in hoog tempo. De geïntroduceerde Nijlbaars werd in veel publicaties als de hoofdoorzaak voor die verdwijning aangewezen. De veranderingen op lange termijn ten gevolge van verhoogde eutrofiëring kregen aanvankelijk weinig aandacht. Dat veranderde toen de effecten van die eutrofiëring zich openbaarden in massasterfte van vissen die voor visserij van belang zijn. De rol die uitzetting van tilapia's, speelde bleef eveneens vaak onderbelicht.

Welke veranderingen in het ecosysteem de achteruitgang van de haplochrominen veroorzaakten, werd daarop

onderwerp van discussie maar de oorzaken bleven onduidelijk.

De gegevens die in dit proefschrift worden besproken zijn verzameld in de periode waarin de ingrijpende gebeurtenissen plaatsvonden en dragen bij aan het inzicht in de oorzaken van de veranderingen in de biodiversiteit. Die inzichten zijn van belang voor een duurzame exploitatie van de visbestanden.

### **Hoofdstuk 1**

Het Victoriameer ligt in een van de dichtstbevolkte gebieden van Afrika en de bevolking ziet het meer als een bron van voedsel, inkomen en werk.

Dit hoofdstuk schetst de historische ontwikkelingen van de problematiek rond de door de mens veroorzaakte ecologische ontwikkelingen

Het Victoriameer had een zeer diverse visfauna met honderden soorten haplochrominen en 45 andere soorten waarop zich een visserij had ontwikkeld.

Het haplochrominenbestand werd alleen zeer plaatselijk bevestigd. Nijlbaars (*Lates niloticus*) werd in 1954 geïntroduceerd in de verwachting dat deze predator zich met haplochrominen zou voeden en zelf een waardevolle doelsoort van de visserij kon worden. Daarnaast werd o.a. de Nijltilapia (*Oreochromis niloticus*) ingevoerd waarvan verwacht werd dat die de vangst van inheemse tilapiïne soorten zou kunnen aanvullen.

Betreffende Nijlbaars zijn die verwachtingen uitgekomen, maar op veel grotere schaal dan voorzien. De Nijltilapia heeft niet aan de verwachtingen voldaan. De visserij op meerdere soorten veranderde na de Nijlbaars explosie in het begin van de jaren tachtig in een visserij op slechts drie soorten: Nijlbaars, Nijltilapia en dagaa (*Rastrineobola argentea*).

De verzamelde gegevens die inzicht verschaffen in de ecologische ontwikkelingen in het meer zijn verwerkt in de hoofdstukken 2 t/m 8. Hoofdstuk 9 tracht een sythese te zijn, waarin de rol van de verschillende aspecten zijn verwerkt. De hoofdstukken 2 t/m 9 worden in de tweede helft van hoofdstuk 1 samengevat.

## Hoofdstuk 2

De Nijlbaars nam in het Victoriameer op verschillende plaatsen op verschillende momenten in aantal toe. Dat moment werd in de Mwanzagolf bepaald door de aankomst van een cohort van adulte en sub-adulte Nijlbaarzen in 1984 gevolgd door een sterke daling van de haplochrominen. Een jaar later werden in dit gebied de eerste grote aantallen juveniele Nijlbaarzen aangetroffen. Een sterke daling van het aantal haplochrominen volgde kort na de

aankomst van de Nijlbaars. Dit suggereert dat Nijlbaars de belangrijkste oorzaak van het verdwijnen van de haplochrominen was. Gegevens uit andere gebieden, hoewel minder gedetailleerd zijn, vertonen het zelfde patroon als in de Mwanzagolf.

Uit de waarnemingen wordt geconcludeerd dat juveniele Nijlbaarzen pas een kans kregen op het moment dat de aantallen haplochrominen laag waren. De juveniele Nijlbaarsjes hadden daardoor waarschijnlijk minder last van predatie door de haplochrominen en concurrentie met de haplochrominen om zoöplankton verviel eveneens.

De kolonisatie werd dus in gang gezet door een groep adulte en sub-adulte dieren die een nieuw gebied binnen trokken, er predeerden op de haplochrominen wegvraten en zodoende een omgeving creëerden waarin de jonge Nijlbaarzen konden opgroeien. De Nijlbaarsexplosie in het Victoriameer werd voor het eerst waargenomen in de Nyanzagolf in Kenia in 1979. Dit gebied was een van de zwaarst bevestigde gebieden van het meer. Overexploitatie van haplochrominen door lokale visserij, kan er de oorzaak van zijn dat haplochrominen bestanden zo laag werden, dat de Nijlbaars zich daar voor het eerst succesvol tot grote aantallen kon vermenigvuldigen.

## Hoofdstuk 3

De Nijlbaarssoort die in het Victoriameer werd uitgezet, *Lates niloticus*, was afkomstig uit twee verschillende meren: het Albertmeer op de grens van Oeganda en Kongo en het Turkanameer in het Noordwesten van Kenia. In beide meren komt een tweede soort Nijlbaars voor. In

het Albertmeer *L. macrophthalmus* en in het Turkanameer *L. longispinis*. Deze twee soorten komen in de diepere gedeelten van die meren voor, terwijl *L. niloticus* in de ondiepere gedeelten wordt aangetroffen. Het was bekend dat *L. niloticus* gevoelig is voor lage zuurstofconcentraties. Daarom was het de verwachting dat de verspreiding van *L. niloticus* in het Victoriameer tot het ondiepe water beperkt zou blijven. Dat bleek niet het geval te zijn. In het Victoriameer kwam *L. niloticus* tot op grotere diepten (tot 57 m) voor dan in de meren van oorsprong.

Om te bepalen welke factoren een rol speelden bij de verspreiding van Nijlbaars in het Victoriameer, werden de vangsten in het zuidoostelijk deel van het meer onderzocht in relatie tot diepte, temperatuur en zuurstofconcentraties. Uit een multivariate analyse van de verzamelde data bleek de Nijlbaarsverspreiding vooral gecorreleerd te zijn met de diepte en de interactie tussen diepte en zuurstofconcentratie. Temperatuur speelde geen rol van betekenis.

In het diepe water waren seizoensgebonden migraties van Nijlbaars naar de bovenste waterlagen en naar de kust gecorreleerd met lage zuurstofspanningen bij de bodem. In deze gevallen bleek Nijlbaars een pelagische leefwijze te volgen en daarbij overdag zo diep mogelijk maar nog juist boven de zuurstofarme waterlagen te verblijven.

Met de toenemende eutrofiëring van het Victoriameer is de dikte van de zuurstofloze waterlaag bij de bodem toegenomen en ook de periode dat die laag er is. Plotselinge turbulentie en menging van dit zuurstofloze water met water hoger in de kolom kan zuurstofarmoede in de gehele waterkolom veroorzaken, met massale

vissterfte tot gevolg. Dit verschijnsel werd in de jaren tachtig regelmatig waargenomen. Voortgaande eutrofiëring verhoogt de kans op massasterfte en is daarmee een serieuze bedreiging voor de visserij.

#### Hoofdstuk 4

Dit hoofdstuk geeft inzicht in het migratiepatroon van een aantal algemene soorten in de Mwanzagolf voor en na de opkomst van de Nijlbaars respectievelijk aan het begin en het einde van de jaren tachtig. Detritivore haplochrominen en Nijltilapia (*O. niloticus*) bleven dag en nacht bij de bodem terwijl er voornamelijk overdag werd gevoerageerd op detritus.

Zooplanktivore haplochrominen en dagaa (*R. argentea*) leefden overdag bij de bodem en migreerden s' nachts naar de oppervlakte. Zij leken hun prooien, namelijk zooplankton en witte muggenlarven (*Chaoborus* soorten) te volgen. Deze muggenlarven vertoonden een opvallende verticale migratie binnen het etmaal, met een verblijf in de modderbodem gedurende de dag en een verblijf in de bovenste waterlagen tijdens de nacht. Dit ritme van de muggenlarven is het meest waarschijnlijk te verklaren als een predatorvermijndend gedrag. De visetende meerval, *Schilbe intermedius*, had hetzelfde migratiepatroon als zooplanktivore vissen. Het gedrag van deze meerval kon niet verklaard worden door het achtervolgen van een prooi-soort, omdat de soort zich voedt met haplochrominen die voor een groot deel bij de bodem blijven.

Nijlbaars migreerde gedurende de nacht voor een deel in de waterkolom naar hogere waterlagen, maar de meerderheid bleef bij de bodem. Voedselopname door Nijlbaars vond zowel overdag als s' nachts plaats.

### Hoofdstuk 5

De Nijlgarnaal, *Caridina nilotica*, is een belangrijke voedselbron voor Nijlbaars in het Victoriameer. Het bestand in de Mwanzagolf groeide in 1986 en de daarop volgende jaren ondanks de zware predatiedruk door Nijlbaars. De Nijlbaarsexplosie in de Mwanzagolf in 1985, en het begin van de neergang van het haplochrominen bestand gingen aan de groei van het garnalen bestand vooraf. Tussen 1986 en 2001 daalde de gemiddelde grootte van de garnalen en ook de grootte van de kleinste seksueel actieve vrouwtjes nam af. Dit lijkt een indicatie voor een toegenomen predatiedruk op volwassen garnalen. Veel organismen gaan zich eerder voortplanten bij een toenemende sterfte van volwassen exemplaren.

Voor de Nijlbaarsexplosie waren er gespecialiseerde garnaleneters en visetende haplochrominen in het Victoriameer die alleen volwassen garnalen aten. Er werd aangenomen dat de meeste haplochrominen juveniele garnalen aten wanneer zij die konden vinden. *Bagrus docmak* was van de niet-cichliden de belangrijkste predator van volwassen garnalen. De gecombineerde dichtheid van de predatoren op garnalen werd geschat op 10 kg ha<sup>-1</sup> en de dichtheid van potentiële predatoren op juvenielen werd geschat op 170 kg ha<sup>-1</sup>.

Na de Nijlbaarsexplosie voedden alleen juveniele Nijlbaarsjes tot 10 cm TL en dagaa, *R. argentea* zich met juveniele garnalen (ongeveer 36 kg ha<sup>-1</sup>) en Nijlbaars van 10 tot 50 cm TL (ongeveer 13 kg ha<sup>-1</sup>) at volwassen garnalen.

De ruwe schattingen van de biomassa van de predatoren op garnalen voor en na de Nijlbaars toename wijzen op een gereduceerde predatiedruk op juveniele

garnalen. De predatiedruk op de volwassen dieren veranderde niet. Hieruit blijkt dat er geen eenduidige verklaring is voor de afname van de garnalen. De toename van de garnalenpopulatie kan verklaard worden door het verdwijnen van de haplochrominen. Daarmee verdween namelijk ook de concurrentie met juveniele Nijlbaars om juveniele garnalen. Juveniele Nijlbaarzen kregen daardoor een beduidend grotere kans om op te groeien.

### Hoofdstuk 6

De meervallen van het Victoriameer werden in de vangsten vertegenwoordigd door minimaal zes soorten: *B. docmak*, *Clarias gariepinus*, *S. intermedius*, *Synodontis afroischeri*, *S. victoriae* en *Xenoclaris eupogon*. De eerste vijf soorten werden vóór de komst van de Nijlbaars bevestigd, de eerste drie doelgerichte, de laatste twee als bijvangst van alle andere visserijen. De bestanden gingen in de jaren tachtig achteruit, juist op het moment dat Nijlbaars explosief in aantal toenam en er ecologische veranderingen in het meer optraden. In het diepe en open water van de Mwanzagolf, waar dichtheden van Nijlbaars het hoogst waren, verliep de achteruitgang van meervallen sneller dan in het ondiepe kustwater. In het diepe water verdwenen uiteindelijk bijna alle meervallen. Van de twee grote soorten, *B. docmak* en *C. gariepinus*, verdwenen de juvenielen het eerst.

Dit lijkt een sterke indicatie dat predatie door Nijlbaars op deze soorten een groot effect had, want bij overbevisning zouden juist de grotere exemplaren als eersten verdwijnen. Andere mogelijke factoren voor de afname van de meervallen, waren

het verdwijnen van de haplochrominen als voedselbron voor *B. docmak*, *C. gariepinus* en *S. intermedius*, en de zuurstofarmoede in het diepere water.

De verschillende soorten meervallen werden niet in gelijke mate getroffen. De endemische *Xenoclaris eupogon*, die voornamelijk in diep water verbleef, werd na 1986 nergens meer aangetroffen in de vangsten en is wellicht uitgestorven. De verspreiding van *B. docmak* bleek zich tot het rotshabitat te beperken, waar Nijlbaars niet of nauwelijks voorkwam. De pantsermeervallen *S. afrofisheri* en *S. victoriae* kwamen alleen nog voor in het ondiepe water, evenals *C. gariepinus* en *S. intermedius*. In deze gebieden waren de dichtheden van de grotere piscivore Nijlbaarzen relatief laag.

*S. intermedius* heeft een gedeeltelijk pelagische leefwijze en *C. gariepinus* komt ook voor in ondiepe moerassen, poelen en rivieren die het meer omringen. Daardoor overlappen deze twee soorten maar gedeeltelijk met Nijlbaars.

De mate van overlap in verspreiding van meervallen en Nijlbaars, lijkt bepalend voor de afname van de meervallen. Het patroon van overlap met Nijlbaars en achteruitgang van de aantallen is vergelijkbaar met het patroon dat bij de haplochromine cichliden werd gevonden.

De commerciële vangst van meervallen werd aan het einde van de jaren tachtig gereduceerd tot een bijvangst van de Nijlbaarsvisserij.

### Hoofdstuk 7

Longvis, *Protopterus aethiopicus*, toonde een neergaande trend in de vangsten sinds het begin van de jaren zeventig. De vangsten

van hetzelfde schip en net in de Mwanzagolf liepen terug van 67.5 kg h<sup>-1</sup> in 1973 terug tot 5.5 kg h<sup>-1</sup> in 1986. Een trend die ook werd vastgesteld in de vangsten van andere schepen, die tussen 1986 en 1990 daalden van 1.3 kg tot 0.07 kg h<sup>-1</sup>.

Longvis is luchtademende vissoort die zijn leven vooral in het zeer ondiepe water en in moerassen doorbrengt. Juvenile longvissen, < 40 cm, kwamen in het open water niet voor. De overlap in verspreiding met Nijlbaars betrof uitsluitend volwassen dieren. Een aanzienlijk deel hiervan had een lichaamsomvang die te groot was om als prooi voor Nijlbaarzen te dienen. Hierdoor werd de predatiedruk van Nijlbaars op deze soort beperkt. Zuurstofarmoede in het diepere water van het Victoriameer, algenbloei en de geringe helderheid van het water als gevolg van eutrofiëring zijn waarschijnlijk niet aan te merken als oorzaken voor de neergang van de longvis, omdat longvissen in het diepere water niet voorkomen en goed aangepast zijn aan het leven in troebele moerassen waar het zicht - ook zonder eutrofiëring - al heel beperkt was.

Overexploitatie door vissers in combinatie met het in cultuur nemen van de moerassige oevers van het meer waar mannelijke longvissen hun nesten en jongen bewaken zijn aannemelijkere oorzaken voor de neergang van de longvis in het Victoriameer.

### Hoofdstuk 8

De twee endemische tilapiïne soorten *Oreochromis esculentus* en *O. variabilis* waren sinds lang de doelsoorten van een grote visserij op het Victoriameer. Toenemende visserijdruk over de jaren leidde tot een verminderde vangst per net

en kleinere vissen. Uiteindelijk ging ook de totale vangst in het meer achteruit. Tussen 1951 en 1954, werden enkele tilapiasoorten in het meer los gelaten die gedacht werden aanvullend op de endemische soorten te zijn en in 1954 werd de Nijlbaars in het meer geïntroduceerd.

Dertig jaar na deze introducties en nog voor de Nijlbaarsexplosie in de Mwanzagolf, bleek *O. niloticus* de meest succesvolle introductie van de tilapias te zijn geweest. De mannetjes van *O. niloticus* hadden de inheemse soorten van op de baltsplaatsen verdreven. Het resultaat was dat de inheemse tilapiasoorten in de jaren 70 en 80 bijna geheel waren verdwenen en dat hun plaats werd ingenomen door *O. niloticus*.

Nijlbaars werd na de grote toename in de jaren 80 al snel een aantrekkelijke doelsoort voor vissers die hun grofmazige kieuwnetten in het diepere water plaatsten en daarmee de visserijdruk op *O. niloticus* in het ondiepe water nabij de oevers van het meer verlaagden. Toename van *O. niloticus* bestanden was het gevolg van deze verminderde visserijdruk. De vissen groeiden ook tot een groter gemiddelde lengte, hetgeen ook duidde op een verminderde visserijdruk. De totale vangst van *O. niloticus* in het Victoriameer nam toe. De inheemse tilapiasoorten herstelden zich echter niet. De dichtheden werden extreem laag of verdwenen helemaal uit het meer. Deze soorten komen nog wel voor in randmeren waar Nijltilapia niet wordt aangetroffen.

Nijlbaars bleek soms te prederen op tilapias, maar de beperkte overlap in verspreiding is waarschijnlijk een belangrijke verklaring waarom de soorten naast elkaar

kunnen leven. Alleen de Nijlbaarzen in het gebied van de overlap die een voldoende grote bekopening hadden, konden op grote tilapiines prederen.

Op basis van de bovengenoemde waarnemingen wordt het verdwijnen van de inheemse tilapiines exclusief toegeschreven aan de concurrentie met *O. niloticus*.

### Hoofdstuk 9

In het laatste hoofdstuk worden de onderlinge relaties tussen de belangrijkste componenten afgezet tegen de veranderingen in het Victoriameer.

Visserij had een merkbaar effect op de haplochromine visbestanden in het Victoriameer. Die visserij was echter geconcentreerd nabij lokale afzetmarkten en visserijeffecten in afgelegen gebieden waren beperkt. De visserij op andere vissoorten was aantoonbaar groot. Door de onstuimige groei van het Nijlbaarsbestand ontwikkelde zich ook een doelgerichte visserij op die soort en daarmee is de productie van vis uit het Victoriameer meervoudig toegenomen.

Landgebruik in het omringende gebied van het Victoriameer is een factor van grote betekenis voor de ecologie van het meer, vooral in verband met eutrofiering van het water. Landbouw, ontbossing en het in gebruik nemen van de moerassige oevers van het meer zijn langetermijnontwikkelingen die samengaan met de toenemende bevolkingsdruk in het gebied. Deze ontwikkelingen zijn reeds in het begin van de 20-ste eeuw in gang gezet. Het ontginnen van de oeverzone van het meer heeft vooral voor longvis zeer nadelige effecten gehad. Eutrofiering van het water in het Victoriameer heeft aantoonbaar invloed op de algenproductie, het zuurstofregime en

de helderheid van het water en daarmee op de visbestanden. Eutrofiëring speelt echter een beperkte rol bij de Nijlbaarsexplosie en de daarmee samengaande ineenstorting van de haplochromine bestanden. Een indicatie daarvoor is de waargenomen terugkeer van zooplanktivore haplochromine soorten in de jaren negentig, tijdens een periode van Nijlbaars overexploitatie en voortschrijdende eutrofiëring. De aanwezige soorten haplochrominen blijken zich aan de beperkte helderheid van het water en lage zuurstofconcentraties te hebben aangepast.

Haplochrominen bleken als predatoren en concurrenten een groot negatief effect te hebben op dagaa, juveniele garnalen en juveniele Nijlbaars. Haplochrominen en garnalen hadden als voedselbron een groot positief effect op adulte Nijlbaars aantallen. Een gereduceerd Nijlbaarsbestand als gevolg van overbevissing kan de groei van haplochrominen bestand bevorderen.

Het lijkt er daarom sterk op dat de intensiteit van visserijinspanning op Nijlbaars, de balans van het ecosysteem kan doen variëren tussen een systeem met haplochrominen zonder of met haplochrominen.

