

**De effectiviteit van**  
**schoolgedrag als**  
**bescherming tegen**  
**predatoren**



Datum: 21 Juli 2010  
Door: Ellen Duister  
studentnummer 1683950  
Supervisie door Charlotte Hemelrijk  
Behavioural Ecology and Self-Organisation

## **Samenvatting**

Schoolgedrag is veel bestudeerd, met vooral aandacht voor de voordelen met betrekking tot bescherming tegen predatoren.

In deze bachelorscriptie worden deze voordelen besproken, als ook de nadelen van schoolgedrag met betrekking tot predatoren.

Onderwerpen zijn de interactie van scholing met andere activiteiten, het effect van schoolgedrag op de detectie van en ontmoetingen met predatoren, vluchtgedrag en ontsnappingsmanoeuvres, de invloed van het aantal individuen binnen de school en de dichtheid van de school, het verwarrings- en uitzonderingseffect, de veiligste locatie binnen de school, en predatoren die succesvol op scholen jagen.

Geconcludeerd wordt dat scholing een effectieve manier kan zijn voor vissen om zichzelf te beschermen tegen predatoren, maar dat dit erg afhankelijk is van de aanvalstechnieken van predatoren. Er zijn ook vele predatoren die succesvol op scholen jagen, er zal dus een balans moeten zijn tussen scholen, solitaire vissen en predatoren. Waar deze balans ligt is afhankelijk van welke soorten aanwezig zijn.

## **Inhoudsopgave**

<i>Samenvatting</i>	2
<i>Inhoudsopgave</i>	3
<i>Introductie</i>	4
<i>Algemeen</i>	4
<i>Schoolgedrag en overige activiteiten</i>	5
<i>Ontmoeten &amp; ontdekken van predatoren</i>	5
<i>Vluchtgedrag, ontsnappingsmanoeuvres</i>	6
<i>Aantal individuen in de school</i>	7
<i>Dichtheid van de school</i>	8
<i>Verwarrings- en uitzonderingseffect</i>	8
<i>Waar is de veiligste locatie binnen de school?</i>	9
<i>Wanneer werkt schoolgedrag niet?</i>	9
<i>Conclusie &amp; Discussie</i>	10
<i>Referentielijst</i>	12

## Introductie

Groepen dieren worden door het hele dierenrijk heen aangetroffen, van insecten tot vogels, van vissen tot zoogdieren. Voor vissen wordt dit fenomeen schoolgedrag of schoolvorming genoemd. Aan dit fenomeen worden verschillende voordelen toegedicht ten opzichte van op zichzelf zwemmen.

Zo zou schoolgedrag een reproductief voordeel kunnen hebben, aangezien de vis niet op zoek hoeft naar een partner maar die 'gewoon' in de school kan vinden (Krause and Ruxton 2002). Ook een energetisch voordeel kan mogelijk behaald worden in een school; een vis kan gebruik maken van de wervelingen geproduceerd door de vissen voor hem, en misschien ook van de boeggolp van vissen achter hem (Pitcher 1993; Stamhuis, Duister et al. 2010 unpublished).

Foerageren wordt mogelijk ook vergemakkelijkt in een school, vele ogen zien immers sneller waar er voedsel beschikbaar is. Echter, hoewel er over het algemeen meer voedsel gevonden wordt is er tegelijkertijd competitie voor hetzelfde voedsel (Pitcher 1993; Krause and Ruxton 2002).

Maar het meest onderzochte en belangrijkste voordeel is toch wel bescherming tegen predatoren. Dit kan als belangrijkste voordeel samenvallen met voordelen ten aanzien van foerageren.

In een school wordt verondersteld dat door de vele ogen predatoren eerder opgemerkt, is er 'safety in numbers', en predatoren worden verward door de vele op elkaar lijkende vissen. Maar is dit ook daadwerkelijk zo? Heeft schoolgedrag misschien nog hieraan gelinkte nadelen? Is schoolgedrag echt zo effectief als bescherming tegen predatoren?

## Algemeen

Een visschool ziet er prachtig uit, al die honderden, soms wel duizenden vissen die op het oog allemaal gecoördineerd zwemmen. Binnen de school zwemmen vissen niet op een willekeurige positie; visscholen hebben structuur. Dit is aangetoond in verschillende onderzoeken, zowel met levende vissen alsook met simulaties (Partridge, Pitcher et al. 1980; Inada and Kawachi 2002; Hemelrijk and Kunz 2005).

Ook blijkt dat een school niet uit een willekeurig bijeengekomen groep vissen bestaat. Scholen bestaan vooral uit vissen van dezelfde grootte, zowel in simulaties als echte scholen (Hemelrijk and Kunz 2005; Jones, Croft et al. 2010).

De redenen voor het ontstaan van een school kunnen erg simpel zijn, zoals gedemonstreerd door W. D. Hamilton: "Het zelfzuchtig ontwijken van een predator kan leiden tot aggregatie" (quote uit Hamilton 1971). Dus enkel predatiedruk kan al zorgen voor aggregatie, oftewel schoolgedrag. In de praktijk echter zullen het verschillende factoren zijn die het schoolgedrag veroorzaken, waarbij de vissen zullen proberen de voordelen zo veel mogelijk uit te buiten en de nadelen zo veel mogelijk te ontwijken.

Zoals hierboven genoemd bestaat een school vooral uit vissen van dezelfde grootte. Dit kan op zichzelf al voordelen hebben voor het zwemmen zelf.

Elke vis heeft namelijk een eigen optimale zwemsnelheid, die afhankelijk is van zijn lichaamslengte. Grotere vissen van dezelfde soort hebben hierdoor een hogere zwemsnelheid.

Aangezien de snelste vis de snelheid van de gehele school bepaalt, is het voordelig om in een school te zwemmen met vissen van ongeveer dezelfde lengte. Hierdoor zal de schoolsnelheid ongeveer overeenkomen met de individuele optimale zwemsnelheid van de vissen, waardoor deze niet snel uitgeput raken (Conradt and Roper 2001, zoals beschreven in Jones, Croft et al. 2010; Ruckstuhl 2007).

Wanneer een school aangevallen wordt door een predator zal elke vis op topsnelheid wegzwemmen. Doordat vissen die veel kleiner of groter zijn dan de rest van de school een erg verschillende topsnelheid hebben zullen deze in dit geval gescheiden raken van de school. Aangezien gescheiden individuen, zogeheten stragglers, veel makkelijker gegrepen worden door een predator is het dus zelfbescherming te zorgen niet van de school gescheiden te worden in een vluchtsituatie. Predatie stimuleert dus op deze manier

schoolvorming met vissen van dezelfde grootte (Major 1978; Jones, Croft et al. 2010).

### **Schoolgedrag en overige activiteiten**

Wanneer een vis op zichzelf is moet hij zelf uitkijken voor predatoren, en kan dus moeilijk tegelijkertijd waakzaam zijn en foerageren of paren (Magurran 1990; Morrel and William 2008). Deze vis moet dus een keuze maken tussen waakzaamheid en andere activiteiten. Hoewel de waakzaamheid nooit helemaal afwezig zal zijn is deze tijdens andere activiteiten wel lager, en daardoor is het predatierisico op die momenten hoger.

De keuze om waakzaam te blijven of te foerageren is waarschijnlijk afhankelijk van de noodzaak tot beide activiteiten. Wanneer een vis erg hongerig is zal hij eerder predatierisico voor lief nemen om te kunnen foerageren (Huckstorf, Lewin et al. 2009). Een voorbeeld is te gaan foerageren op een plek waar het predatierisico hoger is, maar er wel meer voedsel is (Pitcher, Lang et al. 1987). Andersom zal een voldane vis liever gaan foerageren op een locatie waar het predatierisico lager is, al is daar minder voedsel beschikbaar (Buckel and Stoner 2004).

Vissen in een school hebben de mogelijkheid om minder tijd aan waakzaamheid besteden, er zijn immers andere vissen die dit ook kunnen doen. Hierdoor houdt elke vis meer tijd en energie over voor foerageren, paren en alle andere activiteiten.

Herczeg, Gonda et al. (2009) suggereren dat schoolgedrag bepaalde socialiteitskosten met zich meebrengt, kosten gerelateerd aan de herhaalde interacties met andere individuen. Dit zijn kosten die ontstaan uit bijvoorbeeld de agressie gerelateerd aan een dominantiehiërarchie. Evolutie zou vervolgens kunnen selecteren voor minimalisering van deze kosten, vooral als er grote voordelen zijn aan groepsvorming, zoals bij een hoge predatiedruk. Uit hun resultaten blijkt dat in alle bestudeerde populaties deze kosten bestaan, maar deze minimaal waren in populaties waar een hoge predatiedruk heerst. Dit wijst op een mogelijke genetische component om deze kosten te onderdrukken, en dat predatie selecteert voor deze onderdrukking (Herczeg, Gonda et al. 2009).

### **Ontmoeten & ontdekken van predatoren**

Zoals hierboven vermeld is een van de mogelijke voordelen van schoolgedrag dat predatoren eerder ontdekt worden, doordat er meer ogen zijn die de omgeving in de gaten houden (Parrish 1989; Magurran 1990; Rountree and Sedberry 2009). Deze theorie wordt dan ook de 'vele-ogen' ('many-eyes') theorie genoemd. Een voordeel bij deze theorie is dat de school hierdoor meer tijd heeft voor zijn ontsnappingsmanoeuvres, waardoor de kans op een succesvolle ontsnapping hoger is.

Ook wordt er gesuggereerd dat op zichzelf zwemmende vissen vaker een predator tegenkomen dan een school, doordat er minder verschillende locaties zijn waar vissen aanwezig zijn in hetzelfde gebied (Brock and Riffenburgh 1960). Deze suggestie is gebaseerd op de aanname dat een school vissen even makkelijk gezien wordt door een predator als een enkele vis, en een predator een school ook even makkelijk aanvalt als een enkele vis.

Wanneer een predator slechts 1 vis eet per ontmoeting met een prooi is dat een groot gevaar voor vissen die op zichzelf zijn. Bij een ontmoeting immers is deze solitaire vis sowieso het doelwit van een aanval. Vissen in een school hebben hier een voordeel, omdat het risico van het doelwit zijn van de aanval verdeeld wordt. Vissen in een school hebben hierdoor dus een lager predatierisico, vergeleken met vissen die op zichzelf zijn.

Het discussiepunt bij deze aanname is echter de zichtbaarheid van een school. Als een school beter zichtbaar is dan een enkele vis kan een predator een school al op langere afstand opmerken. Hierdoor kan een predator mogelijk vaker een school aanvallen, als deze achter de prooi aangaat die hij het beste ziet.

Dit zou vooral kunnen gelden in water waar de zichtbaarheid niet erg goed is (troebel en/of 's nachts). Hier moeten predatoren eerst zoeken naar prooi, en daardoor vallen ze mogelijk eerder alles aan wat ze tegenkomen.

Verschillende studies hebben gevonden dat een predator inderdaad vaker een school aanvalt dan een enkele vis, of de grotere van twee scholen prefereert (Krause and Godin 1995;

Botham, Kerfoot et al. 2005). Dit suggereert een mogelijk verschil in zichtbaarheid, bijvoorbeeld doordat een school vissen actiever is dan een enkele vis. Krause en Godin (1995) keken daarom ook naar het effect van activiteit van de school, door de watertemperatuur te variëren. Bij een lagere watertemperatuur zijn vissen minder actief, waardoor een kleine school bij een hogere temperatuur een hoger activiteitsniveau heeft dan een grote school bij lage temperatuur. Er werd gevonden dat de predator een voorkeur had voor de meest actieve school, ongeacht het absolute aantal vissen (Krause and Godin 1995). Deze uitkomst suggereert dat een predator vooral gevoelig is voor het relatieve activiteitsniveau van scholen, en dan op de school afgaat die het meest actief is. In de praktijk, wanneer het water overal even warm is, betekent dit natuurlijk de grootste school. Dit is dan ook sterke ondersteuning voor de hypothese van Krause en Godin dat een school zichtbaarder is dan een enkele vis, en door het hogere activiteitsniveau vaker aangevallen wordt. De toename in hoeveelheid aanvallen balanceert hierdoor het verspreide risico bij een aanval, waardoor het uiteindelijke risico voor vissen in een school en solitaire vissen redelijk hetzelfde zou kunnen zijn.

Visuele indicatoren van de aanwezigheid van een predator zijn voor sommige soorten niet nodig, geuraanwijzingen kunnen ook genoeg zijn om vluchtgedrag te induceren (Kullman, Thunken et al. 2008).

Vissen kunnen zeer snel informatie doorgeven aan elkaar door middel van aparte gedragingen en elektrische signalen, en deze signalering zou ook bedoeld kunnen zijn voor de predator. Predatoren die afhankelijk zijn van het verrassingselement voor een succesvolle aanval kunnen hun voordeel doen met deze signalen. Als ze al gesignaleerd zijn valt het verrassingselement weg, en is de kans op een succesvolle aanval veel kleiner. De predator kan in dit geval beter de waarschijnlijk onsuccesvolle aanval afbreken en op zoek gaan naar andere, nietsvermoedende prooi.

Door dit soort signalen, mogelijk gemaakt door de vroege detectie van predatoren, kan de prooi dus zelf de aanvalsratio van predatoren verminderen (Magurran 1990).

## **Vluchtgedrag, ontsnappingsmanoeuvres**

Wanneer aangevallen door een predator zal een school vluchten. Er worden ontsnappingsmanoeuvres uitgevoerd om te ontkomen aan de predator. Wanneer de vissen dit niet zouden doen kan de predator heel makkelijk een van hen grijpen, en elke vis zal willen voorkomen dat hij gegrepen wordt.

De beste manier om dit te voorkomen verschilt echter per situatie, en deel zijn van een school of niet is ook van invloed. Zoals eerder genoemd is deel blijven van een school een goede strategie voor vissen in de school, stragglers worden immers veel makkelijker gegrepen dan vissen binnen de school (Major 1978; Parrish 1989).

Wat waarschijnlijk niet werkt is altijd hetzelfde reageren. De predator zal dit waarschijnlijk vroeg of laat doorhebben, en erop in kunnen spelen. Uiteindelijk wordt de vis dan toch gegrepen. Verschillende manoeuvres is de juiste strategie, en vooral het onvoorspelbaar houden welke manoeuvre wanneer gebruikt wordt helpt (Domenici and Batty 1997).

Naarmate een vis ouder wordt zal hij ook meer ervaring opdoen in het ontwijken van predatoren. Deze ervaring helpt ook te leren welke manoeuvres wel of niet werken, zodat een vis steeds efficiënter kan reageren (Dill 1974).

De reactietijd tussen het opmerken van een predator en het begin van een ontsnappingsmanoeuvre lijkt twee pieken te hebben, een snelle en een langzame reactie. De langzame reactietijd is nog steeds veel minder dan een seconde, maar wel significant langzamer dan de snelle reactie (Domenici and Batty 1994; Domenici and Batty 1997).

Of vissen vooral snel of langzaam reageren is deels afhankelijk van schoolgedrag. Vissen in een school hebben vaker een langzame reactie. Schoolgedrag zou de drempel voor de snelle reactie kunnen verhogen, waardoor de vissen een meer correcte richting op kunnen zwemmen en het aantal botsingen kunnen verminderen (Domenici and Batty 1994; Domenici and Batty 1997). De langzamere reactie kan dus de coördinatie binnen de school verhogen, en mogelijk hierdoor de kans op ontsnapping bij een aanval verhogen (Domenici and Batty 1997).

Wanneer een vis op zichzelf is moet hij zelf predatoren op tijd opmerken en vluchten; wanneer een vis deel is van een school zullen de overige vissen een deel van deze

waakzaamheid over kunnen nemen waardoor er meer tijd en energie overblijft voor overige activiteiten. Het is dan ook niet nodig om zelf de predator opgemerkt te hebben, het is voldoende als er enkele vissen uit de school hem hebben opgemerkt en die informatie doorgeven. Als er vele vissen uit de school reageren is het zo goed als zeker dat er inderdaad een predator in de buurt is en vluchtgedrag op zijn plaats is. Het aantal buurvissen waar een vis op let voor reactie heeft dan ook zeker effect (Magurran and Higham 1988 zoals beschreven in Magurran 1990; Inada and Kawachi 2002).

Wanneer een predator wordt opgemerkt kan deze informatie, zoals hierboven gezegd, zeer snel door de school verspreid worden. Dit gaat sneller dan de predator kan zwemmen. Het wordt het Trafalgar effect genoemd, naar de 'Battle of Trafalgar' van Admiraal Nelson, die via signalen op zijn schepen snel op de hoogte werd gebracht van gebeurtenissen buiten zijn eigen gezichtsveld (Krause and Ruxton 2002).

Zodra de aanwezigheid van een predator bekend is zal de school als een schijnbaar grote gecoördineerde groep reageren, met verschillende mogelijke ontsnappingspatronen tot gevolg. Welk patroon ontstaat hangt onder andere af van de fractie vissen die snel of langzaam reageert. Een andere fractie vissen die snel reageert heeft een ander patroon tot gevolg (Domenici and Batty 1997).

Een vis kan onverhoopt de verkeerde kant op beginnen te zwemmen, naar de predator toe in plaats van ervandaan. Wanneer deze vis binnen een school is zal de vis zijn zwemrichting kunnen vergelijken met de rest van de school, en hierdoor zijn richting kunnen corrigeren.

Een solitaire vis kan zijn richting niet vergelijken met andere vissen, en zal dit dus niet kunnen doen. Schoolgedrag stimuleert dus de juiste zwemrichting-respons op een predator (Domenici and Batty 1994; Domenici and Batty 1997).

Individuele variatie binnen de school zal hier ook helpen, sommige vissen zullen beter in staat zijn de juiste richting te bepalen dan anderen. De vissen die hier minder goed in zijn kunnen hierdoor kunnen profiteren van de juiste richting gekozen door de vissen die wel de juiste richting kiezen. Dit is ook bewezen voor groepen vogels (Hilton, Cresswell et al. 1999).

Groepen vogels en vissen kunnen goed met elkaar vergeleken worden, aangezien ze allebei leven in drie dimensies. Het grootste verschil is uiteraard het medium waarin ze leven, lucht en water. Maar veel mechanismen die werken bij vogels werken ook bij vissen, en andersom. Alles bij elkaar genomen lijkt schoolgedrag dus een goede manier om tijd en energie te besparen op waakzaamheid. Ook helpt het een betere reactie op predatoren te realiseren. Al deze voordelen helpen echter alleen als een vis deel van de school blijft, zoals ook J. K. Parrish zich al realiseerde in 1989.

Helaas heeft schoolgedrag ook mogelijke nadelen voor het vluchtgedrag van vissen. Waar vele vissen op een plek bijeen zijn wordt er meer zuurstof verbruikt. Dit kan leiden tot een zuurstoftekort, hypoxia, in het water. Als een predator dan aanvalt kan hypoxia een verstoring in de synchronisatie van de school tot gevolg hebben, waardoor de school niet meer goed gecoördineerd reageert en hierdoor een hoger risico loopt (Domenici, Lefrancois et al. 2007).

## **Aantal individuen in de school**

De grootte, de hoeveelheid vissen in de school is een erg belangrijke factor bij schoolvorming. Het wordt over het algemeen aangenomen dat grotere scholen een betere bescherming bieden dan kleinere, en de voorkeur van vissen om zich bij een grotere school te voegen als ze de keus hebben uit een grotere of kleinere school lijkt dit te steunen (Linden 2007).

In simulaties kan de grootte van de school puur afhankelijk gemaakt worden van het beschikbare voedsel (Beauchamp and Esteban 2005). In de praktijk zal de grootte van de school echter van verschillende factoren afhangen. Zoals verteld onder het kopje 'Ontmoeten & ontdekken van predatoren' is een school vissen waarschijnlijk makkelijker te zien dan een enkele vis (Krause and Godin 1995). Scholen kunnen hierdoor makkelijker aangevallen worden, hoewel het gespreide risico dit uitbalanceert.

Het verwarringseffect (later besproken), dat werkt door de limieten van het visuele systeem van de predator uit te buiten, heeft alleen nut tot een bepaalde schoolgrootte. Bij die schoolgrootte is de limiet bereikt, en elke verdere vis die bij de school heeft geen effect meer behalve het gebied waarin het verwarringseffect werkt vergroten. Dit heeft tot gevolg dat medium- en grote scholen dezelfde ratio van aanvallen ervaren; voor beiden geldt namelijk

dat de visuele limiet is bereikt en het dus even lastig is om een vis te vangen (Krause and Godin 1995).

Vanuit het oogpunt van de predator gezien is het formaat van de school ook van belang. Hoewel een grotere school beter zichtbaar is, is bij een kleinere school of enkele vis makkelijker een vis te vangen. Gelukkig is er een manier om het verwarringseffect van scholen teniet te doen; namelijk zelf een school vormen. Een groep van predatoren kan een school prooi makkelijk opbreken in kleinere schooltjes en/of individuele vissen, waarna die relatief makkelijk te vangen zijn (Major 1978; Foster, Ritz et al. 2001). In het lab zijn er tegengestelde resultaten gevonden ten aanzien van de voorkeur van predatoren voor het aanvallen van een school of enkele vis (Botham and Krause 2005a). Cresswell en Quinn (2004) vonden dat vogel-predatoren vooral de meest kwetsbare zwerm vogels aanvielen. Dit komt meestal neer op de kleinste zwerm en/of de zwerm die ver weg is van een schuilplaats. Ze suggereren dan ook dat predatoren hun aanvallen meestal vooruit plannen. Soms echter vallen predatoren een andere, minder kwetsbare prooi aan die ze per toeval tegenkomen. Ook vinden Cresswell en Quinn ondersteuning voor de hypothese dat predatoren reageren op subtiele veranderingen in de kwetsbaarheid van hun prooi (Cresswell and Quinn 2004). Zoals eerder gezegd zijn vogels en vissen vergelijkbaar, dus deze resultaten zouden ook bij vissen van toepassing kunnen zijn.

### **Dichtheid van de school**

De dichtheid van de school kan onafhankelijk van de grootte van de school variëren. Als er geen predators aanwezig zijn is de dichtheid laag, en zwemmen de vissen relatief ver uit elkaar. Zodra er een predator opgemerkt wordt, of de geur van een predator wordt opgepikt, zullen de vissen dicht bij elkaar gaan zwemmen. De vissen zullen echter niet zo dicht op elkaar gaan zwemmen als theoretisch mogelijk is (Domenici, Batty et al. 2000; Kullman, Thunken et al. 2008).

Dit kan zijn om voldoende ruimte over te houden voor het manoeuvreren. Een andere mogelijkheid is dat vissen door zelfzuchtig gedrag dicht bij elkaar uitkomen. Als een predator de vis aanvalt die het dichtst bij hem is, is het voordelig om zo dicht mogelijk bij andere vissen te zwemmen. Dit komt omdat dan het gebied waarin een vis het dichtst bij de predator is dan zo klein mogelijk is. Uiteraard is het beste nog aan de tegenovergestelde kant van de school gaan zwemmen.

Ook heeft honger een effect op de dichtheid, een school hongerige vissen heeft een lagere dichtheid dan een school voldane vissen (Huckstorf, Lewin et al. 2009).

### **Verwarrings- en uitzonderingseffect**

Hoe meer de vissen in een school op elkaar lijken, hoe lastiger het is voor een predator om zich op een vis te focussen en die te vangen. Dat is de theorie achter het verwarringseffect (confusion effect). Het is dan ook gedefinieerd als de 'verminderde aanval-tot-vangst-ratio' die een predator ervaart als gevolg van het niet in staat zijn zich te concentreren op een enkele vis en die aan te vallen (Krause and Ruxton 2002).

Het uitzonderingseffect (oddity effect) is de tegenhanger van het verwarringseffect. Het verwarringseffect wordt veroorzaakt door vissen die op elkaar lijken, het uitzonderingseffect wordt veroorzaakt door vissen die niet op elkaar lijken. Het uitzonderingseffect houdt in dat wanneer een vis verschilt van de vissen om hem heen een predator makkelijker op deze 'vreemde' vis kan concentreren en hem vangen. Een 'vreemde' vis wordt dan ook inderdaad significant meer gevangen dan een 'gewone' vis (Ruxton, Jackson et al. 2007). Zodra een afwijkend fenotype vaak genoeg voorkomt binnen de school (bijvoorbeeld 50% van de school, een hoger percentage is niet nodig) wordt het uitzonderingseffect teniet gedaan voor dit fenotype en werkt het verwarringseffect ook voor hen (Ruxton, Jackson et al. 2007). Doordat een hoger percentage dan 50% niet nodig is kan het verwarringseffect dus ook werken voor scholen bestaande uit twee of meer soorten. Het uitzonderingseffect is sterker in grotere scholen dan in kleine (Krakauer 1995), omdat er in grotere scholen meer individuen nodig zijn om de 50% te bereiken. Er zijn dus meer vissen nodig om het uitzonderingseffect



teniet te doen.

Het verwarringseffect zou werken doordat het visuele systeem van een predator limieten heeft aan wat het tegelijkertijd kan verwerken. Met vele vissen samenscholen zou die limieten overschrijden, waardoor de predator aarzelt tijdens de aanval. De predator zou niet in staat zijn zijn concentratie te houden op een specifieke vis, en daardoor heeft de gehele school meer kans te ontkomen (Neil and Cullen 1974).

Het verwarringseffect heeft echter alleen effect op de tijd die de predator nodig heeft om een vis te vangen, niet op de kans die een vis heeft om te ontkomen (Ruxton, Jackson et al. 2007). Een dichter opeengepakte school heeft geen groter verwarringseffect dan een minder dichte school, of in elk geval is daar geen bewijs voor gevonden (Ruxton, Jackson et al. 2007).

Ook hier heeft schoolgedrag met vissen van dezelfde grootte meerdere voordelen; het vergroot mogelijk de verwarring omdat de vissen meer op elkaar lijken, en ook de overeenkomsten in zwemsnelheid kunnen helpen de verwarring in stand te houden.

Het verwarringseffect wordt heel makkelijk gecreëerd, er is geen gecoördineerd gedrag van de school voor nodig (Ruxton, Jackson et al. 2007). Het is mogelijk, of waarschijnlijk, dat coördinatie het wel versterkt. Mogelijk is dit in combinatie met het voorkomen van een uitzonderingseffect op de vis zelf, dat kan ontstaan als een vis niet dezelfde kant op zwemt als de rest van de school. In dit geval is het verwarringseffect dus deels een gevolg van het ontwijken van het uitzonderingseffect.

Hoe meer de vissen in de school op elkaar lijken, hoe sterker het verwarringseffect kan zijn. In simulaties kunnen alle fenotypische verschillen tussen vissen weggehaald worden, en hier wordt dan ook een sterk verwarringseffect gevonden (Ruxton, Jackson et al. 2007).

In de natuur echter zullen er altijd (kleine) verschillen zijn, dus de volle sterkte van het verwarringseffect is misschien een onhaalbaar doel.

### **Waar is de veiligste locatie binnen de school?**

Het lijkt erg logisch om te denken dat de veiligste plek om te zijn in de school het midden is. De vissen aan de buitenkant van de school zijn immers deels blootgesteld aan potentiële predatoren, en stragglers zelfs helemaal. Dit komt overeen met de 'selfish herd' theorie van Hamilton (1971). In de selfish herd theorie streeft elke vis ernaar zo dicht mogelijk in de buurt te zijn van zo veel mogelijk buren, zodat het gebied waarin zijzelf het dichtst bij een predator zijn zo klein mogelijk is.

Zoals eerder vermeld worden stragglers vaker aangevallen dan vissen in een school, hoewel zelfs stragglers nog een beetje voordeel hebben van de school vergeleken met vissen die helemaal op zichzelf zijn (Major 1978; Ruxton, Jackson et al. 2007).

Deel zijn van een school is dus sowieso beter dan op jezelf zijn. Maar niet alle leden van een school hebben een even grote kans om opgegeten te worden (quote uit Parrish 1989). Als er geen stragglers zijn om aan te vallen moet de predator wel de school aanvallen, en heeft dan een voorkeur voor het midden van de school, niet de periferie (Parrish 1989). Dit kan zijn omdat in midden van de school de dichtheid vaak het hoogst is, en de predator daar op af gaat (Milinski 1977, beschreven in Parrish 1989).

Ook zijn er suggesties dat het voorste deel van de school beter of veiliger is dan het midden of de achterkant. Door het verwarringseffect bijvoorbeeld zou een predator het voorste deel van de school buiten bereik laten gaan, waarna het effect genoeg afneemt om hem in staat te stellen een vis te vangen uit het midden of de achterkant (Parrish 1989).

De beste locatie lijkt dus af te hangen van de aanvalstechnieken van de predator (Hamilton 1971; Parrish 1989).

### **Wanneer werkt schoolgedrag niet?**

Een groter aantal vissen betekent meer activiteit, daardoor hoeven predatoren niet het precieze aantal vissen in een school te tellen maar enkel naar de relatieve activiteit te kijken om de meest actieve (de grootste) school te vinden (Krause and Godin 1995). Maar zoals eerder gezegd is dat niet de meest succesvolle strategie; juist een kleine school of een solitaire vis aanvallen geeft de grootste kans op succes.

Als predatoren gelimiteerd worden in hun bewegingsruimte door de bodem of juist het wateroppervlak is het lastiger voor hen om te jagen. Hoe meer ruimte er beschikbaar is om te manoeuvreren, hoe efficiënter predatorvissen deze kunnen gebruiken om te jagen. Meer ruimte heeft dus tot gevolg dat de predatoren minder energie verspillen aan mislukte aanvallen; meer energie overhouden voor reproductie en waakzaamheid voor hun predatoren (Brock and Riffenburgh 1960; Foster, Ritz et al. 2001).

Zoals eerder verteld wordt een school proovissen ook makkelijk opgebroken in kleinere schooltjes en stragglers door een school predatoren, waarna ze makkelijker te vangen zijn (Major 1978; Foster, Ritz et al. 2001).

Andere succesvolle predatoren accelereren de school in, en slaan een of meerdere vissen duizelig of bewusteloos door snelle bewegingen met bijvoorbeeld hun staart of uitstekende lichaamsdelen als een zwaard (zwaardvis) of zaag (zaagvis) (Pitcher 1993). Ook simpelweg de school in zwemmen en de proovissen door botsingen bewusteloos te slaan is een mogelijkheid.

Minder verwarring treedt op als een predator jaagt via andere zintuigen dan het visuele systeem. Voorbeelden hiervan zijn jagen met bubbels (bultruggen), of verdovende geluidsgolven (orka's) (Pitcher 1993).

Weer andere predatoren maken gebruik van hun omgeving om goed verborgen te blijven tot het laatste moment, of vallen in de schemering aan zodat hun zicht beter is dan dat van hun prooi. Ook zijn er predatoren die zelf voor een schuilplaats zorgen voor hun prooi. Scholen vissen die een schaduwplekje zoeken kunnen deze bijvoorbeeld vinden onder de vleugel van een reiger! (Pitcher 1993)

Al deze predatoren vallen waarschijnlijk solitaire vissen niet zo vaak aan als scholen. Scholen bestaan immers uit meerdere vissen, dus meer voedsel.

Ook een gevaarlijke predator voor scholende vissen is de mens, die met de huidige technologie hele scholen in een keer kan binnenhalen voor de visserij.

## **Conclusie & Discussie**

Of schoolgedrag werkt als bescherming tegen predatoren lijkt vooral afhankelijk te zijn van de aanvalstechnieken van de predator. Als de predator immers niet vatbaar is voor de verschillende afleidingsmanoeuvres en technieken (zoals verwarringseffect) van de school is de school kwetsbaarder dan een individu die op zichzelf is. Dit komt door de grotere zichtbaarheid en hierdoor grotere kans op ontmoeting met predator.

Als de predator hier wel gevoelig voor is heeft schoolgedrag zeker voordelen, tenzij de predator ook schoolt. Schoolgedrag van predator doet het voordeel van schoolgedrag door de prooi weer teniet.

De betere zichtbaarheid van een school vergeleken met een enkele vis is onderwerp van discussie, omdat de hoeveelheid licht en de troebelheid van het water hier ook invloed op hebben. Als een predator maar een korte afstand kan kijken heeft schoolgedrag niet veel voordeel, want bij lagere zichtbaarheid is de kans op een ontmoeting met een predator sowieso veel lager. Er zijn dan ook verschillende rapporten van scholen die 's nachts opbreken, of soorten die minder scholen in troebel water (Brock and Riffenburgh 1960, beschreven in Linden 2007; Pitcher 1993).

Het eerder ontdekken van predatoren geeft de prooi meer tijd om te ontsnappen, wat neerkomt op betere kansen op ontsnapping. Dit is een duidelijk voordeel van schoolgedrag. Scholen met vissen van je eigen lengte voorkomt dat je bij op topsnelheid wegzwemmen achterblijft (als de rest sneller is), of ineens een stuk voorligt (als de rest langzamer is). Dit komt namelijk allebei neer op gescheiden worden van de school, een straggler worden. Aangezien stragglers zo veel makkelijker gegrepen worden door predatoren is dat niet handig. Oftewel, het is het beste om een gemiddelde snelheid te hebben, wat selecteert voor scholen bestaande uit vissen van dezelfde snelheid (en dus dezelfde lengte).

Een grotere school lijkt inderdaad meer bescherming te bieden dan een kleinere, maar dit geldt alleen voor vissen die op de school lijken. Juist 'vreemde' vissen doen er goed aan bij een kleinere school te gaan, omdat ze daar minder opvallen als vreemde vis.

Het is een logische conclusie dat vissen die alle waakzaamheid overlaten aan anderen en zich alleen maar bezighouden foerageren en paren enzovoorts hier nog meer energie voor hebben, waardoor ze het beter zouden kunnen doen dan de andere vissen die wel

waakzaam zijn. Even logisch is de conclusie dat een school bestaande uit enkel niet-waakzame vissen een kort leven beschoren is. Predatoren kunnen immers relatief makkelijk vissen vangen uit deze school. Er moet dus een stabiel evenwicht zijn waarin elke vis zo min mogelijk tijd besteedt aan zelf waakzaam zijn en dit zo veel mogelijk aan de anderen overlaat, maar op de een of andere manier wordt verhinderd de waakzaamheid compleet te laten verslappen. Een mogelijke verklaring zou zijn dat niet-waakzame vissen minder snel reageren op de signalen van andere vissen dat een predator gesignaleerd is, en het dus een voordeel is om nooit de waakzaamheid helemaal te laten verslappen.

Het lijkt zo makkelijk te denken dat een dichtere school lastiger aan te vallen is dan een minder dichte school, maar hier is geen ondersteuning voor gevonden. Juist van een dichte school kan een predator een 'hap' nemen, verschillende vissen in een keer grijpen als zijn mond groot genoeg is. Een lagere dichtheid zou dan een voordeel zijn, tot een bepaalde hoogte natuurlijk. Er is waarschijnlijk wel een minimale dichtheid waarvoor het verwarringseffect werkt, daar onder zijn de vissen dan te ver van elkaar gescheiden waardoor het effect teniet gedaan wordt. Ook zal de 'selfish herd' een invloed hebben op de dichtheid, doordat vissen zo ver mogelijk weg proberen te komen van een predator komen ze dicht bij elkaar.

In de wapenwedloop tussen predator en prooi heeft de prooi een voordeel als de predator gevoelig is voor de effecten van schoolgedrag, maar heeft de predator een voordeel als hij deze effecten weet te vermijden.

Schoolgedrag wordt in stand gehouden door de voordelen die het biedt tegen sommige predatoren. Deze predatoren op hun beurt vinden genoeg solitaire vissen om te eten, zodat ze gevoelig blijven voor de effecten van schoolgedrag. Schoolgedrag wordt tegengegaan door predatoren die niet gevoelig zijn voor de effecten van schoolgedrag, wat meer solitaire vissen tot gevolg zal hebben.

Er zal een balans moeten zijn tussen onsuccesvolle predatoren, scholen, succesvolle predatoren en solitaire vissen, aangezien elk van de anderen afhankelijk is voor zijn succes. Waar deze balans ligt is afhankelijk van welke soorten aanwezig zijn, hoe hoog de predatiedruk is op scholende en solitaire vissen.

## Referentielijst

- Beauchamp, G. and F. Esteban (2005). "The group-size paradox: effects of learning and patch departure rules." *Behavioral Ecology* **16**(2): 352-357.
- Botham, M. S., C. J. Kerfoot, et al. (2005). "Predator choice in the field; grouping guppies, *Poecilia reticulata*, receive more attacks." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**: 181-184.
- Botham, M. S. and J. Krause (2005a). "Shoals receive more attacks from the Wolf-fish (*Hoplias malabaricus* Bloch, 1794)." *Ethology* **111**: 881-890.
- Brock, V. E. and R. H. Riffenburgh (1960). "Fish schooling: a possible factor in reducing predation." *J. Cons. Perm. Int. Explr. Mer.* **25**: 307-317.
- Buckel, J. A. and A. W. Stoner (2004). "Negative effects of increasing group size on foraging in two estuarine piscivores." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **307**: 183-196.
- Conradt, L. and T. J. Roper (2001). "Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model." *Proc. R. Soc. B.* **267**: 2213-2218.
- Cresswell, W. and J. Quinn (2004). "Faced with a choice, sparrowhawks more often attack the more vulnerable prey group." *Oikos* **104**: 71-76.
- Dill, L. M. (1974). "The escape response of zebra danio (*Brachydanio rerio*) II. The effect of experience." *Animal Behaviour* **22**: 723-730.
- Domenici, P. and R. S. Batty (1994). "Escape Maneuvers of Schooling Clupea-Harengus." *Journal of Fish Biology* **45**: 97-110.
- Domenici, P. and R. S. Batty (1997). "Escape behaviour of solitary herring (*Clupea harengus*) and comparisons with schooling individuals." *Marine Biology* **128**(1): 29-38.
- Domenici, P., R. S. Batty, et al. (2000). "Spacing of wild schooling herring while encircled by killer whales." *J. Fish Biology* **57**: 831-836.
- Domenici, P., C. Lefrancois, et al. (2007). "Hypoxia and the antipredator behaviours of fishes." *Phil. Trans. R. Soc. B.* **362**: 2105-2121.
- Foster, E. G., D. A. Ritz, et al. (2001). "Schooling effects the feeding success of Australian salmon (*Arripis trutta*) when preying on mysid swarms (*Paramesopodopsis rufa*)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **261**: 93-106.
- Hamilton, W. D. (1971). "Geometry for the selfish herd." *Journal of Theoretical Biology* **31**: 295-311.
- Hemelrijk, C. K. and H. Kunz (2005). "Density distribution and size sorting in fish schools: an individual-based model." *Behavioral Ecology* **16**(1): 178-187.
- Herczeg, G., A. Gonda, et al. (2009). "The social cost of shoaling covaries with predation risk in nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius*, populations." *Animal Behaviour* **77**: 575-580.
- Hilton, G. M., W. Cresswell, et al. (1999). "Intraflock variation in the speed of escape flight response on attack by an avian predator." *Behavioral Ecology* **10**: 391- 395.

- Huckstorf, V., W. Lewin, et al. (2009). "Performance level and efficiency of two differing predator-avoidance strategies depend on nutritional state of prey fish." Behav. Ecol. Sociobiol. **63**: 1735-1742.
- Inada, Y. and K. Kawachi (2002). "Order and flexibility in the motion of fish schools." Journal of Theoretical Biology **214**(3): 371-387.
- Jones, K. A., D. P. Croft, et al. (2010). "Size-assortative shoaling in the guppy (*Poecilia reticulata*): the role of active choice." Ethology **116**: 147-154.
- Krakauer, D. C. (1995). "Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect." Behavioral Ecology and Sociobiology **36**: 421-429.
- Krause, J. and J. G. J. Godin (1995). "Predator Preferences for Attacking Particular Prey Group Sizes - Consequences for Predator Hunting Success and Prey Predation Risk." Animal Behaviour **50**: 465-473.
- Krause, J. and G. D. Ruxton (2002). Living in groups, Oxford University Press.
- Kullman, H., T. Thunken, et al. (2008). "Fish odour triggers conspecific attraction behaviour in an aquatic invertebrate." Biology letters **4**: 458-460.
- Linden, E. (2007). "The more the merrier: swarming as an antipredator strategy in the mysid *Neomysis integer*." Aquat. Ecol. **41**: 299-307.
- Magurran, A. E. (1990). "The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish." Annals Zoologica Fennici **27**: 51-66.
- Magurran, A. E. and A. Higham (1988). "Information transfer across fish shoals under predator threat." Ethology **78**: 153-158.
- Major, P. (1978). "Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*." Animal Behaviour **26**: 760-777.
- Milinski, M. (1977). "Do all members of a swarm suffer the same predation?" Zeitschrift für Tierpsychologie **45**: 373-388.
- Morrel, L. J. and L. R. William (2008). "Optimal individual positions within animal groups." Behavioral Ecology **19**(4): 909-919; doi:10.1093/beheco/arn1050
- Neil, S. R. and J. M. Cullen (1974). "Experiments on whether schooling by their prey affects hunting behaviour of cephalopods and fish predators." Journal of Zoology London **172**: 549-569.
- Parrish, J. K. (1989). "Re-examining the selfish herd: are central fish safer?" Animal Behaviour **38**: 1048-1053.
- Partridge, B. L., T. Pitcher, et al. (1980). "The 3-Dimensional Structure of Fish Schools." Behavioral Ecology and Sociobiology **6**(4): 277-288.
- Pitcher, T. J. (1993). Behaviour of Teleost Fishes. London, Chapman & Hall.
- Pitcher, T. J., S. H. Lang, et al. (1987). "A risk-balancing trade-off between foraging rewards and predation hazard in a shoaling fish." Behav. Ecol. Sociobiol. **22**: 225-228.

Rountree, R. A. and G. R. Sedberry (2009). "A theoretical model of shoaling behavior based on a consideration of patterns of overlap among the visual fields of individual members." Acta Ethol. **12**: 61-70.

Ruckstuhl, K. E. (2007). "Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes." Integrative and Comparative Biology **47**(2): 245-257.

Ruxton, G. D., A. L. Jackson, et al. (2007). "Confusion of predators does not rely on specialist coordinated behavior." Behavioral Ecology doi:**10.1093/beheco/arm009**.

Stamhuis, E. J., E. Duister, et al. (2010 unpublished). Mutual advantages of swimming in groups, University of Groningen.

<http://knipsels.iodotsys.net/wp-content/uploads/2009/02/school.jpg>