

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen
slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming
van het NIOZ.

De invloed van de temperatuur op de ademhaling van twee verwante
zeegrondels, Gobius minutus en Gobius microps, in rust en bij arbeid

door

C. Veldhuis

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak november 1972 - april 1973

aan

het NIOZ te Texel

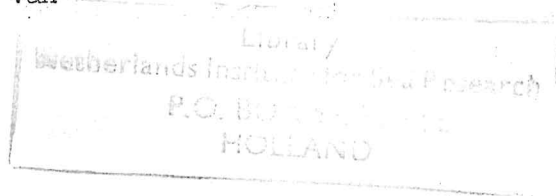
voor

Dr. H.C.J. Ooms

Univ. Nijmegen

onder supervisie van

Dr. M. Fonds



NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLIKATIES EN VERSLAGEN

nummer 1975 - 11

De invloed van de temperatuur op de ademhaling van twee verwante
zeegronfels, Gobius minutus en Gobius microps, in rust en bij arbeid

door

C. Veldhuis

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary	1
Samenvatting	2
II. Inleiding	4
III. Materiaal en methoden	5
1. Materiaal	5
2. Methoden	6
IV. Resultaten	10
1. Relatie tussen zuurstofverbruik en gewicht bij ver- schillende temperaturen	10
2. Relatie tussen rustmetabolisme en temperatuur . . .	11
3. Relatie tussen actief metabolisme en temperatuur .	12
4. Scope for activity en maintenance costs	13
V. Konklusies	14
VI. Diskussie	15
VII. Literatuur	16
Tabellen en Figuren	

I. SUMMARY

Oxygen consumption of two Gobius species in relation to temperature
was measured for resting fish and during forced swimming, before

feeding and after feeding. The results of these measurements of respiration were:

(1) An exponential relation was found between the oxygen consumption (R) and body weight (W) of G. minutus and G. microps according to the equation $R = aW^b$. For both species the value of b is the same ($b = 0,8972$), independent of the temperature.

(2) Resting metabolism as well as active metabolism of G. minutus and G. microps increase exponentially with temperature from 5 to 25° C. While resting metabolism of both species is alike, however, oxygen consumption during forced swimming of G. microps has a higher level than that of G. minutus at every measured temperature.

(3) The scope for activity in G. minutus and G. microps shows the same difference as their active metabolism, as resting metabolism is the same for both species; the scope for activity of G. microps has a higher level than for G. minutus. This is confirmed by the maintenance costs, i.e. resting metabolism as % of the maximum oxygen consumption. The maintenance costs increase with water temperature, but they are lower for G. microps at every measured temperature.

Maintenance costs in G. minutus seem to stay constant at temperatures over 10° C.

(4) It can be concluded that G. microps has more energy available for activity than G. minutus. G. microps showed a superior swimming performance, which may be an adaptation to the strong tidal currents and large temperature fluctuations in shallow inshore waters, where this species occurs. G. minutus occurs in the North Sea as well as in the inshore areas at a depth of 1 to 25 meters, where tidal currents and temperature variations are generally less severe.

SAMENVATTING

(1) Tussen het zuurstofverbruik (R) en het gewicht (W) van

G. minutus en G. microps bestaat een exponentieel verband volgens de formule $R = aW^b$. De waarde van b is voor beide soorten gelijk en onafhankelijk van de temperatuur.

(2) Zowel het rustmetabolisme als het actief metabolisme van G. minutus en G. microps nemen exponentieel toe met de temperatuur in het traject tussen 5° en 25° C. Hoewel het rustmetabolisme van beide soorten gelijk is, is de zuurstofconsumptie van G. microps bij maximale aktiviteit hoger dan die van G. minutus bij iedere gemeten temperatuur.

(3) De ademhalingsreserve voor arbeid (scope for activity) vertoont bij G. minutus en G. microps hetzelfde verschil als hun actief metabolisme, omdat het rustmetabolisme van beide soorten gelijk is. De scope for activity is dus voor G. microps hoger dan voor G. minutus. Dit wordt bevestigd door de "maintenance costs", d.i. rustademhaling als % van de maximale ademhaling. Deze neemt bij verhoging van de temperatuur toe, maar is lager voor G. microps bij iedere temperatuur. Het lijkt erop, dat de "maintenance costs" bij G. minutus boven 10° C constant blijven.

(4) Uit het bovenstaande kan gekonkludeerd worden, dat G. microps meer energie beschikbaar heeft voor aktiviteit dan G. minutus. De eerstgenoemde soort is ook een betere zwemmer. Dit betekent mogelijk een betere aanpassing van G. microps aan getijdestromingen en de extreme onstandigheden in de ondiepe geulen van de Waddenzee, waarin deze soort leeft. G. minutus leeft namelijk op grotere diepten van 1 tot 25 m, zowel in de Waddenzee als in de Noordzee. Op deze diepten zijn de stromingen en ook de temperatuur variaties in de loop van het getij minder extreem dan in de geulen en prielen op het wad waar G. microps leeft.

II. INLEIDING

De Gobiussoorten G. minutus en G. microps komen talrijk voor in de kustwateren van Europa vanaf de Middellandse Zee tot aan Noorwegen en in de Oostzee.

Het zijn bodemvisjes met een levenscyclus van 1 à 2 jaar (HEALY, 1971, 1972a, 1972b; FONDS, 1971, JONES & MILLER, 1966). Reeds in het eerste levensjaar worden ze volwassen, de voortplanting vindt plaats in het voorjaar van april tot augustus, waarbij de eieren onder lege schelpen van Lamellibranchiaten worden gelegd (NIJMAN, 1953; KINZER, 1960). De seizoensverspreiding van deze soorten is nagegaan in de Waddenzee en aangrenzende Noordzee, voornamelijk van Gobius minutus (FONDS, 1971) en in het Ythan estuarium te Schotland en aangrenzende Noordzee (HEALY, 1971).

Gobius microps (4-5 cm lang) kan beschouwd worden als volledig estuarien, omdat zijn hele levenscyclus in het estuarium wordt voltooid. Deze soort komt voor op geringe diepten van $\pm 0,2$ tot 2 m, en trekt alleen in de winter bij zeer lage temperaturen naar dieper water (HEALY, 1972b). De lethale temperatuur voor deze soort is -1°C (FONDS, 1973). Gobius minutus (5 tot 8 cm lang) komt op grotere diepten voor van 2 tot 40 m op zandige bodem, zowel in de Waddenzee als in de aangrenzende Noordzee. In de winter, als de temperatuur lager wordt dan $2,5^{\circ}\text{C}$, verdwijnt G. minutus uit het estuarium en verschijnt pas weer als de temperatuur van het zeewater in het voorjaar weer gestegen is. De voortplanting vindt slechts zelden in het estuarium plaats, maar voornamelijk in de Noordzee op diepten van 10 tot 25 m (HEALY, 1970, 1971; FONDS, 1971). Dit is gebleken uit een onderzoek naar de verspreiding van schelpen met eieren van G. minutus (FONDS, 1973).

Het is niet duidelijk waarom deze twee nauwverwante grondelsoorten een verschillend verspreidingspatroon hebben. De oecologische amplitudo

t.a.v. voedsel, saliniteit en temperatuur komt vrijwel overeen. De grote fluktuaties van temperatuur en zoutgehalte vereisen een snelle adaptatie aan extreme omstandigheden. Daarom is in dit onderzoek gekeken naar het zuurstofverbruik in relatie tot de temperatuur. Zowel het zuurstofverbruik bij rust als het verbruik gedurende maximale activiteit is gemeten bij 5°, 10°, 15°, 20° en 25° C, om een indruk te krijgen van de beschikbare ademhalingsreserve voor arbeid bij verschillende temperaturen (Scope for activity). Bovendien is gekeken in hoeverre de ademhaling wordt beïnvloed door voedselopname.

III. MATERIAAL EN METHODEN

1. Materiaal

De bij dit onderzoek gebruikte vissoorten, Gobius minutus en Gobius microps zijn gevangen in de Noordzee en in de Waddenzee in oktober 1972. De gevangen dieren werden bewaard in een groot polyester bassin waar gefilterd zeewater van $\pm 30\text{‰}$ S doorstroomde. De temperatuur van het zeewater werd konstant gehouden op 15° C. In het begin trad een grote sterfte op onder de vissen, die na verloop van tijd afnam. Met de overgebleven vissen werden de experimenten uitgevoerd bij 15°, 20° en 25° C. Zowel het rustmetabolisme als het actief metabolisme werden gemeten. In januari 1973 werden opnieuw vissen gevangen in de Noordzee voor de kust bij Texel (voornamelijk G. minutus) en in de Waddenzee. Deze vissen waren geadapteerd aan 6° C, de temperatuur van het zeewater. In het laboratorium werden ze bewaard bij 5° C. Ook nu weer trad in het begin grote sterfte op, die na enige tijd afnam, waarna de vissen werden geselecteerd voor de experimenten. Het zuurstofverbruik werd nu gemeten bij 5°, 10°, 15°, 20° en 25° C, zowel bij rust als bij activiteit. Na iedere serie metingen werd de temperatuur langzaam verhoogd ($\pm 2^\circ \text{C}$ per dag) tot de temperatuur waarbij de volgende serie metingen verricht zou worden. Voor iedere serie metingen kregen de

grondels enige dagen rust om aan de nieuwe temperatuur te adapteren. Gestreefd is alle metingen te verrichten vóór de voortplantingsperiode, die in het voorjaar valt (april/mei). Gemeten werd van december '72 tot en met maart '73. Voor de experimenten zijn alleen de karakteristieke vertegenwoordigers gekozen van beide soorten. Er bestaan namelijk hybriden tussen G. minutus en G. lozanoi (FONDS, 1971), die zorgvuldig uitgeselekteerd werden en niet gebruikt.

Er is geen onderscheid gemaakt tussen mannelijke en vrouwelijke vissen.

2. Methoden

Het zuurstofverbruik van de gobiussoorten in relatie tot de temperatuur is gemeten in gesloten ronde respiratiekamers, bestaande uit twee concentrische cylinders, waarvan de binnenste geperforeerd is. De ruimte tussen die twee cylinders is de zwemruimte voor de vissen. Een waterstroom kon opgewekt worden door het draaien van schoepen in de binnenste ruimte (Fig. 1). De schoepen waren d.m.v. een staafje en een rubber verbindingsslangetje door een opening in het centrum van de kamer verbonden met een roermotor, waarvan het toerental continue regelbaar was. Het staafje van het schoepenrad liep door een T-stukje, dat met een kurk in de centrale opening bevestigd was, teneinde ook de waterverversing centraal te laten binnenkomen. Het gedeelte van het T-stuk bestemd voor de watertoevoer werd verbonden met een glazen kraan om de watertoevoer te kunnen stoppen en de kamer geheel te sluiten. De waterafvoer geschiedde door een opening in de buitenste cylinder waardoor een slangetje liep naar een lager gelegen waterreservoir (hevelwerking).

De kamers waren zo afgesloten dat geen zuurstofuitwisseling meer plaats kon vinden anders dan d.m.v. doorstroming.

Voor G. minutus werd een perspex kamer gebruikt met een volume van 15,4 l. De doorsnede van de cylinders was respectievelijk 45 cm en 30 cm en de hoogte van de kamer was 9,5 cm.

Voor G. microps werd een glazen doos gebruikt met een doorsnede van 19 cm en een volume van 2,075 l. Daarbinnen zat een perspex cylinder (ϕ 12 cm). De hoogte van de kleine kamer was 8 cm.

In het deksel van beide kamers was nog een opening om m.b.v. een kurk een O_2 -elektrode te plaatsen voor het continue registreren van het zuurstofverbruik. Helaas funktioneerde de O_2 -elektrode in deze opstelling niet goed, omdat de waterstroom langs de elektrode steeds wisselde. Bovendien traden storingen op t.g.v. andere elektrische apparaten. Het O_2 -gehalte is daarom voornamelijk gemeten d.m.v. de Winkler-titratie. Gevolgd is de procedure van CARRIT & CARPENTER (1966). De gebruikte flesjes hadden een volume van $\pm$ 100 ml.

De konstruktie van de kamers gaf de mogelijkheid om het zuurstofverbruik van de vissen te meten d.m.v. een doorstroomsysteem en/of d.m.v. een gesloten systeem. Voor een doorstroomsysteem is het belangrijk, dat er een evenwicht ingesteld is wat betreft het zuurstofgehalte van het water bij een konstante doorstroomsnelheid die dan zeer nauwkeurig gemeten moet worden. Het instellen van het evenwicht heeft waarschijnlijk tijd nodig. Tijdens dit onderzoek is steeds direkt na de rustademhaling de aktieve ademhaling gemeten. Tussen open en gesloten systeem traden steeds verschillen op. Uiteindelijk is gekozen voor een gesloten systeem waarbij de grote kamer voor G. minutus $\pm$ 1 uur gesloten werd en de kleine kamer voor G. microps $\pm$ $\frac{1}{2}$ uur. Hierbij is er op gelet, dat het zuurstofgehalte van het water geen beperkende faktor werd voor de ademhaling (niet lager dan $\pm$ 80% verzadiging).

Vóór het afsluiten van de kamers werden 3 Winkler monsters genomen en, na respectievelijk $\frac{1}{2}$ en 1 uur, na goed mengen, direkt na het openen

van de kamers weer 3. Hieruit kon de zuurstofafname (zuurstofverbruik) in de gesloten kamer per tijdseenheid berekend worden.

Om de relatie te bepalen tussen het zuurstofverbruik en het gewicht van de vissen zijn naast de ronde kamers nog 4 erlenmeyers in de bak geplaatst. In deze erlenmeyers is het rustmetabolisme gemeten van 2 gewichtsgroepen van iedere soort d.m.v. een doorstroomsysteem (Fig. 2). Het volume van de erlenmeyers was te klein voor het meten met een gesloten systeem. Bovendien werd van deze vissen alleen het rustmetabolisme gemeten, zodat zich rustig een evenwicht in kon stellen. Onder het slangetje met uitstromend water werd het flesje voor de Winkler titratie geplaatst, rustend in de hals van een maatcilinder. Bij het plaatsen van het flesje werd meteen de doorstroomsnelheid gemeten, die daarna niet meer veranderde. In de loop van de nacht werd het monsterflesje weggehaald en verder behandeld volgens de Winkler methode. Voor ieder experiment (temperatuurserie) werden groepen vissen geselecteerd voor de kamers en voor de erlenmeyers, waarbij de aantallen zoveel mogelijk aangepast werden aan de ruimte waarin de vissen zaten tijdens het experiment. Per groep werden vissen van ongeveer gelijke lengte en gelijk gewicht uitgekozen. De vissen werden gemeten tot op 1 mm nauwkeurig en gewogen tot op 0,01 gram nauwkeurig. Daarna werden de vissen in de kamers en in de erlenmeyers gebracht en + 24 uur met rust gelaten om een mogelijk effect van "het hanteren" op de ademhaling te vermijden (FRY, 1957).

Bij iedere temperatuurserie is het rustmetabolisme minimaal 3 maal gemeten in de kamers en twee maal in de erlenmeyers. Onder rustmetabolisme (= standaardmetabolisme) wordt verstaan het metabolisme dat het dichtste het basaal metabolisme benadert, dus als alle organen in rust zijn (FRY, 1957; BEAMISH, 1964). De vissen in de erlenmeyers werden daarna onmiddellijk gewogen en in de grote bak geplaatst. In de kamers werd naast het rustmetabolisme ook actief

metabolisme gemeten, zowel met lege maag als met volle maag. Onder actief metabolisme wordt verstaan het metabolisme bij maximale aktiviteit. Elk van deze metingen werd ten minste twee maal uitgevoerd. In de kamers werden de vissen twee maal tussen de metingen gevoerd. Na afloop van de hele serie metingen bij een bepaalde temperatuur werden alle vissen gewogen. Van het gemiddelde gewicht voor de aanvang van het experiment en van het gemiddelde gewicht na afloop werden voor de berekeningen de gemiddelde waarde genomen. Aan het eind van ieder experiment is het zuurstofverbruik van de kamers zonder vissen gemeten, evenals het zuurstofverbruik van het water. Deze waarden zijn in rekening gebracht bij de berekening van het zuurstofverbruik van de vissen, uitgedrukt in $\mu\text{gat O/gr. vis/uur}$. In de literatuur wordt het zuurstofverbruik meestal uitgedrukt in $\text{ml O}_2/\text{gram vis/uur}$. Het is echter beter om het zuurstofverbruik in $\mu\text{gat O/gram vis/uur}$ uit te drukken, omdat 1 μgat steeds dezelfde energie hoeveelheid voor het metabolisme voorstelt bij iedere temperatuur. In Fig. 3 wordt de relatie weergegeven tussen het volume en het gewicht van respectievelijk 1 mgr O_2 en 1 ml O_2 bij verschillende temperaturen. Het rustmetabolisme van de grondels werd steeds 's nachts gemeten, omdat uit eerder onderzoek (PENNING DE VRIES, 1971) gebleken was, dat dan het zuurstofverbruik van de dieren het laagst is.

Het meten van het actief metabolisme levert bij gobius soorten enige moeilijkheden op. Het zijn namelijk bodemvisjes die onder normale omstandigheden niet geneigd zijn voortdurend te zwemmen. De vissen werden gedwongen te zwemmen door de draaisnelheid van de schepen te verhogen. De wanden van de kamers waren van zwarte strepen voorzien om de optomotorische respons te stimuleren. De vissen vertonen namelijk de neiging om op één plaats te blijven. Door nu de snelheid van de schepen te verhogen werden ze gedwongen tot zwemmen om op dezelfde plaats te kunnen blijven. Moeilijk is echter de snelheid te vinden

waarbij ze niet meegesleurd worden door de stroom en zich toch niet vast kunnen blijven houden op de bodem, zodat ze min of meer continue tegen de stroom in zwemmen. De ronde respiratiekamers hebben daarbij als voordeel dat de dieren in een eindeloze zwemruimte zitten, d.w.z. dat ze bij vermoeidheid niet tegen een rooster of tegen elektrodes gedrukt worden maar rustig met de stroom meedraaien.

IV. RESULTATEN

1. Relatie tussen zuurstofverbruik en gewicht bij verschillende temperaturen

Van verschillende vissoorten is het zuurstofverbruik in relatie tot het gewicht gemeten (BEAMISH, 1964; BEAMISH & MOOKHERII, 1964; JOB, 1955). Steeds weer blijkt er een rechtlijnig verband te bestaan tussen het zuurstofverbruik en het gewicht van de vis als beide logaritmisch tegen elkaar uitgezet worden volgens de formule $R = aW^b$ of wel $\log R = \log a + b \log W$, waarbij R het zuurstofverbruik is in μg at O/vis/uur, W het gewicht in gram, b de gewicht exponent en a het zuurstofverbruik van een vis van 1 gram (dus als $\log W = 0$). De exponent b blijkt voor alle vissen tussen 0,7 en 0,9 te liggen, onafhankelijk van de temperatuur. De gemiddelde waarden van b, gevonden in de literatuur zijn weergegeven in Tabel I.

Van beide gobijs soorten is de relatie tussen het gewicht en het zuurstofverbruik in rust gemeten bij verschillende temperaturen. Hiervoor zijn van elke soort steeds 2 groepen dieren van verschillende gewichtsklassen geplaatst in erlenmeyers (zie ook Hoofdstuk Methoden). Uit de gemeten waarden (Tabel II) zijn de exponent b en de waarde a berekend uit de lineaire regressie van $\log R$ tegen $\log W$. (Tabel IV).

Om na te gaan of de richtingscoëfficiënt b onafhankelijk is van de temperatuur zijn de betrouwbaarheidsgrenzen berekend, waarbij uitgegaan is van een eenzijdige betrouwbaarheidsgrens van 5%. De betrouwbaarheidsgrens wordt weergegeven door de formule $t\sqrt{S_b^2}$, waarbij

t de toetsingsgrootheid is en S_b^2 de restvariantie van de richtingscoëfficiënt b , bij een aantal vrijheidsgraden van $n-2$ (Tabel IV).

Door het te kleine aantal waarnemingen zijn de betrouwbaarheidsgrenzen vrij groot, waardoor de kans dat de waarden van b elkaar overlappen bij de verschillende temperaturen eveneens groot is. De berekende richtingscoëfficiënten uit de regressie van $\log R$ tegen $\log W$ zijn weergegeven met hun betrouwbaarheidsgrenzen in Fig. 4. Hier is te zien dat de richtingscoëfficiënten van G. microps elkaar geheel overlappen in het temperatuur traject van 5 t/m 25° C. Bij G. minutus overlappen de richtingscoëfficiënten niet helemaal. De kans dat deze overlappingsen reëel zijn is door het geringe aantal waarnemingen per temperatuur klein. Daarom is het verband tussen de temperatuur en de richtingscoëfficiënt nog getoetst met de rangcorrelatie van Kendall. Zowel voor G. minutus als voor G. microps was er geen significante correlatie tussen de temperatuur en de richtingscoëfficiënt b bij de regressie van $\log R$ tegen $\log W$. De richtingscoëfficiënten van G. minutus en G. microps overlappen elkaar bijna geheel, zodat op grond van de metingen in dit onderzoek gedaan geen onderscheid gemaakt kan worden tussen beide soorten. Voor het omrekenen naar het zuurstofverbruik per standaard gewicht van 1 gram vis is daarom het gemiddelde van alle berekende waarden van b bij de verschillende temperaturen van zowel G. minutus als van G. microps genomen. Deze waarde van b is 0,8972.

2. Relatie tussen rustmetabolisme en temperatuur

De relatie tussen het zuurstofverbruik (R) en de temperatuur (T) wordt weergegeven door een exponentieel verband, namelijk $R = AK^T$, ofwel $\log R = \log A + T \log K$.

Alle gemeten waarden van het rustmetabolisme zijn omgerekend voor een vis van 1 gram. Het zuurstofverbruik is dus uitgedrukt als μg at O/gram vis/uur (Tabel III). Zoals reeds eerder vermeld is het moeilijk

om het rustmetabolisme bij gobiussorten te meten. De laagst gemeten waarden geven waarschijnlijk de beste benadering van de rustademhaling. Om de relatie tussen de temperatuur en het zuurstofverbruik bij rust te bepalen zijn van alle waarnemingen van iedere temperatuur steeds de 4 laagste waarden in de berekening betrokken. Van de logaritme van deze waarden uitgezet tegen de temperatuur is de lineaire regressie berekend, waarvan de parameters en de berekende lijnen zijn gegeven in Tabel V en Figs 5 en 6. Er bleek weinig verschil in de relatie tussen het zuurstofverbruik in rust en de temperatuur bij de 2 onderzochte gobiussorten. D.m.v. een toets op gelijkheid van lineaire regressielijnen voor verschillende groepen (toets ontwikkeld door Dr G. Fransz, NIOZ, Texel) werd nagegaan of er een significant verschil bestaat tussen de twee berekende lijnen. Volgens de F-toets bleek er geen significant verschil te bestaan tussen de lijnen. Hieruit kan de konklusie getrokken worden dat de rustademhaling voor G. minutus en G. microps geen significant verschil gaf bij temperaturen tussen 5° en 25° C.

De relatie wordt dan: $\log R = 0,4374 + 0,0329 T$, waarbij de correlatie coëfficiënt $r = 0,9744$ en het aantal waarnemingen $n = 40$.

3. Relatie tussen actief metabolisme en temperatuur

De metingen van de ademhaling bij actief zwemmende grondels werden altijd gedaan met hongerige dieren, die pas na afloop van de meting gevoerd werden. Evenals het meten van het zuurstofverbruik bij rust leverde ook het meten van het zuurstofverbruik bij activiteit moeilijkheden op bij bodemvisjes. Voor de beste benadering van het actief metabolisme zijn daarom de 2 à 3 hoogste waarden van alle waarnemingen bij elke temperatuur in de berekening betrokken. Van de logaritmen van deze waarden ($\log R$) uitgezet tegen de temperatuur (T) is de lineaire regressie berekend, waarvan de parameters en de berekende

lijnen zijn weergegeven in Tabel V en Figs 5 en 6. Volledigheidshalve zijn ook deze regressielijnen getoets op gelijkheid. Volgens de F-toets blijkt er een duidelijk significant verschil te zijn tussen de lijnen. Zowel bij G. minutus als bij G. microps is er een toename van het zuurstofverbruik bij aktiviteit met toenemende temperatuur. Bij geen van beide soorten werd een maximum bereikt bij de hoge temperaturen. Wel is er een verschil in toename van het zuurstofverbruik bij aktiviteit. Bij G. minutus nam de ademhaling bij maximale aktiviteit met toenemende temperatuur sterker toe dan bij G. microps. De ademhaling bij aktiviteit van G. microps was echter altijd groter dan bij G. minutus. Na voeren (aktiviteit met volle maag) nam de ademhaling van G. minutus en G. microps nog toe t.o.v. de ademhaling bij aktiviteit van hongerige dieren, zoals boven beschreven.

4. Scope for activity en maintenance costs

De ademhalingsreserve voor arbeid of "scope for activity" (FRY, 1947) wordt weergegeven door het verschil in zuurstofverbruik bij maximale aktiviteit en bij rust. In feite is dit dus de ademhalingsreserve voor te ontplooiën aktiviteiten. Aangezien het rustmetabolisme voor beide grondelsoorten hetzelfde is, vertoont de "scope" hetzelfde verschil als gevonden voor de ademhaling bij maximale aktiviteit (Fig. 7). De ademhalingsreserve beschikbaar voor aktiviteit neemt zowel bij G. minutus als bij G. microps toe met de temperatuur (Tabel VI), maar bij de eerste soort is deze toename sterker. Een andere manier om uit te drukken hoeveel energie beschikbaar is voor aktiviteit is de "maintenance costs" (Fig. 7 en Tabel VI). Hierbij wordt het zuurstofverbruik bij rust uitgedrukt als percentage van het zuurstofverbruik bij maximale aktiviteit. Als deze waarde laag is betekent dit, dat er relatief veel energie beschikbaar is voor aktiviteit.

Evenals de "scope for activity" neemt bij beide grondelsoorten de "maintenance costs" toe bij verhoging van de temperatuur. De toename is echter bij G. microps groter dan bij G. minutus. De maintenance costs lijkt voor G. minutus bij $+ 10^{\circ} \text{C}$ een maximum te bereiken en daarna konstant te blijven.

V. KONKLUSIES

De resultaten van het onderzoek naar het zuurstofverbruik van G. minutus en G. microps in relatie tot de temperatuur kunnen geen verklaring geven voor het verschil in verspreidingspatroon van de twee verwante zeegrondels. Er is geen belangrijk verschil in de relatie tussen het zuurstofverbruik bij rust en de temperatuur tussen G. minutus en G. microps. Dit is ook niet vreemd gezien de nauwe verwantschap tussen de soorten. Wel is er een verschil tussen de soorten in het zuurstofverbruik bij arbeid. Het zuurstofverbruik bij arbeid is bij G. microps hoger dan bij G. minutus. Hiermee is direct de "scope for activity" gecorreleerd: aangezien het rustmetabolisme voor beide vissoorten gelijk is, is de "scope" bij G. microps hoger dan bij G. minutus. Dit betekent dat de eerst genoemde soort bij verhoging van de temperatuur een grotere reserve heeft voor activiteit. Dit wordt nog bevestigd door de "maintenance costs" (zuurstofverbruik bij rust als percentage van het zuurstofverbruik bij activiteit). De "maintenance costs" neemt weliswaar toe bij verhoging van de temperatuur, maar is bij G. microps lager dan bij G. minutus wat betekent dat de eerst genoemde soort relatief meer zuurstof kan gebruiken voor activiteit. Tijdens de experimenten was ook duidelijk te zien dat G. microps een betere zwemmer is dan G. minutus.

De eerst genoemde soort leeft in de ondiepe geulen van de Waddenzee en lijkt beter aangepast aan de hogere temperaturen, de sterke temperatuurwisselingen en de sterke getijstromingen, die daar voor kunnen komen.

VI. DISKUSSIE

Het verband tussen het metabolisme en de temperatuur is voor poikilothermen binnen bepaalde grenzen exponentieel. Na een maximum neemt het metabolisme snel af, als gevolg van verstoring van de enzymactiviteiten, de waterhuishouding e.d. Bij nog hogere temperaturen treedt de dood op: de zgn. lethale temperatuur (TAIT, 1963; SCHEER, 1963).

Uit de waarnemingen van dit onderzoek kon niet duidelijk een temperatuur bepaald worden, waarbij het zuurstofverbruik maximaal is. Het rustmetabolisme van G. minutus en G. microps neemt in het temperatuurtraject van 5 t/m 25° C exponentieel toe. Ook het zuurstofverbruik bij maximale activiteit neemt in dit traject exponentieel toe. Het lijkt erop, dat G. microps in het traject tussen 20° en 25° C een maximum activiteit bereikt, maar door de spreiding van de gemeten waarden is dit niet met zekerheid te zeggen. In de berekeningen is ervan uitgegaan, dat het zuurstof verbruik over het hele traject van 5° t/m 25° C exponentieel toeneemt. Bij G. minutus lijkt zelfs de logaritme van de respiratie nog exponentieel toe te nemen bij toenemende temperatuur. Dit kan niet waar zijn, zodat er mogelijk foutieve metingen zijn bij de lage waarden van de ademhaling bij activiteit in het traject van 10° tot 15° C, ofwel bij de extreem hoge waarden bij 25° C. Hierover is weinig te zeggen omdat het aantal waarnemingen van het actief metabolisme te klein is. De laatste veronderstelling lijkt aannemelijker omdat de gevonden waarden van het actief metabolisme van G. minutus bij 25° C ver uit elkaar liggen.

In de inleiding is het verspreidingspatroon van G. minutus en G. microps besproken. G. minutus trekt in de winter weg uit de Waddenzee als de temperatuur lager wordt dan 2,5° C, terwijl G. microps niet wegtrekt. Als de temperatuur niet beneden de 3° C daalt in de Waddenzee blijft ook G. minutus daar in de winter aanwezig (FONDS, 1973). Uit

het onderzoek van FONDS (1973) is ook gebleken, dat G. microps sterft als de temperatuur daalt beneden -1°C . Dus ondanks het feit dat G. microps een betere zwemmer is, waarschijnlijk ook bij lage temperaturen, heeft G. minutus een beter mechanisme om lage (lethale) temperaturen in de winter te vermijden.

Naast abiotische factoren, zoals temperatuur en zoutgehalte, kunnen ook andere factoren een rol spelen.

Een ander oecologisch verschil tussen G. minutus en G. microps is het feit, dat G. minutus in april/mei, als de temperatuur in de Waddenzee van 4° naar 10°C stijgt, naar de Noordzee trekt om te paaien. De gonaden zijn dan rijp en het is mogelijk dat de vis dan heel anders op de temperatuur reageert. De vissen, waarmee dit onderzoek gedaan is zijn gevangen in de herfst en in de winter en alle metingen zijn uitgevoerd vóór de voortplantingsperiode. Het zou dus interessant zijn om de relatie tussen het metabolisme en de temperatuur ook eens te bekijken bij vissen die in het voortplantingsstadium verkeren.

VII. LITERATUUR

- BEAMISH, F.W.H., 1964a. Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption.-Trans. Am. Fish. Soc. 93: 103-107.
- , 1964b. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species.-Can. J. Zool. 42: 177-188.
- , 1964c. Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes.-Can. J. Zool. 42: 189-199.
- BEAMISH, F.W.H. & P.S. MOOKHERJEE, 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus*.-Can. J. Zool. 42: 161-176.

- DRETT, J.R., 1956. Some principles in the thermal requirements of fishes.-Q. Rev. Biol. 31 (2): 75-87.
- CARRETT, D.E. & J.H. CARPENTER, 1966. Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea water; a NASCO report.-J. mar. Res. 24 (3): 286-318.
- DICKSON, J.W. & R.H. KRAMER, 1971. Factors influencing scope for activity and standard metabolism of rainbow trout (Salmo gairdneri).-J. Fish. Res. Bd Can. 28: 587-596.
- EDWARDS, R.R.C., J.H.S. BLAXTER, U.K. GOPALAN & C.V. MATHEW, 1970. A comparison of standard oxygen consumption of temperate and tropical bottom-living marine fish.-Comp. Biochem. Physiol. 34: 491-495.
- FONDS, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (Pomatoschistus, Gobiidae, Pisces).-Neth. J. Sea Res. 6 (4): 418-476.
- FRY, F.E.J., 1957. The aquatic respiration of fish. In: M.E. BROWN. Physiology of Fishes. Acad. Press, New York: 1-63.
- HEALEY, M.E., 1971. The distribution and abundance of sand gobies, Gobius minutus, in the Ythan estuary.-J. Zool. Res. 163: 177-229.
- , 1972a. Bio-energetics of a sand goby (Gobius minutus) population.-J. Fish. Res. Bd Can. 29: 187-194.
- , 1972b. On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary.-J. Nat. Hist. 6: 133-145.
- JOB, S.V., 1955. The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis.-Univ. Toronto Stud., biol. ser. 61: 1-39.
- JONES, D. & P. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the common goby (Pomatoschistus microps).-Hydrobiologia (The Hague) 27: 515-528.
- KINNE, O., 1964. Physiologische und ökologische Aspekte des Lebens in Aestuarien.-Helgoländer wiss. Meeresunt. 11: 131-156.
- KINZER, J., 1960. Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden unter

- besonderer Berücksichtigung der Schwarzgrundel Gobius jozo L.-
 Zoöl. Beitr. 6: 207-290.
- NYMAN, K.J., 1953. Observations on the behaviour of G. microps.-Acta
 Soc. Fauna Flora fenn. 69 (5): 1-11.
- O'HARA, J., 1971. A continuously monitored respiration chamber for
 fish.-Water Research. Pergamon Press 5: 143-145.
- PENNING DE VRIES, F., 1970. Ademhaling van zeegrondels. Intern Verslag
 Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel 1969-2 (mimeo).
- SCHOLANDER, P.F., W. FLAGG, V. WALTERS & L. IRVING, 1953. Climatic
 adaptation in arctic and tropical poikilotherms.-Physiol. Zoöl.
26: 67-92.

Tabel I

In de literatuur vermelde waarden van b in $R = aW^b$.

Gem. waarde van b	Objekt	Onderzoeker(s)
0,8770	Salmo trutta	BEAMISH (1964)
1,0520	Salvelinus fontinalis	id.
0,8640	Catostomus commersonii	id.
0,9250	Ictalurus nebulosus	id.
0,8940	Cyprinus carpio	id.
0,8500	Carrassius auratus	BEAMISH & MOOKHERII (1964)
0,8384	Salvelinus fontinalis	JOB (1955)
0,7800	Ophiodon elongatus	PRITCHARD (1953)
0,70	Gadus callarius	SUNDNESS (1957)
0,70	Gadus virens	id.

Tabel II

Zuurstofverbruik R (μg at O/vis/uur) van G. minutus en G. microps in relatie tot het gewicht W (gram). Alle metingen zijn 's nachts uitgevoerd in erlenmeyers d.m.v. doorstroomsysteem.

Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Gobius minutus		G. microps	
	W (gram)	R (μg at O/vis/uur)	W (gram)	R (μg at O/vis/uur)
5	2,54	8,50	0,99	4,00
	2,54	9,10	0,99	5,10
	1,13	3,60	0,41	1,60
	1,13	3,10	0,41	3,10
10	2,39	14,78	0,42	2,80
	1,43	9,80	0,42	3,36
	1,43	9,01	0,71	4,56
			0,71	4,27
15 (1e serie)			0,71	5,28
	4,51	34,30	1,05	8,60
	4,51	40,40	1,05	7,80
	2,46	22,20	0,62	5,20
15 (2e serie)	2,46	16,00		
	4,87	51,09	1,01	8,81
	4,87	51,96	1,01	11,84
	4,87	65,29	1,01	11,42
20 (1e serie)	1,12	11,82	0,37	7,07
	1,12	15,05	0,37	6,29
	1,12	14,94	0,37	6,85
	5,50	48,00	1,07	19,60
20 (2e serie)	1,02	13,60	1,07	18,80
	1,02	12,70	1,07	15,00
	1,02	11,80	0,63	12,00
			0,63	12,10
25 (1e serie)			0,63	9,20
	4,30	84,47	1,05	11,66
	4,30	76,61	1,05	19,74
	4,30	80,05	0,38	9,04
25 (2e serie)	1,06	18,97		
	1,06	21,88		
	1,06	23,43		
	3,00	51,30	0,83	18,50
25 (3e serie)	3,00	49,20	0,83	18,00
	12,30	25,20	0,83	13,90
	12,30	25,20	0,42	8,40
	12,30	26,90	0,42	10,70
25 (4e serie)	12,30	21,20		

Tabel III

Zuurstofverbruik van G. minutus en G. microps bij verschillende temperaturen; rustmetabolisme en actief metabolisme. Het zuurstofverbruik is omgerekend tot μg at O/gram vis/ uur. K = waarnemingen in respirationkamers; E = waarnemingen in erlenmeyers.

Serie	K E	Temp. °C	Gobius minutus		G. microps	
			R rust	R actief	R rust	R actief
2	K	5°	4,98	15,17	5,56	9,93
			4,80	13,31	5,03	18,54
			4,47	13,86	5,56	
			6,51	15,61		
			3,78			
			6,35			
			3,97			
2	E	10°	3,68		4,03	
			3,94		5,14	
			3,24		3,60	
			2,79		6,98	
2	K		6,53	15,80	5,90	20,58
			7,32	18,42	6,80	26,51
			7,77	18,24		
2	E		5,55			
			6,76		6,17	
			7,11		7,40	
		6,54		6,21		
1	K	15°			5,81	
					7,18	
			7,75	18,81	9,46	32,86
			7,06	14,51	9,34	35,70
1	E		10,69	27,19		30,74
			8,88		8,23	
			10,46		7,47	
2	K		15°	9,90		7,99
		7,14				
		8,75		28,28	8,09	40,20
		14,60		29,38	9,89	37,73
2	E	15,40				
		12,35				
		12,55				
		15,78				
		10,72				
		13,65				
1	K	20°	13,55			
			11,20	35,56	19,62	39,13
			15,28	35,44	15,36	51,90
			12,27			
1	E		10,40		18,53	
			13,36		17,78	
			12,48		14,18	
			11,59		18,24	
2	K	20°			18,39	
					13,98	
			12,05	29,99	9,96	34,97
			15,93	26,57	14,19	32,96
2	E				15,30	
			22,82		18,98	
			20,70		11,21	
			21,63		21,70	
2	E	18,03				

Tabel III (vervolg)

Serie	K E	Temp. °C	Gobius minutus		G. microps	
			R rust	R aktief	R rust	R aktief
1	K	25°	20,80			
			22,27			
			23,99	42,40	21,84	45,57
			24,20	78,96	21,47	47,98
1	E				18,39	64,55
			19,15		21,87	60,44
			18,37		21,28	
			20,93		16,43	
			20,93		18,30	
			22,35		23,31	
2	K		17,61			
			31,61			
			35,05			
			25,74			

Tabel IV

Berekende parameters van de relatie tussen zuurstofopname R en gewicht W van *G. minutus* en *G. microps* bij verschillende temperaturen volgens $R = aW^b$ ofwel $\log R = \log a + b \log W$, waarbij n_2 = aantal waarnemingen; r = correlatie coëfficiënt; b = richtingscoëfficiënt van de lineaire regressie van log R tegen log W; S_b^2 = variantie van de richtingscoëfficiënt b; $t\sqrt{S_b^2}$ = 95% betrouwbaarheidsgrenzen van b; $\log W$ en $\log R$ = gemiddelden van log gewicht en log O_2 -opname en $S_d \log W$ en $S_d \log R$ = standaarddeviaties van log gewicht en log O_2 -opname.

Soort	Serie	Temp. °C	n	r	b	S_b^2	$t\sqrt{S_b^2}$	log a	log W	$S_d \log W$	log R	$S_d \log R$
<i>Gobius minutus</i>	2	5	4	0,9928	1,1894	0,0032	0,1651	0,4606	0,2298	0,2040	0,7340	0,2444
	2	10	3	0,9873	0,8809	0,0090	0,3569	0,8360	0,2296	0,1288	1,0383	0,1149
	1	15	4	0,9346	1,1226	0,0303	0,5082	0,8363	0,5225	0,1520	1,4230	0,1826
	2	15	6	0,9873	0,9445	0,0011	0,0706	1,0967	0,3674	0,3507	1,4438	0,3355
	1	20	4	0,9962	0,7900	0,0007	0,0772	1,0962	0,1915	0,3659	1,2474	0,2901
	2	20	6	0,9947	0,9451	0,0003	0,0368	1,3060	0,3290	0,3335	1,6170	0,3169
	1	25	6	0,9817	0,7962	0,0009	0,0639	1,3181	0,2558	0,2069	1,5218	0,1678
	2	5	4	0,8174	0,7904	0,0516	0,6632	0,6580	-0,1982	0,2243	0,5013	0,2169
	2	10	5	0,9180	0,7881	0,0092	0,2254	0,7880	-0,2420	0,1277	0,5972	0,1097
	1	15	3	0,9831	0,8623	0,0114	0,6737	0,8950	-0,0550	0,1320	0,8475	0,1158
<i>G. microps</i>	1	20	6	0,8810	0,8943	0,0101	0,2140	1,2231	-0,0876	0,1259	1,1447	0,1267
	2	20	5	0,6949	0,6547	0,0381	0,4587	1,2913	-0,1809	0,2216	1,1729	0,2087
	1	25	5	0,9359	1,0055	0,0114	0,2507	1,3031	-0,1548	0,1479	1,1474	0,1589

Tabel V

Berekende parameters van de lineaire regressie van $\log O_2$ verbruik ($\log R$) tegen de temperatuur (T): $R = a + k^T$ ofwel $\log R = \log a + T \log k$,
 waarbij n = aantal waarnemingen en r = correlatie coëfficiënt.

Soort	Metabolisme	n	$\log a$	$\log k$	r
G. minutus	rust	20	0,4053	0,0342	0,9780
G. microps	rust	20	0,4694	0,0316	0,9750
G. minutus en					
G. microps	rust	40	0,4374	0,0329	0,9744
G. minutus	aktief lege maag	10	0,9741	0,0321	0,9609
G. microps	" " "	9	1,1606	0,0256	0,9679
G. minutus	aktief volle maag	8	0,9388	0,0388	0,9552
G. microps	" " "	11	1,1739	0,0269	0,8517

Tabel VI

Het berekende zuurstofverbruik in μg O/gram vis/uur van G. minutus en G. microps in relatie tot de temperatuur.
 "Maintenance costs" is uitgedrukt als %.

Temp. °C	Rust- metabolisme	Aktief metabolisme		"Scope for activity"		"Maintenance costs"	
		lege maag					
		G. minutus	G. microps	G. minutus	G. microps		
		G. minutus	G. microps	G. minutus	G. microps		
5	4,00	13,63	19,45	9,63	15,45	24,42	20,60
10	5,85	19,73	26,15	13,83	20,30	29,61	22,25
15	8,54	28,55	35,16	20,01	26,62	29,90	24,20
20	12,58	41,32	47,26	28,84	34,78	30,10	26,40
25	18,22	59,80	63,53	41,58	45,31	30,60	28,60

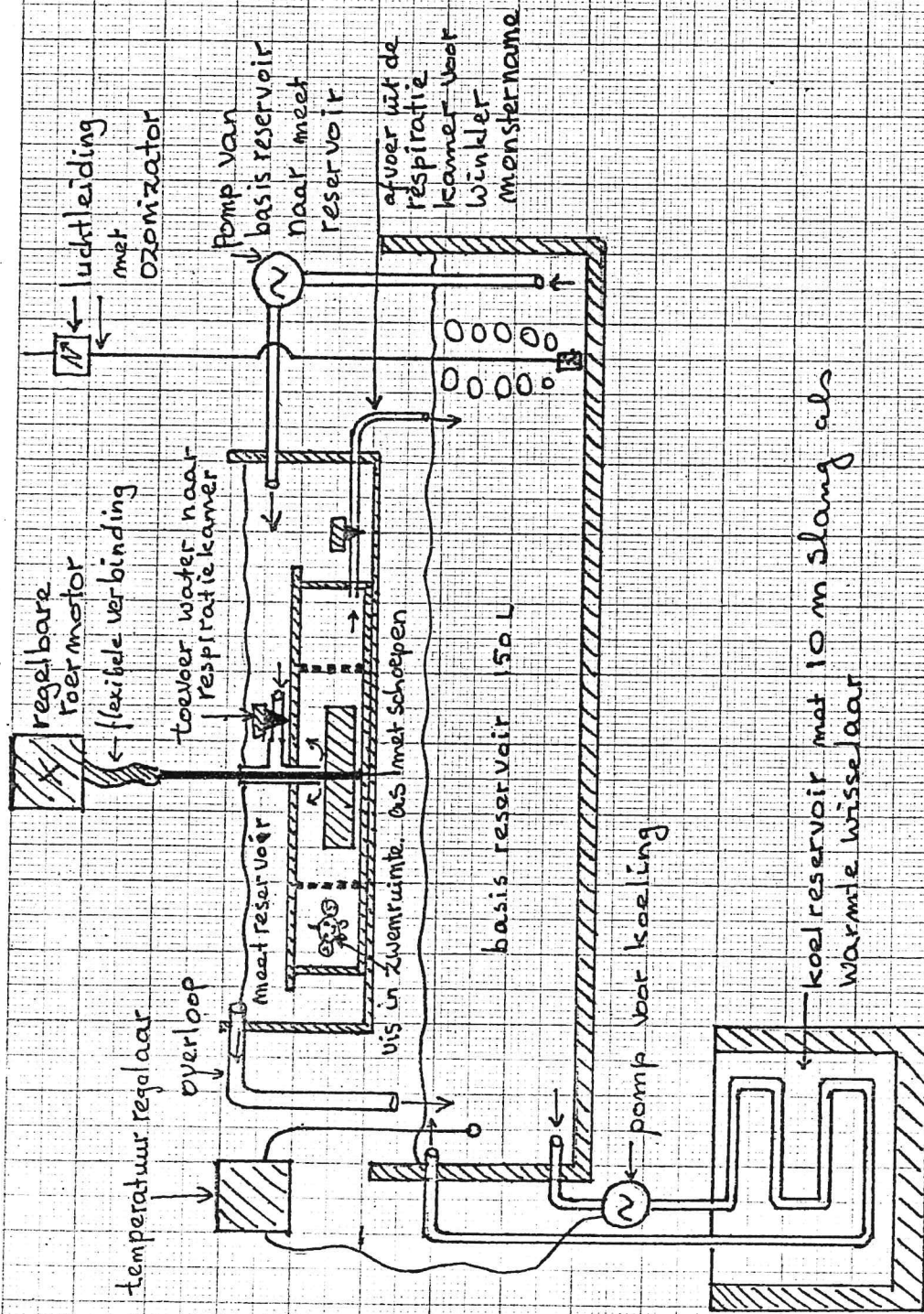


Fig. 1. Schema van de respiratie kamers-

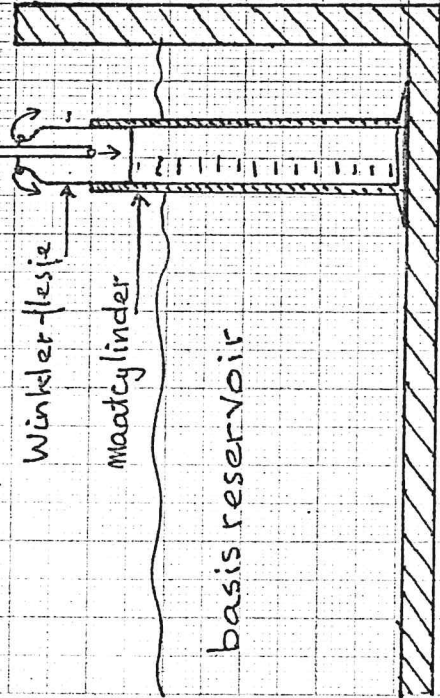
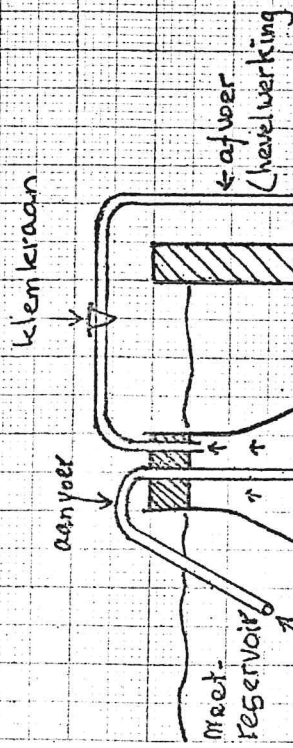


Fig. 2 Respiratie meting in erlenmeyer.

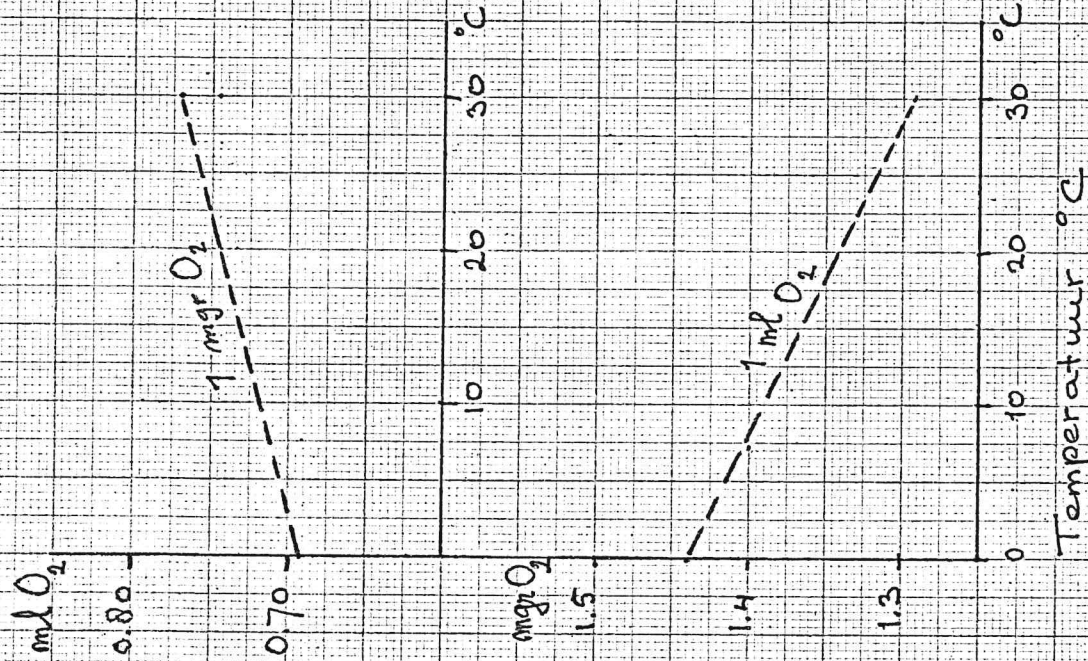
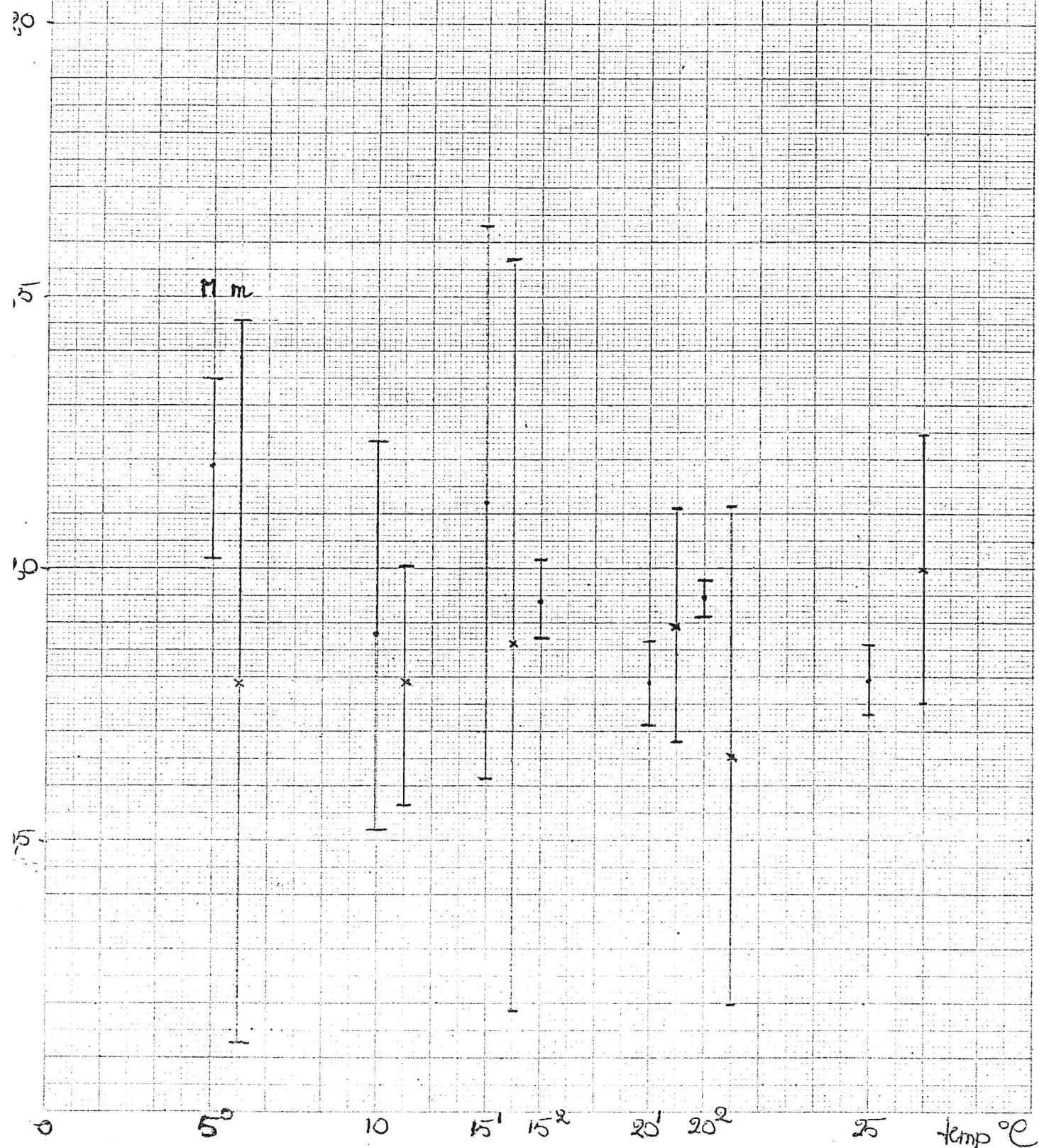


Fig. 3. Relatie tussen het Volume en het gewicht van resp. 1 mgr O₂ en 1 ml O₂ bij verschillende temperaturen.

van $\log R$ tegen $\log W$ bij verschillende temperaturen
 van G. minutus en G. microps. (spreiding = $\pm \sqrt{S^2}$)

—•— richtingscoëfficiënt met spreiding van G. minutus
 —x— " " " " G. microps



bij rust en bij activiteit. De lijnen geven de berekende lineaire
 regressie van $\log R$ tegen T . ($\log R = a + kT$)
 • zuurstofverbruik bij rust (x zuurstofverbruik bij rust van G. microps)
 o zuurstofverbruik bij activiteit (lege maag)
 ▲ zuurstofverbruik bij activiteit (volle maag)

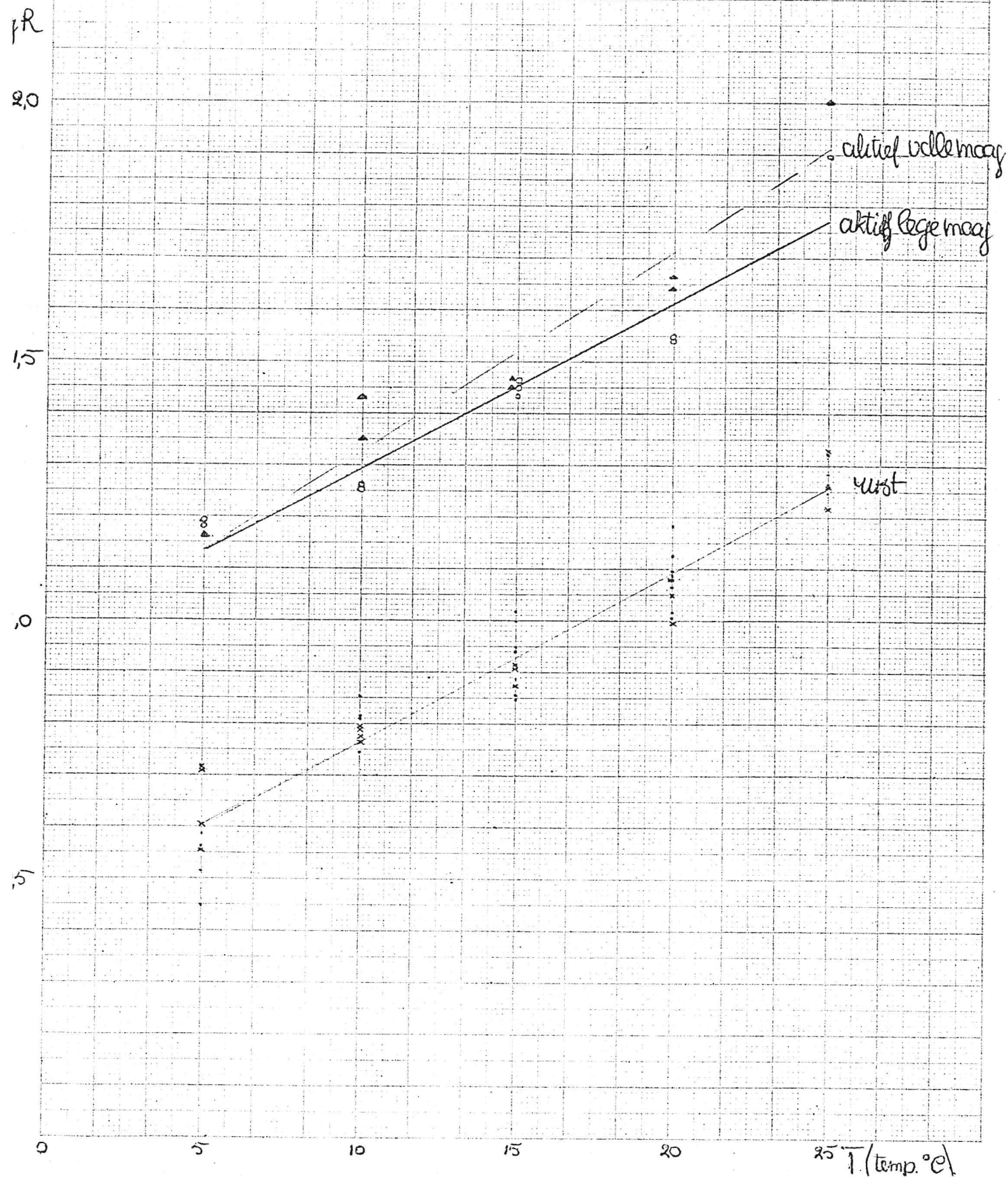
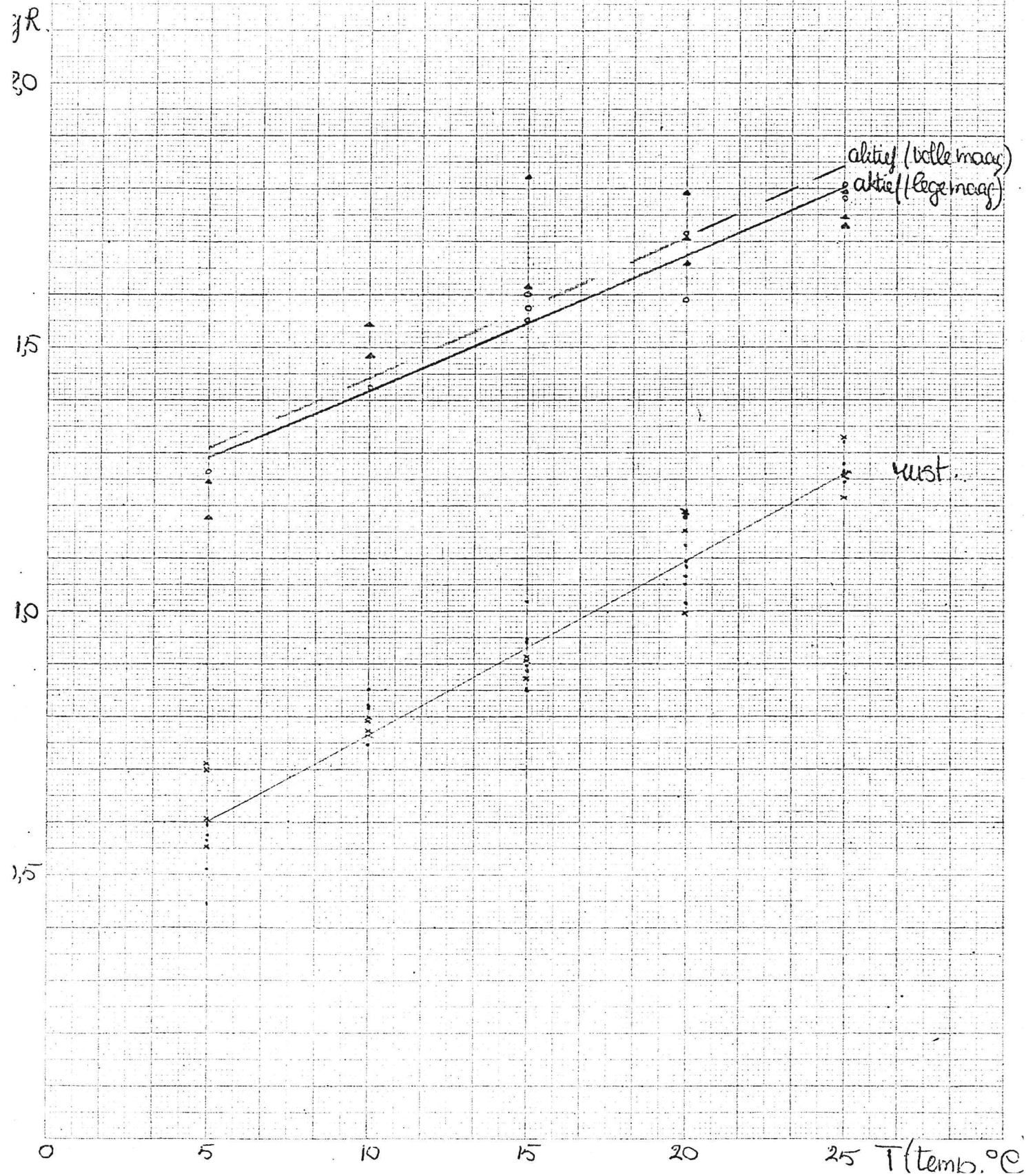


fig. 1. $\log R$ tegen T . De lijnen geven de verschillende lineaire regressie van $\log R$ tegen T . ($R = a + bT$)

- × zuurstofverbruik bij rust (• zuurstofverbruik bij rust v. 9 minuten)
- zuurstofverbruik bij activiteit (lege maag)
- ▲ zuurstofverbruik bij activiteit (volle maag)



temperatuur van G. minutus en G. microps

—○— Scope for activity van G. minutus

—x— Scope for activity van G. microps

—○— Maintenance costs van G. minutus

—x— Maintenance costs van G. microps

verbruik (μgat O / gram vis / uur)

% rust van het dier

