

DE EUROPESE AAL: LEVENSCYCLUS EN PROBLEMEN BIJ HET KWEKEN VAN DEZE VISSOORT

Aantal woorden: 10864

Jason Van de Vyver

Studentennummer: 01202601

Promotor: Prof. dr. Wim Van Den Broeck

Promotor: Drs. Evelien De Swaef

Onderdeel van de Masterproef voorgelegd voor het behalen van de graad master in de diergeneeskunde

Academiejaar: 2017 – 2018



Universiteit Gent, haar werknemers of studenten bieden geen enkele garantie met betrekking tot de juistheid of volledigheid van de gegevens vervat in deze masterproef, noch dat de inhoud van deze masterproef geen inbreuk uitmaakt op of aanleiding kan geven tot inbreuken op de rechten van derden.

Universiteit Gent, haar werknemers of studenten aanvaarden geen aansprakelijkheid of verantwoordelijkheid voor enig gebruik dat door iemand anders wordt gemaakt van de inhoud van de masterproef, noch voor enig vertrouwen dat wordt gesteld in een advies of informatie vervat in de masterproef.

1 Voorwoord

Graag wil ik mijn promotor Prof. Dr. Wim Van Den Broeck en copromotor Drs. Evelien De Swaef bedanken omdat zij het mogelijk maakten dit onderwerp te behandelen in mijn masterthesis. De deadlines die Drs. Evelien De Swaef vooropstelde, hebben het mogelijk gemaakt voldoende tijd te investeren aan aanpassingen en verbeteringen. Dankzij haar hulp, heb ik veel bijgeleerd over het schrijven van teksten zoals deze masterproef.

Daarnaast wil ik mijn ouders bedanken, omdat ze mij deze studie lieten starten en omdat ik steeds op hun steun kon rekenen. Ook voor deze masterproef kon ik op hun hulp rekenen.

Ten laatste wil ik nog mijn vriendin bedanken die mijn masterproef steeds wou nalezen op schrijffouten.

2 Inhoudstafel

1	Voorwoord.....	3
2	Inhoudstafel.....	4
3	Samenvatting.....	5
4	Inleiding.....	6
5	Kenmerken van de Europese aal.....	8
5.1	Taxonomische indeling.....	8
5.2	Geslacht <i>Anguilla</i>	9
5.2.1	Morfologisch onderscheid.....	9
5.2.2	Identificatie via 16S rRNA.....	10
6	Levenscyclus.....	10
6.1	Geografie van de Europese aal.....	11
6.2	Maturatie zilveraal.....	13
6.3	Oceanische migratie.....	14
6.4	Paaien.....	15
6.5	Leptocephalus larven.....	15
6.6	Glasaal.....	16
6.7	Gele aal.....	16
7	Dalende populatie.....	17
7.1	Overbevissing.....	17
7.2	Contaminatie door pcb's.....	17
7.3	Ziekten.....	18
7.4	Oceanografische en klimatologische veranderingen.....	19
7.5	Verstoring van migratieroutes.....	19
7.6	Verminderde vetreserves.....	20
8	Consumptie van de Europese aal.....	20
9	Europese aal en aquacultuur.....	23
9.1	Glasaal aquacultuur.....	23
9.2	Artificieel opgekweekte leptocephalus larven.....	23
10	Discussie.....	26
11	Literatuur.....	28

3 Samenvatting

De Europese aal (*Anguilla anguilla*) is een vissoort waarvan de populatie de laatste decennia een sterke terugval kent. Verschillende oorzaken liggen aan de basis van deze populatiedaling en maatregelen zijn noodzakelijk om de populatie in stand te houden. Onder andere het kweken van deze soort in gevangenschap kan een uitkomst bieden om te voldoen aan de vraag voor consumptie, alsook kan een deel van de gekweekte alen gebruikt worden om het wildbestand te ondersteunen. Europese alen in gevangenschap zijn dus belangrijk voor het behoud van de soort. De gecompliceerde levenscyclus, die nog steeds niet volledig is opgehelderd, maakt het kweken van deze soort zeer moeilijk. Deze levenscyclus wordt gekenmerkt door verschillende levensstadia. De vissen migreren tijdens hun leven van het zoete water in rivieren, beken, meren naar het zoute water van de zee, om zich uiteindelijk in de oceaan voort te planten. Na de reproductiefase sterven de volwassen dieren in de oceaan. De jonge alen migreren vanuit de oceaan terug naar het continent en trekken vervolgens landinwaarts om verder op te groeien.

4 Inleiding

De Europese aal (*Anguilla anguilla*) is een vissoort waarvan de volwassen vissen voornamelijk in het zoete of brakke water leven. Om te paaien hebben ze zout water nodig en trekken ze richting zee. Naast deze katadrome levenswijze, zijn de grote afstand tussen hun leefomgeving en paaiplaats, samen met een lang larvaal stadium typerend (Aida et al., 2003). De Europese aal kent verder nog een zeer uitgebreid leefgebied (Dekker, 2003b). Al deze bijzondere kenmerken onderscheiden de Europese aal van heel wat andere vissoorten.

De Europese aal is al zeer lang gekend. Desondanks is over de levenscyclus nog steeds niet alles geweten, deze is dan ook behoorlijk complex. De levenscyclus maakt ook het kweken van de Europese aal niet eenvoudig. Hoewel dit een vaak geconsumeerde vissoort is en de populatie de laatste decennia een sterke terugval kent. De volwassen exemplaren, ook wel gele alen genoemd, ondergaan anatomisch enkele aanpassingen, alvorens naar het stadium van zilveraal te evolueren. Dit is het stadium waarin ze geslachtsrijp zijn. Op dat moment trekken ze stroomafwaarts richting de oceaan. Tijdens deze tocht maken ze gebruik van de oceaanstromingen. De migratie neemt meerdere maanden in beslag en voltooiën de alen op eigen vetreserves. In het zoute water van de oceaan planten de zilveralen zich dan voort. Vermoedelijk wordt de voortplanting geïnduceerd door feromonen afkomstig van zowel de mannelijke als de vrouwelijke alen. De vrouwelijke alen deponeren vruchtbare eieren in het water, de mannelijke alen zorgen vervolgens voor bevruchting door hun sperma te deponeren in de buurt van de eieren (Van Ginneken en Maes, 2005). Na het paaien zullen de zilveralen sterven (Aida et al., 2003; Dekker, 2003b; Van Ginneken en Maes, 2005). De leptocephalus larven, die ontwikkelen uit de eitjes, zijn slechts enkele millimeters groot wanneer ze uit hun ei komen en groeien verder tot larven van 50 mm tot 80 mm groot. De larven laten zich door oceaanstromingen meevoeren naar de Oost-Atlantische kust. Daar ondergaan ze een metamorfose tot glasaal (Aida et al., 2003). De glasalen migreren vervolgens stroomopwaarts in de rivieren en daar groeien ze uit tot adulte palingen (Aida et al., 2003; Van Ginneken en Maes, 2005).

Aangezien de levenscyclus zo gecompliceerd is en deze zeer moeilijk te volgen is door de uitgebreide geografische verspreiding, heerst er rond deze cyclus nog veel onduidelijkheid.

Ook de voeding van larven is niet volledig duidelijk. De leptocephalus larven voeden zich met zoöplankton, wat ook deel uitmaakt van het rantsoen van de glasalen. De glasalen voeden zich eveneens nog met organisch materiaal uit de rivieren (Bardonnnet en Riera, 2005). Volwassen alen kennen een carnivore levenswijze. De kleinste alen voeden zich vooral met ongewervelde dieren en naarmate ze groter worden gaan kleine vissen ook een deel uitmaken van hun dieet (De Nie, 1988).

Gedurende meerdere jaren wordt een daling in de populatie van de alen waargenomen en staat de Europese Aal ook op de rode lijst van de IUCN (International Union for Conservation of Nature). Verschillende factoren spelen mogelijks een rol in de sterke daling van de soort (Van Ginneken en Maes, 2005).

De Europese aal is een regelmatig geconsumeerde vissoort in Europa, vandaar dat deze vissoort intensief bevestigd wordt. Vaak worden de jonge glasaaltjes gevangen om verder opgekweekt te worden in aquacultuur totdat deze volwassen zijn en geconsumeerd kunnen worden. Voornamelijk in Spanje en het zuiden van Frankrijk worden de glasalen als delicatessen beschouwd (Aida et al., 2003; Nielsen en Prouzet, 2008). Overbevissing is dan ook een oorzaak in de achteruitgang van de populatie (Nielsen en Prouzet, 2008). De zilveralen en gele alen worden in mindere mate ook bevestigd, dit gebeurt met allerlei hulpmiddelen zoals netten, haken, vallen etc. De gele alen en zilveralen worden bevestigd in de rivieren, meren en kustgebieden (Aida et al., 2003).

Om de soort te beschermen zijn er reeds verschillende maatregelen genomen. Zowel op Europees niveau als op nationaal en regionaal niveau worden er maatregelen ondernomen.

Naast deze maatregelen wordt er ook volop onderzocht of het mogelijk is om in aquacultuur mature aalen te bevruchten, eieren te laten uitkomen en leptocephalus larven te laten ontwikkelen tot glasaaltjes. Hierdoor zouden er dus geen wilde dieren meer gevangen moeten worden om op te kweken. Voor de *Anguilla japonica* (de Japanse aal) is dit reeds gelukt. Het grootste probleem bij de opkweek van deze soort was, en is nog steeds, een geschikte voeding vinden voor de larven. Met hormoonbehandelingen kunnen de mannelijke dieren aangezet worden tot spermatogenese en de vrouwelijke dieren tot oögenese. Hoewel een goede bevruchting en uitkomen van de eieren dus reeds mogelijk is, verloopt de verdere uitgroei van de larven naar glasaal nog steeds niet optimaal. De larven groeien trager dan in het wild en er is ook meer sterfte (Tanaka et al., 2003).

Wat betreft de Europese aal, is het nog niet in gelukt om leptocephalus larven te laten uitgroeien tot glasaal. Rond de voeding en ontwikkeling van de leptocephalus larven heerst dus nog veel onduidelijkheid.

5 Kenmerken van de Europese aal

Europese alen worden typisch in west Europese wateren aangetroffen (Van Ginneken en Maes, 2005). De alen hebben een langgerekt, slangachtig lichaam. De rug, staart en anaalvin zijn tot één geheel vergroeid en de pelvische vin is atrofisch (zie figuur 1). Europese alen hebben geen buikvinnen en ze bezitten diep ingebedde schubben met veel slijmbekercellen in de epidermis waardoor de huid een slijmerig aspect heeft (Elliott, 2011). De rug van de Europese alen is donker grijsbruin en de buik en flanken hebben een gele kleur wanneer ze in het zoete water op het continent worden aangetroffen (gele alen genoemd) (Vandelannoote et al., 1998; Aida et al., 2003). Wanneer de alen zich voorbereiden op de tocht naar hun paaiplaats in de oceaan, verandert de gele kleur naar een zilveren tot witte kleur. Vrouwelijke alen kunnen tot meer dan één meter groot worden, dit in tegenstelling tot de mannetjes die maximaal 50 cm groot worden (Vandelannoote et al., 1998).



Figuur 1: Uiterlijk van de Europese aal (gele aal). langwerpige slangachtig lichaam met vergroeide rug, staart en anaalvin. (bron: https://ec.europa.eu/fisheries/marine_species/wild_species/eel_en)

5.1 Taxonomische indeling

De Europese aal (*Anguilla anguilla*) wordt geïnclassificeerd binnen het dierenrijk. Ze behoren tot de stam van de Chordata (chordadieren). Dit betekent dat tijdens de embryonale ontwikkeling zich een chorda vormt. Hieruit ontstaat later het ruggenmerg met daarrond de ruggenwervels (*vertebra*). De opperklasse waartoe de Europese aal behoort is deze van de Gnatostomata (kaakdieren). Ze bezitten kraakbeenachtige kaken, deze zijn van oorsprong van de eerste kieuwboog. De Actinopterygi (straalvinnigen) is de klasse waarbinnen de Europese aal wordt geïnclassificeerd. Ze bezitten stralen in hun vinnen, deze stralen zijn been- of hoornachtige structuren die de huid van de vinnen ondersteunen. De Europese alen worden in de orde van de Anguilliformes (palingachtigen) verder opgedeeld binnen de familie van de Anguillidae (echte palingen), binnen deze familie plaats men de Europese aal onder het geslacht *Anguilla* (paling) (Jacoby en Gollock, 2014).

5.2 Geslacht *Anguilla*

Naar het geslacht *Anguilla* is al zeer veel onderzoek gebeurd om de taxonomische indeling te achterhalen. Kaup was de eerste die in 1856, gebaseerd op morfologische kenmerken, een taxonomische indeling bekendmaakte in zijn 'Catalogue of apodal fish'. Later volgden nog Günther en Ege. De laatste classificatie die Ege publiceerde voor het geslacht *Anguilla* telde 16 species. Voor deze classificatie maakte hij gebruik van de geografische verspreiding en morfologische kenmerken. De migratie van alen naar gebieden waar ze oorspronkelijk niet aangetroffen worden en het uitzetten en ontsnappen van alen in de gebieden waar de soort normaal niet voorkomt, zorgen er voor dat geografische verspreiding geen geschikt kenmerk is om een onderscheid te maken tussen de verschillende species. Soorten met gelijke morfologische kenmerken worden in dezelfde geografische regio's waargenomen (Watanabe et al., 2004a; Watanabe et al., 2005).

Doorheen de jaren is er nog veel discussie geweest over het aantal soorten en de aflijning van soorten (Castle en Williamson, 1974; Watanabe et al., 2004a). Nu wordt aangenomen dat er binnen het geslacht *Anguilla* 16 species worden onderscheiden, drie daarvan worden nog verder onderverdeeld in subspecies (zie Figuur 2) (Watanabe et al., 2004a; Arai, 2016). Dit onderscheid is gebaseerd op verschillende factoren, namelijk meerdere morfologische kenmerken en kenmerken van het mitochondriale 16S rRNA. Geografische spreiding wordt niet meer aangewend vanwege de eerder beschreven nadelen.

5.2.1 Morfologisch onderscheid

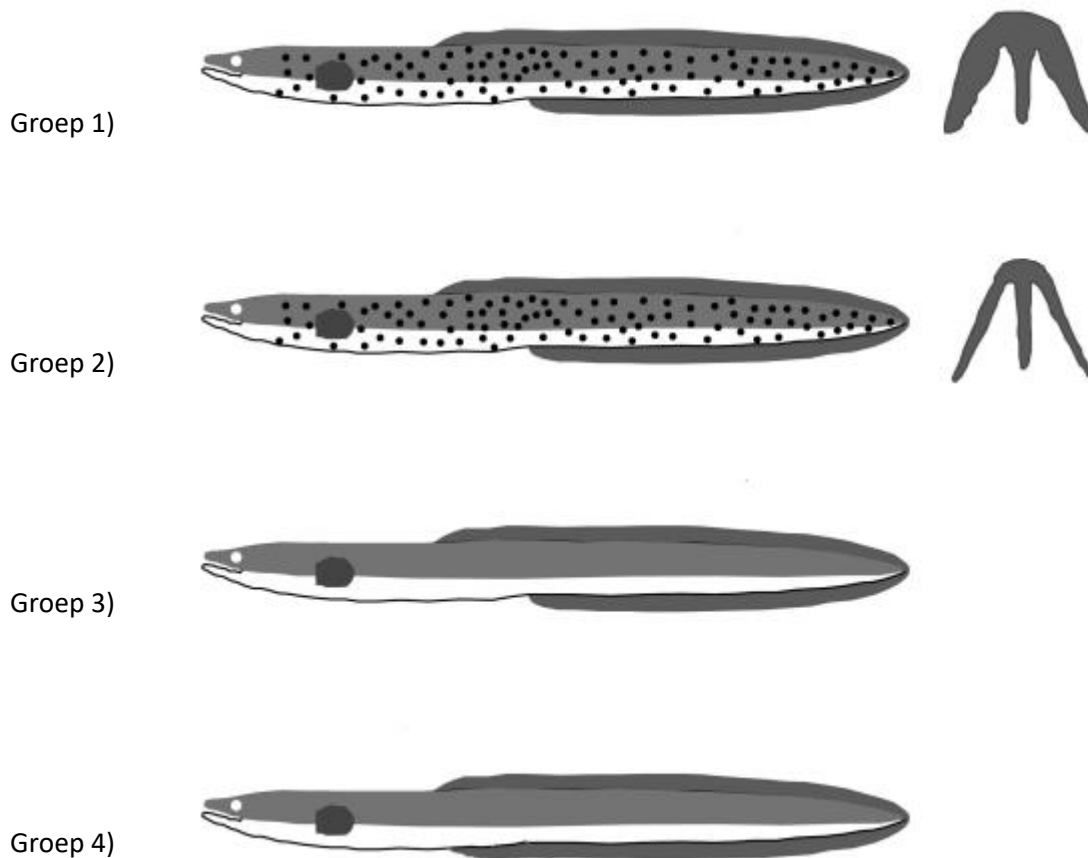
De indeling in species en subspecies wordt binnen het geslacht *Anguilla* voor het grootste deel bepaald door verschillende morfologische kenmerken.

Uiteindelijk kan er met behulp van deze morfologische kenmerken slechts een onderverdeling in vier verschillende groepen gebeuren. Dit omwille van het feit dat er bij de andere kenmerken steeds overlap is tussen meerdere subspecies. De verschillende kenmerken waarop men kan onderscheiden zijn de huidskleur, namelijk of deze al dan niet egaal is en de maxillaire banden van tanden omdat de tanden van de bovenkaak staan ingeplant in drie rijen naast elkaar. Bij sommige soorten zijn deze rijen veel breder dan bij andere soorten waardoor dit een bruikbaar kenmerk is. Het laatste kenmerk dat gebruikt kan worden is de verhouding van de dorsale vin op de buikvin. Volgende vier groepen kunnen onderscheiden worden (zie Figuur 3) (Watanabe et al., 2004a; Arai, 2016).

- 1) Soorten met een niet egale kleur en brede maxillaire banden van tanden
- 2) Soorten met een niet egale kleur en smalle maxillaire banden van tanden
- 3) Soorten met een egale kleur en een lange dorsale vin tegenover de buikvin
- 4) Soorten met een egale kleur en een korte dorsale vin tegenover de buikvin

A. celebesensis
A. interioris
A. megastoma
A. bengalensis bengalensis
A. bengalensis labiata
A. marmorata
A. reinhardtii
A. borneensis
A. japonica
A. rostrata
A. anguilla
A. dieffenbachii
A. mossambica
A. luzonensis
A. bicolor pacifica
A. bicolor bicolor
A. obscura
A. australis australis
A. australis schmidtii

Figuur 2: De verschillende species en subspecies gebaseerd op de meest recente classificaties (Arai, 2016)



Figuur 3: De vier verschillende groepen waar de Anguillidae op basis van morfologische kenmerken kunnen worden in opgedeeld. Groep 1 en groep 2: de linker figuur toont een zijaanzicht van de vis met hun kleurpatroon. De rechter figuur is een beeld van de maxillair tandenbanden. Groep 3 en groep 4: hierbij is een duidelijk verschil zichtbaar, tussen de twee groepen in de verhouding dorsale vin op buikvin (Arai, 2016).

5.2.2 Identificatie via 16S rRNA

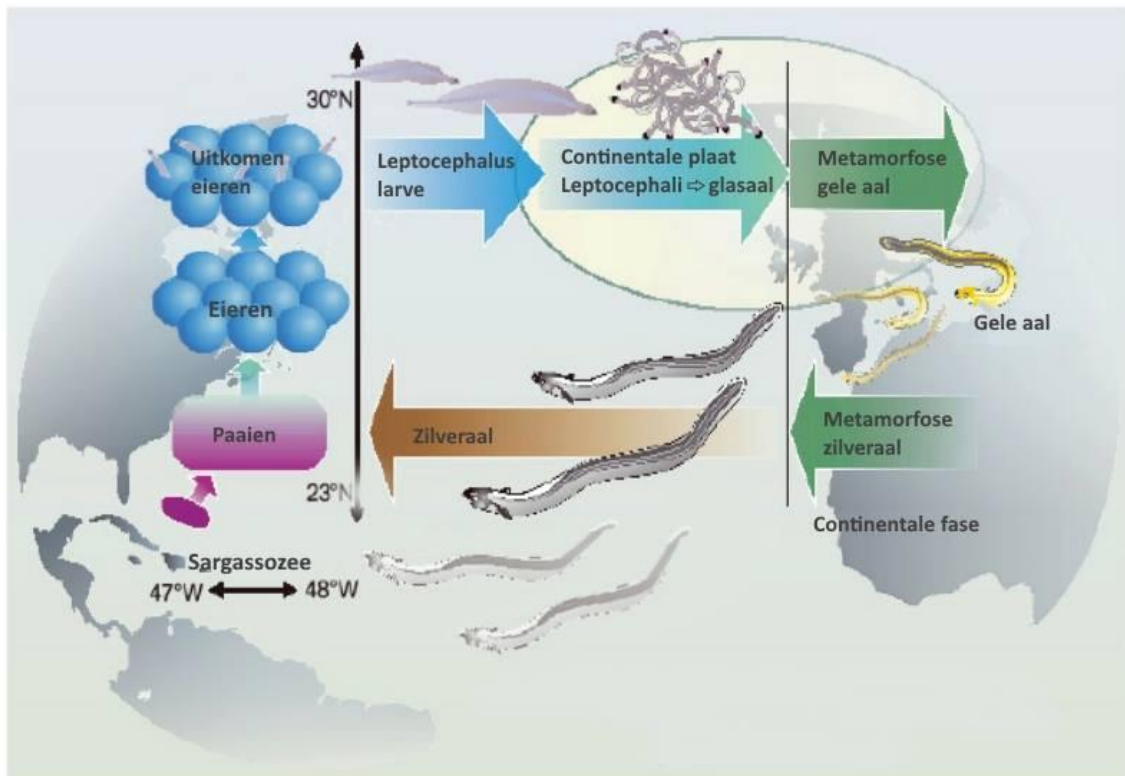
Identificatie van de verschillende *Anguilla* species gebeurt tegenwoordig standaard op basis van het mitochondriaal 16S rRNA (Aoyama et al., 1999; Watanabe et al., 2004b; Watanabe et al., 2005). Door gebruik te maken van Real time PCR technieken is het mogelijk om de species te identificeren tijdens de expeditie op zee (Watanabe et al., 2004b).

16S rRNA wordt frequent gebruikt in fylogenetische studies. Het bevindt zich op de 30s subunit van het ribosomaal RNA van cellen. Het gebruik van het 16S rRNA gaat uit van het feit dat dit een zone is die slechts traag evolueert, wat het geschikt maakt om verwantschappen te bepalen (Woese et al., 1990).

6 Levenscyclus

Reeds 350 jaar voor Christus sprak Aristoteles al over de Europese aal in zijn *Historia Animalium* (Van Ginneken en Maes, 2005) maar tot vandaag is de levenscyclus nog niet volledig opgehelderd. Deze is dan ook behoorlijk complex. Pas in de 20^{ste} eeuw werd de paaipplaats van deze vissoort door expeditie op zee ontdekt (Van Ginneken en Maes, 2005). Dankzij allerlei nieuwe technologieën en experimentele studies is er steeds meer bekend over deze mysterieuze vissoort, maar men slaagt er omwille van hun unieke levenscyclus niet in om het gedrag van deze soort in het wild goed te observeren. Onder andere de grote afstanden die ze afleggen en de dieptes waarop de alen zwemmen maakt het moeilijk om

deze vissen te volgen. De gecompliceerde levenscyclus zorgt dan ook voor heel wat moeilijkheden om deze vissoort in aquacultuur te brengen.



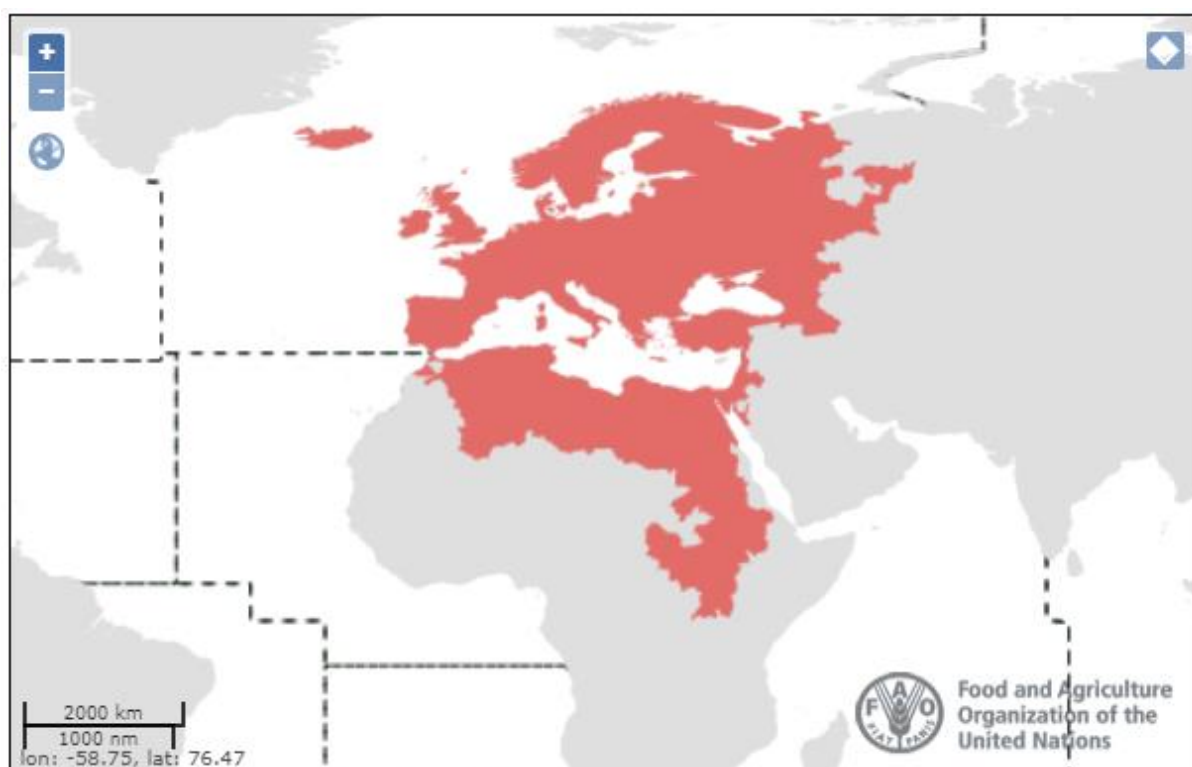
Figuur 4: Biologische cyclus van de Europese aal. Zilveralen die geslachtsrijp zijn migreren transoceanisch richting de Sargassozee. Hier gebeurt de reproductie, het kuit schieten en de ontwikkeling van de leptocephalus larven uit deze eieren. De leptocephalus larven laten zich meevoeren met de golfstroom. Ter hoogte van het continentale plat ontwikkelen de leptocephalus larven tot glasaal. De glasalen ondergaan in het estuarium van de rivieren een metamorfose tot gele aal. Deze gele alen ondergaan op hun beurt na enkele jaren in de continentale rivieren een metamorfose tot geslachtsrijpe zilver aal (Nielsen en Prouzet, 2008).

6.1 Geografie van de Europese aal

Volwassen alen leven voornamelijk in zoet of brak water. Om te paaieren hebben ze zout water nodig en trekken ze richting zee. De alen komen voor langs bijna alle Europese kusten maar ook langs de Middellandse zee, Aziatische en Afrikaanse kustgebieden worden Europese alen gezien (Dekker, 2003 a en b). De IJslandse kust is het meest noordelijke kustgebied waar de Europese alen worden aangetroffen (Dekker, 2003b). In zoet water, ter hoogte van rivieren, meren of sloten, worden ze teruggevonden in een gebied van Noord-Afrika tot Noorwegen. Door de unieke paaiplaats van deze soort, namelijk de Sargassozee, worden in het noordelijke deel van de Atlantische Oceaan zowel volwassen dieren als larven aangetroffen (Dekker, 2003b).



Figuur 5: Voorkomen van de Europese alen in kustgebieden (bron: FAO).

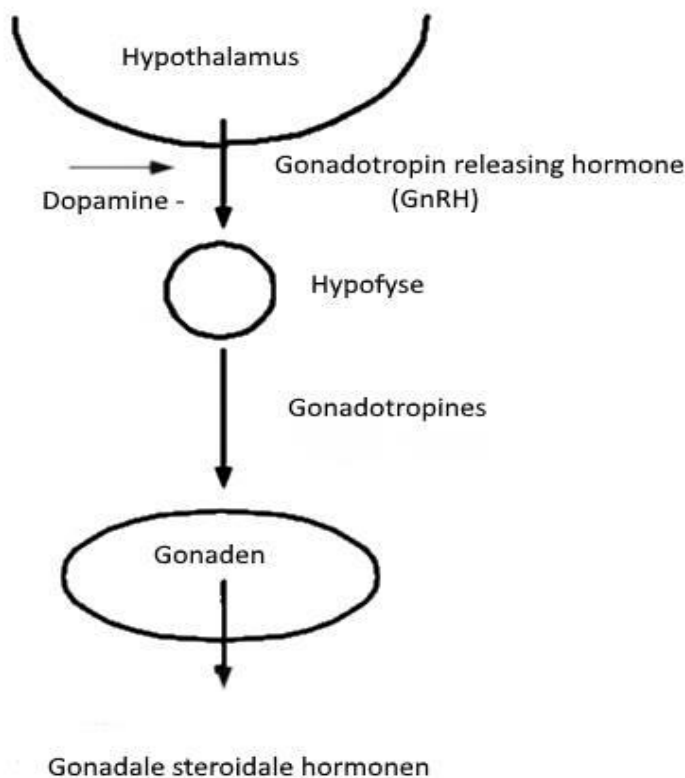


Figuur 6: voorkomen van Europese alen in continentale wateren (bron: FAO)

6.2 Maturatie zilveraal

De alen die zich in het vruchtbare stadium bevinden worden zilveralen genoemd, maar alvorens dit stadium te bereiken moeten enkele anatomische wijzigingen optreden. Het gastro-intestinaal stelsel ondergaat veranderingen tijdens de metamorfose naar zilveraal (Aida et al., 2003; Sorteni et al., 2014). De kauwspieren verkleinen doordat de alen stoppen met eten tijdens de tocht naar hun paaiplaats. Hierdoor en door de verhoogde opname van zout water, treedt een enterische neuroplasticiteit op en er wordt een stijging van de densiteit van de neuronen in de submucosale plexus gezien. Ook wordt een toename in de myenterische plexus waargenomen. De lamina muscularis van de darmen verkleint. Om te compenseren voor het grotere vochtverlies in het zoute water, zullen de alen meer van dit water opnemen (Sorteni et al., 2014).

Naast de veranderingen van het maagdstelsel, is het ook noodzakelijk dat de gonaden ontwikkelen. De gonadale maturatie wordt gestuurd door de vrijstelling van gonadotropine releasing hormone (GnRH). Naast GnRH-stimulatie is het noodzakelijk dat het inhiberende effect van dopamine doorheen de hypothalamo-hypofyse-gonadale as wordt voorkomen. Dopamine zorgt er voor dat de werking van GnRH ter hoogte van de hypofyse wordt verhinderd met als gevolg een verminderde vrijstelling van hypofysaire geslachtshormonen (gonadotropines) (zie Figuur 7). Er is een toename van GnRH en een afname van dopamine wanneer de alen migreren. Indien de alen verhinderd worden om te migreren, zal de productie en vrijstelling van de hypofysaire geslachtshormonen dus geblokkeerd worden. Dit houdt in dat er geen luteïniserend hormoon (LH) en follikel stimulerend hormoon (FSH) worden vrijgesteld. Hierdoor ontwikkelen de gonaden niet. Hieruit wordt afgeleid dat migratie van de alen noodzakelijk is voor de verdere maturatie van de gonaden (Vidal et al., 2004; Van Ginneken en Maes, 2005; Palstra et al., 2016).



Figuur 7: De hypothalamo-hypofysaire-gonadale as. Dopamine heeft een negatief effect op de werking van GnRH ter hoogte van de hypofyse (Bron: Godwin et al., 2003).

Experimentele studies hebben aangetoond dat verschillende factoren die voorkomen tijdens deze migratie hier een rol in spelen. Zo zal de zoutconcentratie, de lichtintensiteit, de migratie, het energiegebruik en temperatuur een rol spelen. Het is echter nog niet duidelijk hoe groot de invloed van elke factor is. Studies uitgevoerd door Palstra en collega's in 2016, waarbij hormonale concentraties werden vergeleken naargelang de groep in zoet of zout water migreerde, toonden voor beide groepen significante verschillen in hormonale concentraties. Er werd echter enkel een stijging van de steroïdale hormonen waargenomen, waardoor verdere onderzoeken naar de bepalende factoren voor de toename van de gonadotrofe hormonen en de afname van de inhiberende werking van dopamine noodzakelijk zijn.

Naast deze hormonale veranderingen zijn er ook nog uitwendige veranderingen tussen de gele alen en zilveralen. Tijdens het maturatieproces zal de kleur wijzigen. Zilveralen worden gekenmerkt door een zwartbruine rug en zilverwitte buik. De vinnen worden langer, ook de grootte en sensitiviteit van de zintuigen verandert (Acou et al., 2003; Aida et al., 2003; Van Ginneken en Maes, 2005). Voorbeelden hiervan zijn de zijlijn, deze neemt toe in lengte, de neuronale dichtheid stijgt en er worden meer neuronale verbindingen naar de hersenen gevormd (Zacchei en Tavolaro, 1988), het reukorgaan, waarbij het olfactorisch epitheel toeneemt en het oog, hier wordt de diameter groter en krijgt de retina een groter oppervlak (Fontaine, 1994). De gevoeligheid van de retina wijzigt van groen-gevoelig naar blauw-gevoelig. Dit is enkel een vaststelling, hier werd geen functioneel belang van aangetoond. De zwemblaas ondergaat nog aanpassingen ter hoogte van de capillairen zodat deze functioneel blijft wanneer de alen zich op grotere dieptes bevinden (Kleckner en Krueger, 1981).

6.3 Oceanische migratie

Tijdens de stroomafwaartse migratie gebeurt een deel van de transformatie van gele aal naar zilveraal. Deze transformatie is voltooid wanneer de alen beginnen aan hun migratietocht doorheen de oceaan. De alen migreren op dat moment naar hun paaiplaats die zich in de Sargassozee bevindt (Feunteun, 2002; Van Ginneken en Maes, 2005; Aarestrup et al., 2009). Deze tocht bedraagt 5000 km (Aarestrup et al., 2009) tot 6000 km (Van Ginneken en Maes, 2005) en duurt 6 tot 7 maanden. Studies in zwemtunnels hebben aangetoond dat alen 4 tot 6 keer efficiënter zwemmen dan forellen. Na een laboratoriumtest waarbij de alen 5500 km moesten afleggen, veranderde de lichaamssamenstelling niet. Vet, eiwitten en koolhydraten werden in gelijke proportie gebruikt. Hiermee kan worden aangetoond dat de alen fysiologisch in staat zijn om de Sargassozee te bereiken zonder voedsel op te nemen (Van Ginneken en Maes, 2005; Van Ginneken et al., 2005a). Alen zwemmen aan een snelheid van 0,5-1 lichaamslengte per seconde. Om energie te sparen maken ze gebruik van de Canarische en Noord-Equatoriale stroming (Van Ginneken en Maes, 2005; Aarestrup et al., 2009)

Over de exacte diepte waarop de alen migreren is niet veel geweten. Er zijn meerdere studies uitgevoerd, maar de onderzochte populaties zijn te klein om hier een besluit uit te trekken (Van Ginneken en Maes, 2005; Aarestrup et al., 2009). Het is aannemelijk dat de alen tijdens de migratie naar de paaiplaats hun lichaamstemperatuur eerder laag houden, aangezien de gonadale ontwikkeling hierdoor wordt afgeremd. Vermits ontwikkeling van de gonaden gepaard gaat met het zwellen van de buik, maakt dit het zwemmen minder efficiënt. Bij temperaturen onder 10°C is er geen gonadale ontwikkeling meer (Aarestrup et al., 2009; Van Ginneken en Maes, 2005). Aarestrup en collega's (2009) onderzochten 22 zilveralen uitgerust met een traceersysteem en merkten dat de alen zich overdag en 's nacht op verschillende dieptes bevinden. 's Nachts situeerden de alen zich in meer ondiepe wateren dan overdag. De temperatuur waarop de alen zich tijdens de nacht bevonden, was hoger deze overdag. Aarestrup en collega's (2009) concludeerde hieruit dat dit gedrag mogelijks verband houdt met de thermoregulatie en predatiedruk.

6.4 Paaien

Om te paaien migreren de alen naar een specifieke plaats in de Atlantische Oceaan, de Sargassozee. Deze zone is gelegen in het zuidwesten van de Noordelijke Atlantische Oceaan en wordt omgeven door verschillende oceaanstromingen die de aflijning vormen. De Sargassozee wordt afgelijnd door de Golfstroom in het westen, de Noord-Atlantische stroom in het noorden, de Canarische stroom in het oosten en de Noord-Equatoriale stroom in het zuiden. Naast de Europese aal paait ook de Amerikaanse aal (*Anguilla rostrata*) in dit gebied, de exacte locatie is echter verschillend (Van Ginneken en Maes, 2005).

Eens de alen aankomen in de Sargassozee, zal de gonadale maturatie voltooid worden en zullen de alen paaien (Aarestrup et al., 2009). De vrouwelijke alen leggen hun eieren in het water en de mannelijke dieren deponeren hun sperma in de buurt van de eieren, die vervolgens bevrucht worden. Zowel bij de mannelijke als bij de vrouwelijke dieren ontbreekt enige vorm van broedzorg. Na het paaien sterven de zilveralen (Van Ginneken en Maes, 2005).

De vrijstelling van de eieren door de vrouwelijke dieren, gevolgd door het deponeren van het sperma door de mannelijke dieren, wordt vermoedelijk getriggerd door de vrijstelling van feromonen (Van Ginneken en Maes, 2005). Androgenen dragen ook bij aan het paaigedrag, ze verhogen de sensitiviteit en het onderscheidend vermogen ter hoogte van de bulbus olfactorius (Weltzien et al., 2006).

In het wild is het nog nooit gelukt om het paaigedrag van de Europese alen te observeren. Eieren of net uitgekomen larven werden nog nooit in het wild waargenomen of gevangen (Nielsen en Prouzet, 2008).

6.5 Leptocephalus larven

Nadat de eieren van de fertiele dieren bevrucht werden, ontwikkelt zich een kleine larve in het ei. Na 46 tot 48 uur werd onder experimentele omstandigheden waargenomen dat de eieren uitkomen (Pedersen, 2004; Sørensen et al., 2016). De larven hebben een wilgenbladvormige structuur, een grote dooierzak en daarin een oliedruppel op het niveau van de kop. Op het moment van uitkomen zijn de larven $3,6 \pm 0,2$ mm lang. De eerste dagen ontwikkelen de larven zich verder en voeden ze zich met de voedingsstoffen die aanwezig zijn in de dooierzak en in de oliedruppel. De larven blijven groeien zonder voedsel op te nemen tot dag 10, en de maximale grootte bedraagt dan 6,9 mm (Sørensen et al., 2016). Tussen dag 8 en dag 10 na het uitkomen van de eieren ontwikkelen de structuren die het mogelijk maken voor de larven om voedsel uit de omgeving op te nemen (Sørensen et al., 2016).

Onderzoek naar de voedingsgewoonten van de leptocephalus larven werd bemoeilijkt doordat er te weinig inhoud in de darmen van gevangen larven werd aangetroffen. Daarnaast is het gastrointestinaal stelsel zeer weinig ontwikkeld. De ionenconcentratie van de larven is evenwichtig met deze van het zeewater waarin ze leven. Verder wordt er een hoog gehalte aan essentiële aminozuren aangetroffen. Door deze bevindingen werd vermoed dat de voeding gebeurt doordat opgeloste organische stoffen in het zeewater, in de darm via epidermale opname worden geresorbeerd zonder voorafgaande vertering (Aida et al., 2003).

Recentere onderzoeken, van onder meer voedingsresten aangetroffen in het spijsverteringsstelsel van onderzochte larven, wijzen er op dat de opname van nutriënten toch gebeurt via het spijsverteringsstelsel. Welke voedingsstoffen er echter exact tot het dieet van de leptocephalus larven behoren, is nog niet opgehelderd (McCleave et al., 1998; Aida et al., 2003). Studies van de mond en kaakstructuren duiden er wel op dat ze enkel in staat zijn kleine zachte voedselpartikels op te nemen (Bouilliart et al., 2015). Vermoedelijk bestaat hun dieet dan ook uit fijne organische deeltjes, zeesneeuw en zoöplankton (WGEEL, 2017).

Larven kleiner dan 5mm kunnen zich nog niet actief bewegen. Grotere larven zijn hiertoe wel in staat. Er wordt een kleine hoeveelheid voornamelijk aëroob spierweefsel in de larven aangetroffen, wat hun dus in staat stelt om langdurig te kunnen zwemmen. Hoe de alen het continent weer bereiken en welke route ze hierbij volgen, is nog steeds onduidelijk (WGEEL, 2017).

6.6 Glasaal

Leptocephalus larven ondergaan eerst een metamorfose alvorens ze in het glasaal stadium terecht komen. De gemiddelde leeftijd die de larven hebben bij de start van de metamorfose tot glasaal wanneer ze het continent bereiken, is eveneens niet met zekerheid geweten (variatie van een half jaar tot een jaar oud) (McCleave et al., 1998; Feunteun, 2002; Aida et al., 2003). Deze metamorfose kent een erg variabele duur, van 18 tot 76 dagen. De variatie in tijd is onder meer te wijten aan de temperatuur van het water waarin de larven zich bevinden. Tijdens de metamorfose ondergaan ze verschillende veranderingen. Het lateraal afgeplatte lichaam neemt een meer cilindrische vorm aan. De wervelkolom verbeent en de verschillende weefsels en organen in het lichaam ontwikkelen tot een juveniele vorm. De zwemblaas differentieert en de hersenen zullen verder ontwikkelen. Er worden tevens secundaire kiemlamellen gevormd met chloorcellen die van belang zijn voor de ionenhuishouding. De groei zal tijdelijk stoppen en de lichaamslengte zal zelfs verkorten. Dit wordt veroorzaakt doordat de alen tijdens de metamorfose zich niet zullen voeden en lipiden en glycosaminoglycanen, opgeslagen in het gelatineus weefsel in de larven, zullen gebruiken. De retina verandert ook, de leptocephalus larven hebben namelijk enkel staafjes in de retina, terwijl er bij de glasaal zowel staafjes als kegeltjes worden aangetroffen. De intestinale organen zoals maag en darm, passen zich aan aan het dieet dat ze in hun nieuw habitat kunnen vinden (Aida et al., 2003).

Tijdens de metamorfose zullen de ionenconcentraties, die voordien evenwichtig waren met deze van zeewater, ook dalen. Dit is noodzakelijk aangezien de glasalen landinwaarts in zoet water zullen terechtkomen (Aida et al., 2003).

Na de metamorfose hebben de alen hun definitieve cilindrische lichaamsvorm. Hun lichaam is glasachtig en doorzichtig. Naarmate ze ouder worden, krijgt de huid meer pigment (Aida et al., 2003). De glasalen leven zowel in de kustwateren als landinwaarts. Zolang de glasalen zich niet in het zoet water bevinden, zullen ze zich niet voeden. Hun energie zouden ze dan halen uit de katabolisatie van energie die ze opgeslagen hebben tijdens hun leven als larve (Lecompte-finiger, 1992; Bardonnnet en Riera, 2005).

6.7 Gele aal

De gele alen zijn eigenlijk de volwassen levensvorm van de aal. Deze brengen hun leven door in het zoete water van rivieren, beken en meren. Er zijn echter gele alen waargenomen, van de soort Europese aal die heel hun leven in zout of brak water van zee of kustgebieden hebben doorgebracht en nooit verder stroomopwaarts zijn getrokken. Dit in tegenstelling tot de meeste andere *Anguilla* soorten waarvan de volwassen dieren enkel in zoet water worden aangetroffen (Moriarty, 1996; Aida et al., 2003). Gele alen worden gekenmerkt door hun donkere grijsbruine rug en de gele kleur van buik en flanken (Vandelannoote et al., 1998; Aida et al., 2003)

De gele alen gaan zich voornamelijk 's nachts voeden en in de warmere perioden van het jaar. Dit sluit niet uit dat alen ook overdag voedsel opnemen, recreatieve lijnvissers vangen immers ook alen overdag met behulp van aas (Aida et al., 2003). Een beperkt deel van de dieren zal zich ook in de koudste periodes van het jaar voeden (Aida et al., 2003). Hun voeding bestaat zowel uit vrij organisch materiaal als invertebraten en vissen die ze actief vangen. Ze kunnen dus worden omschreven als omnivoren (Aida et al., 2003).

7 Dalende populatie

De populatie van de Europese aal kende de voorbije decennia een zeer sterke terugval (Feunteun, 2002; WGEEL, 2017). In 2017 bedroeg de hoeveelheid glasalen slechts 1,6% voor de Noordzee en 8,7% elders in Europa tegenover de hoeveelheid glasalen in 1960-1979. Nu lijkt het er op dat de daling van de voorbije decennia zich niet verder zet. Naast de glasalen kenden de gele alen en zilveralen ook een sterke terugval, maar deze was niet zo extreem als deze voor de glasalen. Voor gele alen bedroeg populatiegrootte 24% tegenover 1960-1979 (WGEEL, 2017).

Door de sterke terugval werd de soort sinds 2007 opgenomen in appendix II van CITES (Convention on International Trades in Endangered Species). Dit betekent dat er actie moet worden ondernomen met betrekking op de uitvoer van de soort en dat er enkel export mogelijk is mits een export toelating. Sinds 2009 zijn er Europese maatregelen van kracht om de soort te beschermen en staat de Europese aal op de Rode Lijst van IUCN (International Unit for Conservation of Nature), dit wil zeggen dat de soort sterk bedreigd is. Verder is er recent (2016) een ban op de export van Europese aal naar niet EU lidstaten (WGEEL, 2016). Volgende factoren spelen mogelijk een rol in de sterke daling van de soort (Feunteun, 2002; Van Ginneken en Maes, 2005)

- 1) Overbevissing
- 2) Contaminatie
- 3) Ziekten
- 4) Oceanografische en klimatologische veranderingen
- 5) Verstoring migratieroutes
- 6) Verminderde vetreserves

7.1 Overbevissing

Zoals voor heel wat vissoorten het geval is, speelt overbevissing ook bij de Europese aal een grote rol in de terugval van de populatie. Gelukkig is er in de vangst ondertussen een dalende trend. Tegenover bijna 20000 ton vangst in 1970 werd er in 2017 nog minder dan 5000 ton gevangen. Tevens wordt een deel van deze gevangen alen nadien gebruikt om uit te zetten in gebieden waar de migratieroutes verstoord zijn.

Verschillende factoren hebben een rol gespeeld in de daling van vangst. De dalende populatie op zich is hierbij van belang, hoe minder alen er zijn hoe minder er gevangen worden. Ook de hoge prijs per kg vis zorgt voor een lagere vraag. Verder heeft de Europese unie actie ondernomen. Zo is er een werkgroep opgericht (Working Group on Eels, WGEEL) die elk jaar een verslag uitbrengt over de huidige stand van zaken en waarbinnen de Europese lidstaten bekend maken hoeveel kg ze elk jaar vangen en hoeveel alen er terug worden uitgezet. Bovendien geeft de werkgroep advies om de populatie te herstellen en de Europese regulering na te komen. De Europese Unie heeft ook een verbod op de export van alen naar niet EU lidstaten ingevoerd. Hierdoor is een grote afzetmarkt, namelijk deze in Japan en China, weggevallen (WGEEL, 2017). In 2009 alleen werd er voor 80000 ton aan alen verhandeld, goed voor een marktwaarde van 650 miljoen euro (Jacoby en Gollock, 2014). Er is echter nog steeds illegale handel in alen, die niet in de becijfering kan worden opgenomen, wat een vertekend beeld geeft. Verder worden ook de hoeveelheid aal die voor recreatieve doeleinden gevangen wordt niet opgenomen in de statistieken (WGEEL, 2017).

7.2 Contaminatie door pcb's

Pcb's (polyfenylbifenolen) zijn organische chlorideverbindingen die vroeger frequent gebruikt werden. Ze waren goedkoop om te produceren en kenden allerhande gebruiksdoelen. Onder andere in de landbouw (insecticiden), en in de industrie (goede geleider en onbrandbaar). Pcb's zijn zeer

lipofiel. Ze accumuleren gemakkelijk in het vetweefsel van aquatische dieren en zijn weinig oplosbaar in water (Van Ginneken et al., 2009). Organische chlorideverbindingen zijn zeer persistent en blijven lang in het milieu aanwezig. Vanwege hun lipofiliteit kunnen ze via verschillende wegen worden opgenomen in het lichaam. Dit kan gebeuren via de huid, via de kiemen of via opname van gecontamineerd voedsel en water (Van Ginneken et al., 2009). In alen kunnen pcb's zeer hoge concentraties aannemen omwille van hun lange leven en hun hoge vetgehalte (15-30% van het lichaamsgewicht). Deze hoge concentraties (1,5-10 µg/g) overschrijden vaak de standaarden voor de maximale toegelaten hoeveelheid pcb van 5 µg/g. Dit heeft dus ook een belangrijke invloed voor de humane consumptie (Van Ginneken et al., 2009).

Tijdens de migratie van de alen wordt veel vet verbrand. De pcb's die in dit vet zaten komen dan massaal in de circulatie (Feunteun, 2002; Van Ginneken en Maes, 2005; Van Ginneken et al., 2009). Onderzoek heeft aangetoond dat vissen met hoge pcb concentraties een lagere zuurstof consumptie hebben. Dit kan als gevolg hebben dat minder alen de migratie kunnen voltooien (Van Ginneken en Maes, 2005; Van Ginneken et al., 2009).

Pcb's hebben nadelige effecten op verschillende essentiële functies in het lichaam. Onder andere de endocriene organen kunnen sterk ontregeld worden. Voornamelijk de schildklier geraakt verstoord, dit impliceert gevolgen voor de systemen die hier afhankelijk van zijn. Zowel de ontwikkeling van de alen, de lichaamsgroei alsook de ovariële ontwikkeling worden mede gestuurd door een correcte schildklierwerking (Van Ginneken et al., 2009). De gonadotroop hormoonafhankelijke steroïdproductie in de finale rijping van de oöcyten zal verstoord worden. Bevruchte oöcyten hebben hierdoor een lagere kans om uit te groeien tot larven (Palstra et al., 2006). Er is ook een verband tussen de overleving van de larven en pcb's.

Ook de immuniteit wordt beïnvloed door pcb's. Organen die een invloed hebben op de immuniteit vertonen soms een verminderde werking. Hierdoor wordt infectie met de zwemblaasparasiet *Anguillocola crassus* vaker gezien bij dieren met hoge pcb concentraties (Van Ginneken et al., 2009).

Cytochroom P450 in de lever ondervindt een activerende werking door pcb's, wat de voortplanting kan onderdrukken. Normaal ligt de concentratie aan cytochroom P450 lager wanneer de dieren gaan paaien, dit is belangrijk voor de werking van steroïden die op dat moment aanwezig zijn. Indien de cytochroom P450 concentratie nu verhoogt door de aanwezige pcb's, zal de steroïdenconcentratie dalen en zal de kans op geslaagde voortplanting ook lager liggen (Van Ginneken et al., 2009).

Door maatregelen die het gebruik van pcb's aan banden leggen, is de contaminatie (en bijhorende gevolgen voor de dieren) reeds sterk verminderd (Feunteun, 2002; Malarvannan et al., 2014).

7.3 Ziekten

Door de migratie van dieren en de intercontinentale handel in de dieren worden ziekten tussen verschillende populaties uitgewisseld en zo kunnen populaties, die nog nooit in contact kwamen met deze ziekten en dus ook geen immuniteit tegen deze ziekten hebben opgebouwd, besmet raken. Naast deze transporten kunnen pathogenen ook in een populatie terecht komen doordat er een mutatie gevormd wordt in een bestaand pathogeen, waardoor de populatie opnieuw vatbaar is. De dieren hebben wel immuniteit voor het oorspronkelijke pathogeen maar niet meer voor het gemuteerde. Een andere mogelijkheid is dat klimatologische veranderingen er voor zorgen dat dieren zich samen met hun pathogenen in een andere regio vestigen, waardoor de reeds aanwezige populatie ook besmet kan worden (Gozlan et al., 2006).

De zwemblaasparasiet, *Anguillocola crassus* en virussen zijn twee belangrijke bedreigingen voor de Europese alen (Van Ginneken en Maes, 2005). *Anguillocola crassus* is waarschijnlijk in de wilde

populatie Europese alen terecht gekomen door de invoer van commercieel gekweekte alen uit andere continenten waar de parasiet reeds voorkwam, in de wildpopulatie. De parasiet heeft zich zeer snel binnen de wildpopulatie in Europa verspreid met lokaal zeer hoge besmettingspercentages tot gevolg (in 1987 was er 80-100% besmet) (Van Banning en Haenen, 1990; Feunteun, 2002).

De parasiet dringt binnen in de zwemblaas van de gastheer en leidt daar tot inflammatie, dilatatie en ruptuur van de bloedvaten van de zwemblaaswand met eventueel dood van de gastheer tot gevolg. Indien de alen niet overlijden in de acute fase, zal er fibrose optreden met verkleving aan omliggende organen en functievermindering van de zwemblaas als gevolg. Dit heeft nadelige gevolgen voor het overleven en voor de voortplanting van de vis (Van Banning en Haenen, 1990).

Europese aal Virus X (EVEX), Herpesvirus *Anguillae* (HVA), Europese aal virus (EVE) dat zeer nauw verwant is met infectieuze pancreatische necrose virus (IPNV) en Amerikaans aal virus (EVA) zijn de meest voorkomende virussen die van belang zijn voor de Europese alen. De gevoeligheid voor deze virussen varieert sterk van populatie tot populatie maar het risico van de handel in de dieren zorgt er voor dat besmette dieren in gevoelige niet besmette populaties terechtkomen (Van Ginneken et al., 2004). EVEX wordt het vaakst geïsoleerd binnen de populatie Europese alen (Van Beurden et al., 2012).

7.4 Oceanografische en klimatologische veranderingen

Opwarming van de oceanen en bijgevolg een noordwaartse verschuiving van isothermen, waardoor de noordelijke aflijning van de paaiplaats in Sargassozee ook verschuift, heeft nadelige effecten voor de alen. Hetzelfde effect wordt gezien bij de Japanse aal waar de migratie van deze soort in de Noordelijke Stille Oceaan beïnvloed wordt door de noordelijke verschuiving van een zoutfront. Bij de Japanse aal worden omwille van deze verschuiving ook verminderde transportomstandigheden voor de leptocephalus larven opgemerkt (Friedland et al., 2007).

Verminderende windsterkten hebben ook een invloed op de migratie van larven. Sterke oostenwinden kunnen er voor zorgen dat de larven de Sargassozee moeilijker kunnen verlaten. Een afname en veranderingen van stromingen op verschillende diepten kunnen de voedselvoorziening voor de leptocephalus larven beïnvloeden. Wanneer er minder circulatie is tussen oppervlakkige en diepere lagen zal er minder voedselrijk water in de oppervlakkige laag terecht komen (Friedland et al., 2007). Ook veranderingen in de golfstroom kunnen effect hebben op de migratie van larven, hierdoor zullen deze langer onderweg zijn of de migratie niet voltooiën (Castonguay et al., 1994; Feunteun, 2002). Verder toonden onderzoeken naar veranderingen in de Noord-Atlantische Oscillatie aan dat er een verband is met de hoeveelheid glasalen die het continent bereiken. De Noord-Atlantische Oscillatie blijkt ook een invloed te hebben op het voorkomen van plankton, wat een mogelijke voedingsbron voor de larven is (Friedland et al., 2007).

7.5 Verstoring van migratieroutes

Door menselijk ingrijpen in waterlopen geraken de migratieroutes van de alen verstoord. De aanwezigheid van sluizen en dammen zorgt er voor dat de stroomop- en -afwaartse migratie soms niet mogelijk is. Dammen houden de stroomopwaarts zwemmende vissen tegen en turbines, pompen en waterzuiveringsstations kunnen de stroomafwaarts migrerende vissen doden of ernstig beschadigen. Er is reeds aangetoond dat sommige waterbouwwerken er toe geleid hebben dat lokale populaties volledig verdwenen zijn. Het is dan ook zeer belangrijk dat, wanneer er veranderingen gebeuren aan waterlopen, ook rekening wordt gehouden met het aquatische leven. Bij de bouw van een dam zouden er aalladders kunnen worden gebouwd, deze dienen speciaal aangepast te zijn voor alen aangezien de ladders die geschikt zijn voor elft en zalm niet voldoende efficiënt zijn voor de alen. Alen beschikken namelijk over een minder sterk zwemvermogen dan sommige andere vissen waardoor de ladders voor zalm of elft ontoereikend zijn (Feunteun, 2002).

Vlaanderen onderneemt ook actie om de migratie van de alen te bevorderen. Aanpassingen aan pompen behoren tot een van deze acties. Er wordt een aangepast beheer van de pompen angewend, zodat deze pompen minder werken wanneer de alen het meest migreren. Ook de installatie van visvriendelijke pompen heeft een gunstig effect op de populatie. Deze pompen worden zo gemaakt dat ze de vissen minder beschadigen door gebruik te maken van grotere openingen en een trager toerental. Daarnaast behoren visafschrik- en geleidingstechnieken tot de aanpassingen die in Vlaanderen worden onderzocht. Om migratie van glasaaltjes stroomopwaarts te bevorderen loopt er onderzoek naar het al dan niet gedeeltelijk openen van de spuischuiwen bij opkomend tij. Een van de nadelen hierbij kan zijn dat dit meer stroomopwaartse verzilting veroorzaakt (Stevens et al., 2011).

7.6 Verminderde vetreserves

Vetreserves zijn essentieel voor de migratie van de zilveralen naar de paaipplaats. De laatste jaren zijn de vetreserves van de gele alen met een derde verminderd. Lagere vetpercentages in gele alen zijn representatief voor lagere vetpercentages in de zilveralen (Belpaire et al., 2009).

De vermindering van de vetreserves is waarschijnlijk een multifactorieel probleem. Omgevingsfactoren zoals vervuiling kunnen de endocriene systemen beïnvloeden, waaronder ook de schildklier waardoor de vetopslag vermindert. Verder kan vervuiling er voor zorgen dat er minder voedsel aanwezig is in de omgeving. Ziekten, welke steeds vaker gezien worden, hebben ook een invloed op de vetopslag. Daarnaast zijn populatie dichtheid en geslachtsverhouding binnen de populatie ook belangrijk. Ten slotte heeft de oorsprong van de alen een invloed op de vetreserves, alen die in aquacultuur zijn opgegroeid zijn niet geadapteerd aan het voedsel waar ze in hun nieuwe habitat moeten van overleven (Belpaire et al., 2009).

8 Consumptie van de Europese aal

Alen staan wereldwijd bekend als voedselbron voor de mens. In Europa, China en Japan worden de grootste hoeveelheden aal geconsumeerd. Slechts een beperkte hoeveelheid wordt als adulte vis wild gevangen. Het merendeel van de alen wordt gevangen als glasaal en verder in aquacultuur aangehouden tot volwassen aal. Een deel van de gevangen glasaal wordt geëxporteerd. Er is voornamelijk export naar EU landen vermits het illegaal is glasaal vanuit de Europese Unie naar niet EU lidstaten te exporteren. Desondanks dit verbod exporteerden Frankrijk en het Verenigd-Koninkrijk in 2015 en 2016 nog glasalen naar Hongkong (WGEEL, 2016). Volwassen alen worden gerookt, gekookt of vers aangeboden. De wijze van vangen van de alen kan een invloed hebben op de verdere verwerking ervan. Aangezien gekweekte alen vetter zijn, worden deze vaker als gerookte alen aangeboden. Ook de glasalen zelf worden voornamelijk in Spanje en het zuiden van Frankrijk nog geconsumeerd, waar het beschouwd wordt als een delicatessen (Nielsen en Prouzet, 2008).

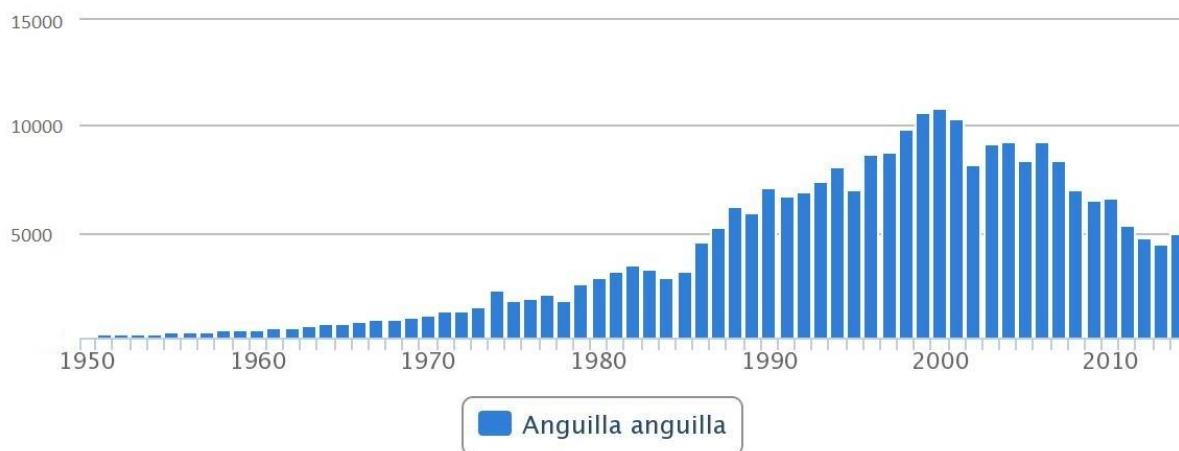
Land	Vangst (kg)	Export (kg)	Opgeslagen (kg)	Directe consumptie (kg)
Verenigd Koninkrijk	2800	2022	605	100
Frankrijk	36094	25400	1154	Geen data
Spanje	11079	3755	0	1730
Portugal	1284	116	0	0
Italië	386	0	386	0

Tabel 1: de hoeveelheid gevangen, geëxporteerde, opgeslagen en onmiddellijk geconsumeerde glasaal in 2015 (Gegevens uit WGEEL 2016).

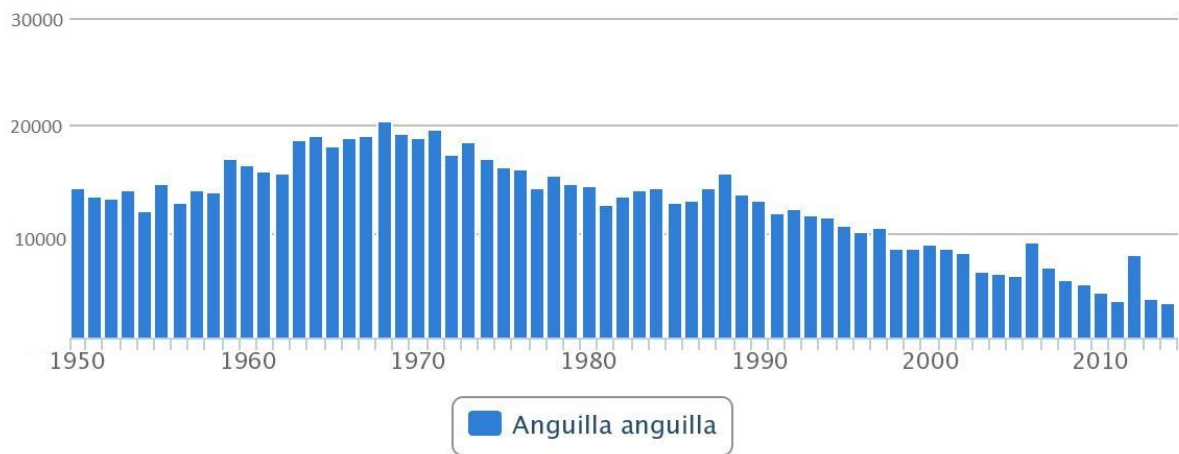
Land	Vangst (kg)	Export (kg)	Opgeslagen (kg)	Directe consumptie (kg)
Verenigd Koninkrijk	4279	3821	0	4
Frankrijk	46371	26225	3005	1761
Spanje	8038	800	2,7	1365
Portugal	409	Geen gegevens	0	0
Italië	159	0	159	0

Tabel 2: de hoeveel gevangen, geëxporteerde, opgeslagen en onmiddellijk geconsumeerde glasaal in 2016 (gegevens uit WGEEL 2016).

Zoals aangegeven in tabel 1 en 2, wordt een deel van de gevangen glasaal weer opgeslagen, hiermee wordt bedoeld dat deze worden vrijgelaten in rivieren en meren om het wildbestand aan te vullen. Een deel van deze glasaal die uitgroeien tot volwassen aal, worden daarna terug gevangen en ook gebruikt voor consumptie. Ook recreatievissen zou in rekening moeten gebracht worden wanneer men de totale vangst wil weten. Een deel van deze gevangen vis wordt soms gebruikt voor consumptie en er is ook sterfte onder de gevangen dieren nadat deze terug worden vrijgelaten, wat de populatiecijfers beïnvloedt. Voor 2017 wordt de hoeveelheid gevangen glasaal voor recreatie geschat op 2 ton en 241 ton voor gele aal en zilveaal (WGEEL, 2017).



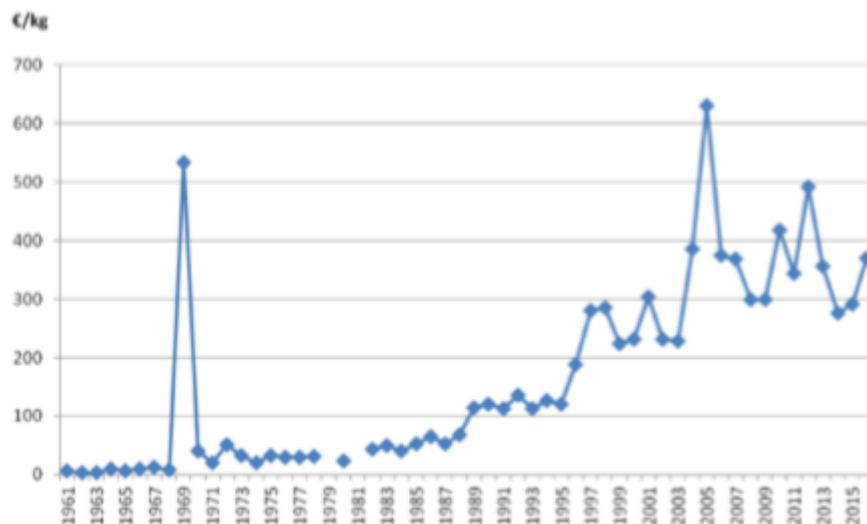
Figuur 8: wereldwijde productie van Europese alen in aquacultuur, verticale as: gewicht in ton. horizontale as: jaartal. Tot 2000 was er een toename zichtbaar in de productie van Europese alen in aquacultuur. Vanaf 2000 lijkt er zich een daling te hebben ingezet. (bron: <http://www.fao.org/fishery/species/2203/en>)



Figuur 9: wereldwijde vangst van alen door visserij. horizontale as: gewicht in ton. verticale as: jaartal. Laatste decennia worden er steeds minder alen gevangen (bron: <http://www.fao.org/fishery/species/2203/en>).

De laatste jaren is er een dalende trend ingezet in zowel de productie van Europese alen in aquacultuur alsook in de visserij van de alen op zich (zie figuur 8 en 9). Verschillende factoren liggen aan de oorzaak:

- Er is een verbod op de export van Europese alen naar niet Europese lidstaten
- De hoge prijs per kg aal heeft er voor gezorgd dat de verkoop daalde (zie Figuur 1010)
- De dalende populatie zorgt voor lagere opbrengsten(WGEEL, 2017)



Figuur 10: grafische weergave van de prijs (euro) per kg glasaal. Er is een geleidelijke stijging over de jaren heen. De piek in 1969 wordt verklaard door de hoge vraag naar glasaal vanuit Japan (bron: WGEEL, 2016).

In de vangst van de alen kunnen drie geografische regio's worden afgebakend met elk andere kenmerken:

Regio 1: Dit is de noordelijke regio en omvat de Noordzee en de Baltische Zee. Ze wordt gekenmerkt door lage glasaal rekrutering, zilveralen met een trage groeisnelheid en migrerende zilveralen met een hoge gemiddelde leeftijd. In deze regio wordt vooral gefocust op de vangst van zilveralen (Nielsen en Prouzet, 2008).

Regio 2: Deze groep omvat het gebied in de Atlantische Oceaan gelegen tussen de Britse eilanden en Portugal. Hier wordt hogere rekrutering van glasalen gezien. De cyclussen van de alen in dit gebied variëren sterk van 5 tot 15 jaar. Hier worden vooral glasalen gevangen. Enkele visserijen gericht op zilveraal en gele aal zijn ook terug te vinden in dit gebied (Nielsen en Prouzet, 2008).

Regio 3: Deze regio wordt ook de Mediterrane regio genoemd. In dit gebied worden weinig glasalen aangetroffen. Levenscyclussen zijn relatief kort in deze regio. De focus voor de exploitatie van alen ligt vooral op gele alen en zilveralen. Vooral voor de Franse Middellandse kust en de Noord-Afrikaanse kust worden veel alen aangetroffen (Nielsen en Prouzet, 2008).

9 Europese aal en aquacultuur

9.1 Glasaal aquacultuur

De aquacultuur van glasalen strekt zich uit over Zuid- en West-Europa. Er worden zowel grote als kleine bedrijven gezien waarbij de alen binnen in bassins worden gehouden. Voor deze aquacultuur dienen er steeds glasalen in het wild gevangen te worden vermits het nog niet mogelijk is om op een adequate manier glasaal te kweken (Moriarty en Dekker, 1997). Vooral de jonge, nog translucente glasalen worden gebruikt in aquacultuur. De oudere, reeds gepigmenteerde glasalen dragen vaker ziekten met zich mee en schakelen moeilijker over naar het nieuwe voedsel dat ze in aquacultuur aangeboden krijgen. Om één ton aal te produceren, dient slechts 2,5 kg glasaal gevangen te worden. De glasalen worden gevangen tijdens hun tocht van de zee naar de rivieren. Glasaal aquacultuur is zeer belangrijk en produceert meer dan 80% van de totale hoeveelheid geconsumeerde alen (Nielsen en Prouzet, 2008).

Voeding voor de glasalen vormt geen probleem. In het begin worden de alen gevoed met kuit van kabeljauw of met gemalen mosselen. De nieuwe glasalen krijgen deze voeding aangeboden bij een watertemperatuur van 18 tot 20 °C (Nielsen en Prouzet, 2008) of 25°C (Knights, 1983; Heinsbroek, 1991). Meestal wordt de nieuwe voeding snel geaccepteerd door de glasalen. Nadien vervangt een kunstmatige voeding rijk aan nutriënten de natuurlijke voeding die in het begin werd aangewend (Heinsbroek, 1991; Nielsen en Prouzet, 2008).

In Europa worden glasalen aan hoge densiteiten (maximaal 120kg aal/m³) in speciale bassins verder opgekweekt. Voeding, waterparameters, selectie op grootte en reiniging zijn voor het grootste deel geautomatiseerd (Nielsen en Prouzet, 2008).

Glasalen geschikt voor aquacultuur worden gevangen in de ondiepe wateren aan kustgebieden of de lagere delen van de rivieren. Bijna alle glasalen worden in Europa gevangen langs de Atlantische kust en in het Engels Kanaal, aan de monding van de rivieren. Volwassen alen (gele alen en zilveralen) worden hogerop in rivieren gevangen (Nielsen en Prouzet, 2008).

9.2 Artificieel opgekweekte leptocephalus larven

Om de natuurlijke populatie in stand te kunnen houden en om te voldoen aan de vraag van consumenten, is het van belang dat men de Europese alen in aquacultuur kan kweken zonder dat daarvoor nood is aan uit het wild afkomstige glasalen. Echter de ingewikkelde levenscyclus en het gebrek aan informatie hierover, maken het kweken van Europese alen in aquacultuur niet eenvoudig. Nu is het al mogelijk om de eieren te bevruchten en larven te laten uitkomen. Het voeden van deze larven vormt nog een probleem (Aida et al., 2003).

Eerst en vooral is het noodzakelijk om de gonaden van de alen kunstmatig te doen ontwikkelen. In mannelijke alen kan de maximale spermaproductie bekomen worden door wekelijks een dosis van 1,5 IU hCG (humaan Chorionotroop Gonadotropine) per gram vis toe te dienen via een injectie. De alen

moeten eerst geacclimatiseerd worden aan het zeewater en vervolgens kan gestart worden met de injecties. Deze methode geeft, in vergelijking met andere geteste behandelingen, het hoogste aantal spermproducerende dieren, het hoogste aantal sperma-afnames en gelijke volumes en densiteiten aan spermacellen (Asturiano et al., 2005). Nadat de spermatogenese voltooid is, kunnen de spermacellen door voorzichtige massage van de buik naar buiten worden gemasseerd (Pedersen, 2004). Het sperma kan zonder verdunning bij de eicellen worden gevoegd of worden verdund tot een exacte verhouding eicel spermacel. Deze laatste methode blijkt betere resultaten te geven. Zowel het aantal bevruchte eicellen als het aantal regelmatige celdelingen ligt hoger wanneer gebruikt wordt gemaakt van verdund sperma (Tomkiewicz, 2012). Optimaal worden de bevruchte eicellen dan gescheiden van de niet bevruchte, alsook de overtollige spermacellen dienen verwijderd te worden. Dit zorgt voor een reductie van de bacteriële contaminatie in het water (Tomkiewicz, 2012). Naast de mannelijke alen dienen de gonaden van de vrouwelijke dieren ook kunstmatig gestimuleerd te worden. Dopamine oefent een negatief effect uit op de ontwikkeling van de gonaden (Vidal et al., 2004; Weltzien et al., 2006). Het is dan ook belangrijk dat dit remmende effect van dopamine wordt voorkomen indien gonadale stimulatie bekomen dient te worden. Dopamine kan geïnhibeerd worden door toediening van een dopamine antagonist. Dit is echter onvoldoende om tot gonadale ontwikkeling te komen. Verder onderzoek heeft dan ook aangetoond dat een combinatie van GnRH, Pimozide (dopamine antagonist) en testosteron de beste resultaten geeft (Vidal et al., 2004). Een combinatie van karper hypofyse extract (CPD) (20mg CPD/kg lichaamsgewicht) en 17α , 20β -dihydroxyprogesteron (DHP) aan een dosis van 2 $\mu\text{g/g}$ lichaamsgewicht kan ook aangewend worden om tot ovulatie van de vrouwelijke dieren te komen (Van Ginneken et al., 2005b). In Japanse alen wordt voornamelijk gebruik gemaakt van zalm hypofyse extract (SPE) en 17α , 20β -dihydroxyprogesteron (DHP) en dit blijkt voor deze soort efficiënt. Dit protocol werkt ook voor Europese alen maar de slaagkans is lager (Pedersen, 2004). Desondanks wordt, omwille van de eenvoud, meestal toch gebruikt gemaakt van SPE of CPD in combinatie met DHP (Pedersen, 2004; Van Ginneken et al., 2005b). Eens de gametogenese voltooid is, kunnen de eicellen voorzichtig naar buiten gemasseerd worden (Van Ginneken et al., 2005b). Vervolgens dienen de eitjes zo snel mogelijk bevrucht worden. Er wordt een slaagpercentage van 57,4 tot 78,2% gezien indien bevruchting gebeurt 0 tot 10 minuten na het vrijstellen van de eicellen. Wanneer de bevruchting plaats vindt na 15 minuten is het slaagpercentage gereduceerd tot 47,5% (Butts et al., 2014).

Nadat bevruchting heeft plaats gevonden, zullen de larven na 46 tot 48 uur uitkomen (Pedersen, 2004; Sørensen et al., 2016). Zoals eerder vermeld, hebben de pas uitgekomen larven een grote dooierzak en opvallende oliedruppel ter hoogte van de kop die de dieren de eerste dagen van voedsel voorziet (Sørensen et al., 2016). Vervolgens moeten de leptocephalus larven zich exogeen voeden, wat nog niet mogelijk is gezien er nog geen gepast voeder beschikbaar is. Japanse alen kunnen reeds sinds enkele jaren in aquacultuur gekweekt worden. In 1974 werden er succesvol Japanse alen bevrucht via hormoonbehandeling. De alen produceerden eieren en daaruit groeiden de eerste larven maar gezien geen geschikt voedsel beschikbaar was, was het niet mogelijk om deze jonge alen langer aan te houden dan 2 weken. In 2001 ontdekte Tanaka et al. dat een mengsel van gedroogde haaieneieren geschikt was om als voedsel te gebruiken voor de jonge larven en hiermee was het mogelijk om de larven aan te houden tot een leeftijd van 30 dagen. (Tanaka et al., 2001; Tanaka et al., 2003). Later werden er nog soyaeiwitten, en een vitaminen- en mineralensupplement voor vissen aan het dieet toegevoegd. Met dit nieuwe dieet konden larven tot 200 dagen overleven. Verdere aanpassingen aan het dieet, waaronder toevoeging van krill hydrolysaat en vervangen van de soyaeiwitten door met fytase behandelde soya, werden doorgevoerd. Met dit nieuwste dieet is het mogelijk om larven tot de tijd van metamorfose naar glasaal aan te houden (Tanaka et al., 2003). Zo is het dus mogelijk om voor de Japanse alen de volledige levenscyclus in gevangenschap te reconstrueren. Larven van Europese alen

hebben dit voedsel ook reeds aangeboden gekregen, maar er werd geen bevorderend effect op de levensduur waargenomen (Sørensen et al., 2016).

10 Discussie

Het geslacht *Anguilla* wordt al meerdere decennia onderzocht maar toch is de taxonomie nog meerdere keren aangepast. In 2003 was er sprake van 15 verschillende soorten binnen het geslacht *Anguilla* (Aida et al., 2003), terwijl in 2016 er sprake is van 16 verschillende soorten (Arai et al., 2016). Dit maakt duidelijk dat er binnen het geslacht nog verder onderzoek noodzakelijk is om aan te tonen of dit nu de correcte indeling is. Uitgebreider genetisch onderzoek kan in de toekomst dan ook een bijdrage leveren. Verder is een correcte taxonomische indeling belangrijk om de soorten correct te kunnen identificeren en na te gaan of er veranderingen optreden in het gedrag, voornamelijk dan het geografische voorkomen en de migratie van de vissen. Deze informatie kan dan weer van belang zijn om de gevolgen van vervuiling, klimatologische- en oceanografische veranderingen in te schatten of na te gaan in welke mate deze een invloed hebben op de soort.

De populatie van de Europese alen staat de laatste decennia onder druk. Overbevissing, contaminatie, ziekten, oceanografische en klimatologische veranderingen, verstoring van migratieroutes en verminderde vetreserves hebben allemaal een negatieve invloed op deze soort (Feunteun, 2002; Van Ginneken en Maes, 2005). De huidige data over de populatie Europese alen wordt voornamelijk gebaseerd op de hoeveelheid jonge alen die terug landinwaarts keren, maar om de populatie te herstellen is het belangrijk om een beeld van de volledige populatiegrootte en tevens de sterfte van alen in beeld te brengen. Zo kunnen waar nodig maatregelen getroffen worden om de sterfte terug te dringen en aldus hogere percentages alen die landinwaarts terugkeren bekomen worden (Dekker, 2016). Dit is echter niet zo makkelijk omdat verschillende factoren de sterftcijfers beïnvloeden. Deze factoren zijn veelal niet eenvoudig te meten, zo dragen recreatievissen, vervuiling, ziekten, pompen en de commerciële vangst allen bij aan sterfte binnen de populatie. Enkel over de commerciële vangst zijn hier echter data van ter beschikking. Daarbij is het dan nog belangrijk dat soms incorrecte data worden doorgegeven bij de vangst en een deel van de gevangen vissen op de zwarte markt terecht komt wat deze data dan ook weer minder betrouwbaar maakt. Controle is dus zeer belangrijk. Voor de andere factoren, recreatievissen, vervuiling, ziekten en pompen, is weinig informatie beschikbaar over hoe groot de impact hiervan is voor de soort.

Verschiedende acties worden ondernomen om de populatiedaling te stoppen. Deze daling lijkt zich, gebaseerd op de hoeveelheid terugkerende glasalen gelukkig niet verder te zetten (WGEEL, 2017). Dit betekent niet dat de populatie zich in een gezonde toestand bevindt, de geschatte populatiegrootte ligt nog steeds veel lager dan rond 1970 (WGEEL, 2017). Daarom blijft opvolging van de populatie en verdere ondersteuning van de soort noodzakelijk. Deze ondersteuning bestaat momenteel voornamelijk uit het uitzetten van jonge glasalen die uit het wilt gevangen zijn en de migratieroutes gunstiger maken voor de alen zodat de migratie vlotter kan verlopen.

Verder kan ook het kweken van Europese alen in aquacultuur bijdragen aan het herstel van de populatie. De alen uit dit kweekprogramma kunnen gebruikt worden, om uit te zetten in het wild, of voor consumptie door de mens. Het kweken van Europese alen in gevangenschap brengt echter heel wat problemen met zich mee. De ingewikkelde levenscyclus in combinatie met verschillende levensomgevingen maken het moeilijk om het gedrag van deze soort te kunnen observeren. Daarnaast draagt de migratie van duizenden kilometers in de oceaan, om naar hun paaiplaats te migreren, bij aan dit probleem. Het paaigedrag van de Europese alen is nog nooit in het wild waargenomen. Enkel experimentele studies hebben tot nu toe de ideale omstandigheden voor paaien proberen reconstrueren en de dieren via hormoonbehandelingen verder gestimuleerd om zo tot paaien te komen (Van Ginneken en Maes, 2005). Doordat de paaiplaats zich midden in de Atlantische oceaan bevindt en de eieren zo klein zijn, werden deze ook nog nooit in het wild waargenomen. Deze factoren zorgen ervoor dat de paaiplaats in de Sargassozee slechts een vermoedelijke paaiplaats is, gebaseerd

op het aantreffen van de kleinste larven in deze regio (Van Ginneken en Maes, 2005; Nielsen en Prouzet, 2008). Meer onderzoek is dus noodzakelijk om het gedrag, in het bijzonder het paaigedrag van deze soort, te doorgronden. Dit kan dan informatie verschaffen over de triggers die bepalend zijn voor de geslachtsontwikkeling en de ontwikkeling van de gameten. Deze extra kennis vormt dan een mogelijke bijdrage aan het verhogen van de slaagkans voor de reproductie van Europese alen in aquacultuur. Zo zou bijkomende informatie over de diepte en temperatuur waarop de alen migreren een sterke vooruitgang kunnen betekenen.

Anderzijds zou dan gekeken kunnen worden welke invloeden mogelijk van belang zijn tijdens de migratie en deze negatief beïnvloeden, dit zou eveneens een beeld kunnen schetsen van de hoeveelheid sterfte van de alen. Deze extra gegevens kunnen bijdragen aan de ontwikkeling van efficiëntere methodes voor het kweken van deze vissoort.

Dit alles maakt duidelijk dat de Europese aal een zeer complexe diersoort is die veel ruimte laat voor verder onderzoek, wat absoluut noodzakelijk is om de toekomst van de soort te verzekeren.

11 Literatuur

- Aarestrup, K., Økland, F., Hansen, M.M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M. et al., 2009. Oceanic Spawning Migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325, 1660-1660.
- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, J., Panfili, J., Crivelli, A. J., 2003. Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône delta. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* 368, 55-68.
- Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K., 2003. In: *Eel Biology*, volume 1, Springer-Verlag, Tokyo, Japan, pp 1-479.
- Aoyama, J., Watanabe, S., Nishida, M., Tsukamoto, K., 1999. Discrimination of Catadromous Eels of Genus *Anguilla* Using Polymerase Chain Reaction–Restriction Fragment Length Polymorphism Analysis of the Mitochondrial 16S Ribosomal RNA Domain. *Transactions of the American Fisheries Society* 129, 873-878.
- Arai, 2016. Taxonomy and distribution. In: *Biology and ecology of Anguillid eels*. Volume 1, CRC press, Londen, Verenigd Koninkrijk, pp 1-20.
- Asturiano, F., Pérez, L., Garzón, D.L., Peñaranda, D.S., Marco-Jiménez, F., Martínez-Llorens, S., Tomás, A., Jover, M., 2005. Effect of different methods for the induction of spermiation on semen quality in European eel. *Aquaculture Research* 36, 1480-1487.
- Bardonnnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63, 201-209.
- Belpaire, C., Goemans, G., Geeraerts, C., Quataert, P., Parmentier, K., Hagel, P., De Boer, J., 2009. Decreasing eel stocks: survival of the fattest? *Ecology of freshwater fish* 18, 197-214.
- Boulliart, M., Tomkiewicz, T., Lauesen, P., De Kegel, B., Adriaens, D., 2015. Musculoskeletal anatomy and feeding performance of pre-feeding engyodontic larvae of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Journal of Anatomy* 227, 325-340.
- Castle, P.H.J., Williamson, G.R., 1974. On the validity of the freshwater eel species *Anguilla ancestralis* from Celebes. *Copeia* 2, 569–570.
- Castonguay, M., Hodson, V., Morarty, C., Drinkwater, K.F., Essop, B.M., 1994. Is there a role of ocean environment in American and European eel decline? *Fisheries Oceanography* 3, 197-203.
- Dekker, W., 2003a. Did lack of spawners cause the collapse of the European eel. *Anguilla anguilla*, *Fisheries Management and Ecology* 10, 365-376.
- Dekker, W., 2003b. On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 787-799.
- Dekker, W., 2016. Management of the eel is slipping through our hands! Distribute control and orchestrate national protection. *ICES Journal of Marine Science* 73, 2442–2452.
- De Nie, H.W., 1988. Food, feeding and growth of the eel (*Anguilla anguilla* L.) in a Dutch eutrophic lake. PhD thesis, Proefschrift Wageningen, Nederland.

- Elliott D.G., 2011. Functional Morphology of the Integumentary System in Fishes. In: Farrell A.P., (ed.), Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment, volume 1, San Diego: Academic Press, pp. 476–488.
- Feunteun, E., 2002. management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. Ecological Engineering 18, 575-591.
- Fontaine, Y.A., 1994. L'argenteure de l'anguille: Métamorphose, anticipation, adaption. Bulletin francais de la peche et de la pisciculture 335, 171 -185.
- Friedland, K.D., Miller, M.J., and Knights, B., 2007. Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. ICES Journal of Marine Science 64, 519–530.
- Godwin, J., Luckenbach, A., Borski, L., 2003. Ecology meets endocrinology: Environmental sex determination in fishes. Evolution and Development 5, 40-49.
- Gozlan, R.E., Peeler, E.J., Longshaw, M., St-Hilaire, S., Feist, S.W., 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. Microbes and infection 8, 1358-1364.
- Heinsbroek, L.T.N., 1991. A review of eel culture in Japan and Europe. Aquaculture and Fisheries Management 22, 57-72.
- Jacoby, D. & Gollock, M., 2014. *Anguilla anguilla*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014.
- Knights, B., 1983. Food particle-size preferences and feeding behaviour in warmwater aquaculture of European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Aquaculture 30, 173-190.
- Kleckner, R.C., Krueger, W.H., 1981. Changes in swimbladder retial morphology in *Anguilla rostrata* during premigration metamorphosis. Journal of Fish Biology 18, 569-577.
- Lecomte-Finiger R. 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. Marine Biology 114, 205-216.
- Malarvannan, G., Belpaire, C., Geeraerts, C., Eulaers, I., Neels, H., Covaci, A., 2014. Assessment of persistent brominated and chlorinated organic contaminants in the European eel (*Anguilla anguilla*) in Flanders, Belgium: Levels, profiles and health risk. Science of the Total Environment 222, 482-483.
- McCleave, J.D., Brickley, P.J., O'Brien, K.J., Kistner, D.A., Wong, M.W., Gallagher, M., Watson, S.M., 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 78, 285–306.
- Moriarty, C., 1996. The European eel fishery in 1993 and 1994. Marine Institute. Fisheries Bulletin (Dublin) 14.
- Moriarty, C., Dekker, W., 1997. Management of the European eel. Marine Institute. Fisheries Bulletin (Dublin) 15.
- Nielsen, T., Prouzet, P., 2008. Capture-based aquaculture of the wild European eel (*Anguilla anguilla*). FAO Fisheries Technical Paper 508, 141-168.
- Palstra, A., Graziano, M., Mes, D., Van der Heide, M., Böhm, T., Blom, E., Hofman, A., Van Es, Y., Van Gool, A., Brummelhuis, E., 2016. Innovatieve reproductie Europese aal. IMARES report C061/16.
- Palstra, A.P., van Ginneken, V.J.T., Murk, A.J., Van den Thillart G.E.E.J.M., 2006. Are dioxin-like contaminants responsible for the eel (*Anguilla anguilla*) drama? Naturwissenschaften 93, 145-148.

- Pedersen, B.H., 2004. Fertilisation of eggs, rate of embryonic development and hatching following induced maturation of the European eel *Anguilla anguilla*. *Aquaculture* 237, 461-473.
- Sørensen, S.R., Tomkiewicz, J., Munk, P., Butts, I.A.E., Nielsen, A., Lauesen, P., Graver, C., 2016. Ontogeny and growth of early life stages of captive-bred European eel. *Aquaculture* 456, 50-61.
- Sorteni, C., Clavenzani, P., De Gorgio, R., Portnoy, O., Sirri, R., Mordnti, O., Di Biase, A., Parmeggiani, A., Menconi, V., Chiocchetti, R., 2014. Enteric neuroplasticity in seawater-adapted European eel (*Anguilla anguilla*). *Journal of anatomy* 224, 180-191.
- Stevens, M., Buysse, D., Van den Neucker, T., Gelaude, E., Baeyens, R., Jacobs, Y., Mouton, A., Coeck, J., van Vessem, J., 2011. Wetenschappelijke ondersteuning van de uitvoering van het palingbeheerplan - Inventarisatie pompgemalen en inventarisatie van de technische karakteristieken en waterbeheersaspecten van prioritaire zout-zoetovergangen. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 38, 1-89.
- Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H., 2001. Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture* 201, 51-60.
- Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H., Unuma, T., Nomura, K., 2003. The first production of glass eel in captivity: fish reproductive physiology facilitates great progress in aquaculture. *Fish physiology and Biochemistry* 28, 493-497.
- Tomkiewicz, J., 2012. Reproduction of European Eel in Aquaculture (REEL) Consolidation and new production methods. DTU Aqua Report 249, 1- 47.
- Van Banning, P. Haenen, O., 1990. Effects of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus* In wild and farmed eels. In: *Pathology in Marine Science*, volume 1. Academic Press, Londen, Verenigd Koninkrijk, pp.317-330.
- Van Beurden, S.J., Engelsma, M.Y., Roozenburg, I., Voorbergen-Laarman, M.A., van Tulden, P.W., Kerkhoff, S., van Nieuwstadt, A.P., Davidse, A., Haenen, O.L., 2012. Viral diseases of wild and farmed European eel *Anguilla anguilla* with particular reference to the Netherlands. *Diseases of Aquatic Organisms* 101, 69-86.
- Vandelannoote, A., Bruylants, B., De Charleroy, D., Adriaensen, F., 1998. De ecologie en de verspreiding van zoetwatervis- en rondbeksoorten in Vlaamse beken en rivieren. In: *Atlas van de Vlaamse beek- en riviervis*, Water, Energie en Leefmilieu (WEL), Wijnegem, België, pp. 50-54.
- Van Ginneken, V., Antonissen, E., Müller, U.K., Booms, R., Eding, E., Verreth, J., Van den Thillart, G., 2005a. Eel migration to the Sargasso: remarkably high swimming efficiency and low energy costs. *Journal of Experimental Biology* 208, 1329-1335.
- Van Ginneken, V., Vianen, G., Muusze, B., Palstra, A., Verschoor, L., Lugten, O., Onderwater, M., Van Schie, S., Niemandsverdriet, P., Van Heeswijk, R., Eding, E., Van den Thillart, G., 2005b. Gonad development and spawning behaviour of artificially-matured European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Animal Biology* 55, 203 – 218.
- Van Ginneken, V., Bruijs, M., Murk, T., Palstra, A., Van den Thillart, G., 2009. The Effect of PCBs on the spawning Migration of European Silver Eel (*Anguilla anguilla* L.). In: *Spawning Migration of the European Eel*, Springer Science + Business Media, Berlijn, Duitsland, pp. 365-386.
- Van Ginneken, V.J.T., Maes, G.E., 2005. The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Reviews in fish biology and its Fisheries* 15, 367-398.

Van Ginneken, V., Haenen, O., Coldenhoff, K., Willemze, R., Antonissen, E., Van Tulden, P., Dijkstra, S., Wagenaar, F., Van den Thillart, G., 2004. Presence of eel viruses from various geographic regions.

Bulletin of the European Association of Fish Pathologists 24, 268-271.

Vidal, B., Pasqualini, C., Le Belle, N., Holland M.C.H., Sbahi, M., Vernier, P., Zohar, Y., Dufour, S., 2004. Dopamine Inhibits Luteinizing Hormone Synthesis and Release in the Juvenile European Eel: A Neuroendocrine Lock for the Onset of Puberty. *Biology of Reproduction* 71, 1491–1500.

Watanabe, S., Aoyama, J., Nishida, M., Tsukamoto, K., 2005. A Molecular Genetic Evaluation of the Taxonomy of Eels of the Genus *Anguilla* (Pisces: Anguilliformes). *Bulletin of Marine Science* 76, 675-690.

Watanabe, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K., 2004a. Reexamination of Ege's (1939) use of taxonomic characters of the genus *Anguilla*. *Bulletin of Marine Science* 74, 337–351.

Watanabe, S., Minegishi, Y., Yoshinaga, T., Aoyama, J., Tsukamoto, K., 2004b. A Quick Method for Species Identification of Japanese Eel (*Anguilla japonica*) Using Real-Time PCR: An Onboard Application for Use During Sampling Surveys. *Marine Biotechnology* 6, 566-574.

Weltzien, F.A., Pasqualini, P., Sébert, M.E., Vidal, B., Le Belle, N., Kah, O., Vernier, P., Dufour, S., 2006. Androgen-Dependent Stimulation of Brain Dopaminergic Systems in the Female European Eel (*Anguilla anguilla*). *Endocrinology* 147, 2964–2973.

Woese, C.R., Kandler, T., Wheelis, M.L., 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87, 4576–4579.

(WGEEL, 2016)

http://ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2016/WGEEL/wgeel_2016.pdf

(WGEEL, 2017)

http://ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2017/WGEEL/wgeel_2017.pdf

Zacchei, A.M., Tavolaro, P., 1988. Lateral line system during the life cycle of *Anguilla anguilla* (L.). *Italian Journal of Zoology* 55, 145-153.