

Rechten voorbehouden

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

Invloed van temperatuur en zoutgehalte op de ontwikkeling
van eieren van enkele soorten zeegrondels

door

G. van Buurt

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1974 - 7

Invloed van temperatuur en zoutgehalte op de ontwikkeling
van eieren van enkele soorten zeegrondeels

door

G. van Buurt

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary	1
II. Inleiding	2
III. Materiaal en methode.	3
IV. Resultaten	5
a. Ontwikkelingssnelheid	5
b. Overleving	5
c. Grootte van de larven	6
V. Discussie	6
a. Ontwikkelingssnelheid	6
b. Overleving en correlatie met de natuurlijke verspreiding	7
c. Larvengrootte	9
d. Methode	10
VI. Literatuur	11
Tabellen	
Figuren	

I. SUMMARY

Effects of temperature and salinity on development and survival
of the eggs of some related Pomatoschistus species (Pisces,
Gobiidae).

Eggs of closely related estuarine and neritic Pomatoschistus
species were incubated at 24 different temperature-salinity
combinations (ranges 10 to 25° C, 5 to 55‰ S). Rate of development,
survival and larval length at hatch were recorded in relation to in-
cubation conditions. Optimum conditions and limits for development
and survival of the eggs were compared with the conditions in the
normal spawning habitat.

II. INLEIDING

Enige nauw verwante zeegrondelsoorten die voorkomen in het Nederlands kustgebied, vertonen een verspreiding van estuariën (P. microps Krøyer, P. minutus Pallas) tot neritisch (P. pictus Malm, P. lozanoi De Buen) (Fig. 1a).

-Pomatoschistus microps Krøyer - komt veel voor op geringe diepte en in de estuariën zoals de Waddenzee.

-P. minutus Pallas en P. lozanoi De Buen komen zowel in de Noordzee als in de Waddenzee voor. Deze soorten verlaten in de winter de Waddenzee en trekken naar dieper water in de Noordzee om te lage temperaturen te vermijden. Zij planten zich voort in het voorjaar, P. minutus iets eerder dan P. lozanoi (FONDS, 1971).

-P. pictus Malm - komt in de Noordzee voor van Oostende tot Helgoland, op diepten van 5 tot 30 m. Deze soort komt hoogst zelden in de estuariën (FONDS, 1964).

Het voortplantingsgedrag van zeegrondels is beschreven door TAVOLGA (1954); KINZER (1960) e.a.

Grondels leggen eieren onder schelpen. Het mannetje graaft een kuil in het zand onder de schelp (vaak *Mya*, *Ostrea*) en maakt het binnenoppervlak van de schelp schoon. Door middel van balts-gedrag wordt een rijp wijfje aangetrokken en tenslotte in het nest geleid. Het wijfje legt haar eieren op de onderkant van de schelp, waarna zij door het mannetje bevrucht worden. De eieren zijn ongeveer 1 mm groot, peervormig en met hechtdraden aan het oppervlak van de schelp gekleefd (LEBOUR, 1919). Een legsel bestaat uit een ronde kring met een diameter van 3 tot 5 cm, die 2000 tot 4000 eieren bevat (FONDS, 1970). Het mannetje blijft het legsel (soms meerdere legsels) bewaken en waaiert met zijn vinnen constant water langs de eieren. Deze watercirculatie is vooral belangrijk voor de ademhaling van de eieren en voorkomt mogelijk ook bacterie en schimmelgroei (TAVOLGA, 1954). Als de larven uitkomen worden ze door het ventilerende mannetje uit het nest gewaaierd.

Om een indruk te krijgen in hoeverre temperatuur en zoutgehalte de voortplantingsmogelijkheden en daardoor mede het voorkomen van de verschillende Pomatoschistus soorten bepalen, werd gekeken naar de invloed van deze milieufactoren op de ontwikkeling en de overleving van de eieren. Doel van het onderzoek was de optimum-condities van temperatuur en

zoutgehalte te bepalen en de grenzen waarbinnen ontwikkeling mogelijk is.

III. MATERIAAL EN METHODE

Om eieren voor de proeven te verkrijgen werden volwassen grondels in plastic kweekbakken met zeewater ($\pm 15^{\circ}\text{C}$, 30‰ S) gehouden. Op een bodem van zand werden plastic plaatjes gezet die dienden als kunstschelpen (FONDS, 1970). Iedere morgen werd gecontroleerd of er eieren gelegd waren. Aanvankelijk werd 2x per dag gecontroleerd, later slechts eenmaal om de dieren niet te veel te verstoren (zie Discussie).

De ontwikkeling van de eieren werd gevolgd bij 24 verschillende temperatuur/zoutgehalte combinaties, namelijk bij 4 temperaturen (10, 15, 20 en 25°C) en 6 zoutgehaltenes (5, 15, 25, 35, 45 en 55‰). De 4 constante temperaturen werden verkregen d.m.v. 4 temperatuur-geïsoleerde waterbaden (asbestona's van $120 \times 60 \times 30$) met temperatuurregulatie (Fig. 2). Het temperatuurbad van 10°C werd gekoeld, die van 15 en 20°C werden gekoeld en verwarmd, die van 25°C werd alleen verwarmd. Enige pompen zorgden voor circulatie in de waterbaden. De thermometers van de thermostaten stonden in een 2 l bekerglas dat doorlucht werd, om temperatuurschommelingen als gevolg van aeratie beter op te kunnen vangen.

In ieder waterbad werden 6 plastic emmers (10 l volume) geplaatst, waarin zeewater met de 6 respectievelijke zoutgehalten. Het zeewater in iedere emmer werd doorlucht d.m.v. een borrelaar (glasbuis) in het midden van de emmer. De lucht waarmee de emmers in de 10°C en 15°C bak geaëreerd werden, werd gekoeld om opwarmen van het water in de emmers door aeratie te voorkomen. De lucht naar de 20 en 25°C bakken ging via een wasfles met leidingwater om sterke indamping van het zeewater door doorluchting bij hogere temperatuur tegen te gaan.

Met deze opstelling was het mogelijk de variatie van de temperatuur in de emmers op $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ te houden, mits het waterpeil in de emmers en in de waterbaden nauwkeurig op peil werd gehouden en de thermostaten zo nu en dan werden bijgesteld.

Zoutgehalten in de emmers werden gemeten met een elektrische zoutmeter (Salinity-temperature bridge MC 5 van Electronic Switchgear LTD, London) ofwel door titratie met AgNO_3 .

Het verdampte water in de emmertjes werd geregeld met Texels leidingwater tot het 10 l niveau aangevuld, zodat de variatie van de zoutgehalten beperkt bleef tot ± 0.5 tot 1% S. (Het leidingwater op Texel wordt verkregen door destillatie van zeewater en bevat slechts enkele toegevoegde zouten).

Het water in de emmers werd om de 5 à 6 weken verversd. De zoutoplossingen werden in grote plasticbakken bereid, uitgaande van zeewater uit het gesloten systeem van het laboratorium ($\pm 30\%$ S) en leidingwater. Voor de hogere zoutgehalten werd zeezout van de fa. HW-Meeressalz (Wiegandt, 415 Krefeld) toegevoegd.

Om temperatuurschommelingen te voorkomen werd nooit meer dan 1 nieuwe emmer zeewater tegelijk ingezet. Telkens werd een extra emmertje (compleet met borrelaar) met vers zeewater in een bak geplaatst. Wanneer het water in deze emmer de juiste temperatuur had bereikt werden de eieren uit de betreffende oude emmer naar het verse zeewater overgebracht en werd de nieuwe emmer op de plaats van de oude aangesloten. Alle gebruikte soorten plastic, dwz. de emmers, de slangen en de plastic plaatjes waarop de grondels hun eieren afzetten, werden eerst met enige proefdieren op eventuele giftigheid getest.

De op de plastic plaatjes verkregen legsels werden in stukken geknipt, waardoor ieder legsel eieren verdeeld werd in subsamples, die over de emmers verdeeld werden. Deze stukjes plastic bleven aan het oppervlak drijven met de eieren aan de onderkant (FONDS, 1970), aan de bovenkant werden etiketten met merktinkt aangebracht. Bij de verdeling van de subsamples over de verschillende temperatuur-zout combinaties werden de eieren eerst geleidelijk aan de nieuwe temperaturen aangepast.

Ontwikkelingssnelheid.

De ontwikkelingssnelheid, d.i. de tijd die nodig is om een bepaald ontwikkelingsstadium te bereiken, werd bepaald aan de hand van de volgende 2 duidelijk te onderscheiden stadia:

1. Het stadium waarbij duidelijk embryo's met zwart gepigmenteerde oogjes zichtbaar zijn ("black eye" stage 20, TAVOLGA (1950))
2. Het moment waarop meer dan 50% van de eieren was uitgekomen.

Overleving.

De overleving werd bepaald door te kijken naar het aantal embryo's dat het "black eye" stadium bereikte als % van het totaal aantal

ingezette eieren, en naar het aantal larven dat uitkwam als % van het aantal embryo's dat het "black eye" stadium bereikt had.

Grootte van de larven.

De grootte van de larven bij het uitkomen werd gemeten met een binoculair microscoop. Daarbij werden de volgende dimensies gemeten (Fig. 1e): l , totale lengte; h , lichaamshoogte bij het eind van de dooierzak; $l_2 \times h_2$, oppervlak van de dooier.

De eieren op de stukjes plastic dreven in 1.5 cm hoge ringen van zwart polytheen (vulcatheen) met een bodem van planktongaas zodat de larven konden worden opgevangen. Dikwijls echter ontsnapten er larven over de bovenrand voordat ze gemeten konden worden. Van ieder subsample werden zo mogelijk 10 larven gemeten.

IV. RESULTATEN

a. Ontwikkelingssnelheid

In Fig. 3 is de ontwikkelingssnelheid in dagen tot het "black eye" stadium en tot het uitkomen van de larven weergegeven als functie van de temperatuur. Ook is in Fig. 4 de ontwikkelingssnelheid uitgezet als % per dag ($= \frac{100}{\text{incubatietijd}}$). Het zoutgehalte bleek vrijwel geen invloed op de ontwikkelingssnelheid te hebben. De ontwikkelingssnelheid in relatie tot de temperatuur voor P. minutus en P. pictus eieren kwam zeer sterk overeen, P. microps eieren daarentegen ontwikkelden zich langzamer bij 10° C en sneller bij 25° C vergeleken met de vorige soorten.

b. Overleving

In Fig. 5 is de overleving van "black-eyed" embryo's als % van het aantal ingezette eieren weergegeven; het aantal uitgekomen larven is uitgezet als % van het aantal "black eyed" embryo's.

Invloed van de temperatuur.

P. microps eieren blijken beter tegen hoge temperatuur (25° C) bestand te zijn dan die van P. pictus en P. minutus. Bij lage temperatuur (10° C) was de overleving van P. microps eieren echter geringer. De maximale overleving voor P. microps eieren werd gevonden bij 15 tot 20° C (> 90%), bij 10° C was de overleving duidelijk lager (< 80%).

P. pictus en P. minutus eieren bleken beter bestand tegen

lage temperatuur, bij 10°C was de overleving $> 90\%$, er was een maximale overleving bij temperaturen van 10 tot 20°C . Bij 25°C was de overleving van P. pictus eieren duidelijk minder ($< 50\%$), de eieren van P. minutus kwamen bij deze temperatuur in het geheel niet meer uit.

Invloed van het zoutgehalte.

De eieren van alle 3 soorten ontwikkelden zich niet meer bij 55% S, en de overleving bij 45% S lag duidelijk lager. Bij 5% S toonden P. microps eieren een hoge overleving ($> 90\%$), de eieren van P. minutus een iets geringere overleving (meest $< 90\%$), terwijl de eieren van P. pictus bij dit zoutgehalte in het geheel niet uitkwamen en de larven sterk gekromd waren.

Temperatuur en zouteffect.

De overleving van alle 3 de soorten was duidelijk geringer bij hoge temperatuur en hoog zoutgehalte. Mogelijk bestond er ook bij lage temperatuur en laag zoutgehalte een dergelijk effect. Bij P. pictus en P. minutus eieren wijst de overleving tot het "black eye" stadium in deze richting, voor P. microps is dit minder duidelijk (zie Discussie). De overleving bij de extreme zoutgehalten (5% , 45% S) was maximaal bij omstreeks 15°C .

c. Grootte van de larven

In Tabel I en II is de lengte van de pas uitgekomen larven in mm $\pm$ standaarddeviatie weergegeven en het dooieroppervlak in mm^2 (Zie ook Fig. 6). Er bleek bij P. microps geen verband te bestaan tussen de lengte van de larven en het dooieroppervlak (Fig. 7). Voor P. minutus waren niet voldoende gegevens beschikbaar. P. microps larven vertoonden een maximale lengte bij ongeveer 15°C en 5 tot 15% S, P. pictus larven bij 15°C (10°C niet bekend) en 35% S.

V. DISCUSSIE

a. Ontwikkelingssnelheid

Bij alle drie de soorten neemt de ontwikkelingssnelheid van de eieren sterk toe met de temperatuur. P. microps eieren ontwikkelden zich langzamer bij 10°C en sneller bij 25°C vergeleken met de beide andere soorten. Hieruit kan geconcludeerd worden dat P. microps eieren beter zijn aangepast aan

ontwikkeling bij hogere temperaturen, vergeleken met P. pictus en P. minutus (Figs 3 en 4).

Aanpassing van de ontwikkelingssnelheid (tot hatch, in % per dag) aan een 2e graads polynomiale vergelijking ($y = b_0 + b_1x + b_2x^2$) gaf voor:

$$\text{P. microps} \quad y = (\% \text{ per dag}) = 9,76 + 1,18 T + 0,04 T^2 \quad x_0 = 16^\circ \text{ C}$$

$$\text{P. pictus} \quad y = (\% \text{ per dag}) = 11,44 + 1,22 T + 0,04 T^2$$

$$\text{P. minutus} \quad y = (\% \text{ per dag}) = 12,49 + 1,18 T + 0,01 T^2$$

Hieruit volgt dat bij 16° C de berekende ontwikkelingssnelheid voor

P. microps eieren 9,8% per dag, voor P. pictus eieren 11,4% per dag en voor P. minutus eieren 12,5% per dag is. Door deze bewerking wordt het mogelijk om lineaire temperatuur effecten van kwadratische (of exponentiële bij meervoudige polynomiale functies) te onderscheiden.

De helling van de relatie ontwikkelingssnelheid/temperatuur is voor alle 3 de soorten vrijwel gelijk, nml. $\pm 1,2 \times T$, dwz. dat de lineaire temperatuur effecten ongeveer even groot zijn. Bij P. minutus werd een ander kwadratisch verband dan bij P. microps en P. pictus gevonden, wat mogelijk verband houdt met het feit dat deze soort grotere eieren heeft. In verband met het te geringe aantal gegevens werden geen pogingen gedaan om d.m.v. statistische bewerkingen de significantie van de verschillen aan te tonen.

b. Overleving en correlatie met de natuurlijke verspreiding

Onder natuurlijke omstandigheden wordt de maximale overleving ook door andere factoren dan alleen temperatuur en zoutgehalte bepaald, zodat de optimum condities voor de ontwikkeling van de eieren niet noodzakelijkerwijs hoeven overeen te komen met de optimum condities voor voortplanting van de soort in het natuurlijke milieu, maar natuurlijk wel in die richting wijzen. Het is echter wel duidelijk welke condities begrenzend zijn voor de voortplanting; men zou hierbij uit kunnen gaan van 50% overleving, en alle condities waarbij minder dan 50% levende larven uitkomen beperkend kunnen noemen.

Uit de overleving van de eieren blijkt dat P. microps beter aan hogere temperaturen is aangepast dan de beide andere soorten; de overleving van P. microps eieren was relatief hoog bij 25° C en relatief laag bij 10° C . Dit komt goed overeen met het feit dat deze soort zich voortplant op geringe diepte in getijde poelen en kreken op het wad waar de temperatuurfluctuaties groot zijn en in het late voorjaar zeker waarden van 25° C bereikt worden.

Een hoge overleving van de P. microps eieren bij 5 tot 35‰ S en zelfs bij 45‰ S (15° C) wijst erop dat deze soort voor de voortplanting weinig afhankelijk is van de lage zoutgehaltes in estuariën. P. microps is vermoedelijk meer afhankelijk van de hogere temperatuur, hoge voedseldichtheid en geringere interspecifieke concurrentie in de estuariën, het zoutgehalte is voor deze soort mogelijk minder belangrijk.

P. minutus eieren blijken niet bestand te zijn tegen hoge temperatuur (25° C). Dit wijst erop dat deze soort vermoedelijk niet kan paaïen in de ondiepe kreken op het wad waar P. microps paaït. Bij 20° C is de overleving van de eieren van P. minutus goed, deze soort plant zich o.a. voort in de Noordzee, waar de temperatuur in het voorjaar 10 tot 15° C is en het zoutgehalte 30 tot 35‰ S. Bij 5‰ S was de overleving van de eieren ook goed, wat overeenkomt met het feit, dat P. minutus ook paaït in de Waddenzee, de Oostzee en in afgesloten brakwaterbekkens zoals het Veerse meer (FONDS, 1971; 1973).

Het zoutgehalte blijkt ook voor deze soort weer van weinig invloed op de overleving van de eieren: bij 15° C werd een hoge overleving gevonden bij zoutgehaltes van 5 tot 45‰ S.

P. pictus eieren geven waarschijnlijk geen levende larven meer bij zoutgehaltes onder de 10‰ S, wat lager is dan de laagste zoutgehaltes in de Waddenzee. Bij 20° C, d.i. de zomertemperatuur in de Waddenzee, is de overleving van de eieren goed.

De temperatuur en het zoutgehalte van de Waddenzee zouden dus niet beperkend voor de voortplanting hoeven te zijn. Vermoedelijk is deze soort minder goed bestand tegen de hoge slibgehalten, sterke getijdestromen, sterke wisseling in temperatuur en zoutgehalten etc., die karakteristiek zijn voor een estuarium. P. pictus eieren zijn duidelijk beter aangepast aan ontwikkeling bij lagere temperaturen (10° C), wat overeenkomt met het feit, dat P. pictus een karakteristieke Noordzee vis is, die zelden of nooit in de estuariën komt.

Bij 55‰ S vond bij geen der 3 soorten ontwikkeling van de eieren plaats en bij 45‰ S was de overleving duidelijk minder. Opvallend is dat bij 45‰ S de overleving maximaal was bij 15° C (P. microps, P. pictus) of 10° C (P. minutus).

Bij 25° C lag de maximale overleving bij omstreeks 15‰ S. De lagere overleving bij lage temperatuur en hoog zoutgehalte en bij

hoge temperatuur en laag zoutgehalte (Zie ook ontwikkeling tot "black eye" stage) wijst in de richting van een gecombineerd effect van temperatuur en zoutgehalte op de ontwikkeling van de eieren zoals door WESTERNHAGEN (1970) aangetoond voor eieren van schol, bot en kabeljauw. Bij hogere temperatuur en zoutgehalte zal zuurstofgebrek een rol gaan spelen, doordat de ontwikkelingssnelheid en het zuurstofverbruik van de eieren toeneemt met de temperatuur, terwijl het zuurstofgehalte van het water afneemt met toenemende temperatuur en toenemend zoutgehalte (Zie Discussie over "methode").

c. Larvengrootte

SWEET & KINNE (1964) vonden dat bij Cyprinodon macularius de lengte van de larven bij het uitkomen afnam bij toenemende temperatuur (constant zoutgehalte) en ook bij toenemend zoutgehalte (constante temperatuur). Ook bij P. microps en bij P. pictus bleek dat de lengte van de pas uitgekomen larven afnam bij toenemende incubatie temperaturen van 15 tot 25° C. Bij P. microps waren de larven bij het uitkomen het grootst bij ongeveer 15° C en 5 tot 15‰ S, bij P. pictus bij ongeveer 15° C, 35‰ S. De optimum condities zullen waarschijnlijk in deze buurt liggen, dit komt vrijwel overeen met het gebied waar de grootste overleving gevonden werd.

Men zou verwachten dat er een verband zou zijn tussen de lengte van de larven bij het uitkomen en de dooierinhoud. Grotere larven zullen minder dooier over hebben dan kleinere. Kleinere larven echter kunnen relatief meer dooier hebben en misschien uiteindelijk betere overlevingskansen hebben dan larven die oorspronkelijk groter waren maar minder dooier hadden (FORRESTER & ALDERDICE, 1968). De optimum condities voor de overleving zullen dan die condities zijn waarbij de conversie dooier/lichaamsgewicht het gunstigst is. De meeste dooier wordt dan voor de groei benut; de energieverliezen t.g.v. "maintenance" processen zullen dan minimaal zijn (turnover, osmotische pomp). Hierbij moet men dan wel bedenken dat in natuurlijke omstandigheden ook andere factoren een rol spelen bij de overlevingskansen van de larven.

De dooier conversiefactor zou men kunnen vinden door de dooierinhoud uit te zetten tegen het lichaamsgewicht. Als maat voor de dooierinhoud werd het dooieroppervlak genomen, als maat voor het lichaamsgewicht de lengte van de larven. Er werd geen verband gevonden tussen het dooieroppervlak en de lengte van de (P. microps) larven

(Fig. 7). Bij de larven van P. microps zou men zich voor kunnen stellen dat ze bij hoge zoutgehalten t.g.v. zuurstofgebrek gedwongen worden voortijdig uit te komen, waardoor ze kleiner zouden zijn met relatief een grote dooier. Ook een dergelijke correlatie werd niet gevonden. Het is niet duidelijk waarom er geen verband gevonden werd tussen de lengte van de larven en het dooieroppervlak, misschien was de oorspronkelijke dooierinhoud van de eieren zeer verschillend.

d. Methode

Het zuurstofgehalte van zeewater neemt af bij toenemende temperatuur en toenemend zoutgehalte. De ontwikkelingssnelheid van vis-eieren daarentegen, en daarmee ook de ademhaling, neemt sterk toe met de temperatuur. Daardoor kan er bij hoge temperatuur en hoog zoutgehalte gemakkelijk een tekort aan zuurstof ontstaan voor een normale ontwikkeling van de eieren (KINNE & KINNE, 1962). Bij grondels waaiert het mannetje met zijn borstvinnen water langs de eieren in het nest, zodat er steeds een goede watercirculatie langs de eieren is (TAVOLGA, 1954). DAYKIN (1965) heeft aangetoond dat de watercirculatie langs het ei van doorslaggevend belang is voor de ademhaling. Een goede doorborreling en watercirculatie in de emmertjes was dan ook zeer belangrijk.

Bij de proefopstelling zoals die hier gebruikt is, is het de vraag of er bij hogere temperaturen en zoutgehalten niet eerder zuurstofgebrek kan zijn opgetreden dan onder natuurlijke omstandigheden het geval is. De ringen die dienden om de larven op te vangen, hebben mogelijk enige nadelige invloed op de watercirculatie gehad. De door HEALEY (1971) gevonden waarden voor de overleving van P. minutus eieren zijn zeer laag, hetgeen mogelijk te wijten is aan zuurstofgebrek.

Verschillen door zuurstofbeperking zullen gecorrigeerd zijn met het ei-oppervlak. P. minutus eieren ($\pm 1,1$ tot $1,2$ mm) hebben t.o.v. de inhoud een kleiner oppervlak dan eieren van P. pictus en P. microps ($\pm 0,8$ mm, LEBOUR, 1919) en zullen dus gevoeliger zijn voor zuurstofgebrek. Bij 25° C vertoonden P. minutus eieren in het geheel geen overleving, P. pictus en P. microps eieren wel. Men kan zich afvragen of de watercirculatie vergeleken met natuurlijke omstandigheden misschien onvoldoende was.

Van P. lozanoi, een neritischesoort die nauw verwant is met

P. minutus, werden niet op tijd legsels verkregen.

In het algemeen werden ook van de drie andere soorten weinig legsels verkregen. De vrouwtjes hadden wel eieren, dit was duidelijk te zien, zodat de geringe produktie van legsels mogelijk te wijten was aan de mannetjes die onvoldoende nestgedrag vertoonden en zeer nerveus waren. Dit zou een gevolg kunnen zijn van het te vaak van bak verwisselen en vangen van de dieren, en van lawaai in de buurt van de kweekbakken (beton storten).

Een ander probleem was de hoge sterfte t.g.v. bacterie infecties (*Pseudomonas*?). Deze werd met antibiotica bestreden (Penicilline G + Streptomycenesulfaat) (Zie FONDS, 1970).

VI. LITERATUUR

- ALDERDICE, D.F. & C.R. FORRESTER, 1968. Some effects of salinity and temperature on early development and survival of the English sole (*Purophrys vetulus*).-J. Fish. Res. Bd Can. 25 (3): 495-521.
- ALDERDICE, D.F. & F.P.J. VELSEN, 1971. Some effects of salinity and temperature on early development of pacific herring (*Clupea pallasii*).-J. Fish. Res. Bd Can. 28: 1545-1562.
- LAYKIN, P.N., 1965. Application of mass transfer theory to the problem of respiration of fish eggs.-J. Fish. Res. Bd Can. 22 (1): 159-171.
- FONDS, M., 1964. The occurrence of *Gobius Pictus* Mulm and *Onos septentrionalis* Collett in the Dutch Waddensea.-Neth. J. Sea Res. 2 (2): 250-257.
- , 1970. Remarks on the rearing of gobies (*Pomatoschistus minutus* and *lozanoi*) for experimental purposes.-Helgoländer wiss. Meeresunters, 20: 620-628.
- , 1971. The seasonal abundance and vertebral variation of *Pomatoschistus minutus minutus* and *lozanoi* (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea. Troisième Symposium Européen de Biologie, Marine Supplément no 22: 393-408, Vie et Milieu.
- , 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces).-Neth. J. Sea Res. 6 (4): 417-473.
- FORRESTER, C.R. & D.F. ALDERDICE, 1966. Effects of salinity and temperature on embryonic development of the Pacific cod. (*Gadus macrocephalus*).-J. Fish. Res. Bd Can. 23 (3): 319-349.
- , 1967. Preliminary observations on embryonic development of the petrole sole (*Eopsetta jordani*). Fisheries Research Board of

- Canada, Technical report no 41 (MS).
- , 1968. Preliminary observations on embryonic development of the flathead sole (Hippoglossoides elassodon). Fisheries Research Board of Canada, Technical report no 100 (MS).
- HEALEY, H.C., 1971. The distribution and abundance of sand gobies, Gobius minutus, in the Ythan estuary.-J. Zool. Res., Lond. 163: 177-229.
- JONES, D. & P.J. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the common goby, Pomatoschistus microps (Kroyer) in Morecambe Bay and elsewhere.-Hydrobiologia 27: 515-528.
- KINNE, O. & E.H. KINNE, 1962. Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity combinations.-Can. J. Zool. 40: 231-253.
- KINZER, J., 1960. Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden unter besonderer Berücksichtigung der Schwarzgrundel Gobius joze L.-Zool. Beitr. (Berlin) N.F. 6 (2): 207-290.
- LEBOUR, M.V., 1919. The eggs of Gobius minutus, pictus and microps.-J. mar. biol. Ass. U.K. 12: 253-260.
- SWEET, J.G. & O. KINNE, 1964. The effects of various temperature-salinity combinations on the body form of newly hatched Cyprinodon macularius (Teleostei).-Helgoländer wiss. Meeresunters. 1 (2): 49-69.
- TAVOLGA, W.N., 1950. Development of the gobiid fish Bathygobius soporator.-J. Morph. 87 (3): 417-492.
- , 1954. Reproductive behaviour in the gobiid fish Bathygobius soporator.-Bull. Am. Mus. nat. Hist. 104 (5): 431-459.
- WESTERHAGEN, H. von, 1970. Erbrütung der Eier von Dorsch (Gadus morhua), Flunder (Pleuronectes flesus) und Scholle (Pleuronectes platessa) unter kombinierten Temperatur und Salzbedingungen.-Helgoländer wiss. Meeresunters. 21: 21-102.

Tabel I

P. Microps

Lengte van de larven in mm ± standaarddeviatie (aantal larven per subsample), en dooieroppervlak in mm².

	10° C	15° C	20° C	25° C
5	2,64±0,09 (8) 2,12	2,83±0,14(10) 0,09	2,66±0,06 (8) 0	2,57±0,05 (5) 0,14
	2,60±0,13 (3) 0,11	2,72±0,06 (5) 0,02	2,72±0,17(10) 0,12	2,52±0,04 (9) 0,04
			2,75±0,05 (5) 0,04	
15	2,70±0,06 (4) 0,31	2,89±0,13(10) 0,09	2,65±0,03 (7) 0	2,47±0,07 (3) 0,07
	2,50±0,11 (3) 0,11			
25	2,67±0,09 (4) 2,60	2,65±0,15(10) 0,10	2,62±0,02(11) 1,31	2,49±0,12(10) 0,05
35	2,65±0,12 (9) 0,10	2,72±0,03 (5) 0	2,55±0,05(11) 2,6	
		2,52±0,30 (3) 0,09	2,50±0,19(10) 0,117	
45		2,58±0,07 (4) 0,09	2,57±0,04 (9) 2,47	2,49±0,02 (8)
		1,89±0,41(10) 0,09		

Tabel II

P. Pictus

Lengte van de larven in mm± standaarddeviatie (aantal larven per subsample).

	10° C	15° C	20° C	25° C
15		2,35±0,14 (9) 2,41±0,09 (5)	2,23±0,12 (10)	2,10±0,02 (8)
25		2,47±0,06 (9) 2,47±0,09 (5)	2,21±0,07 (3)	2,11±0,09 (8)
35		2,52±0,08 (5)	2,32±0,10 (7)	2,39±0,06 (10)
45 ⁴ ₃		2,45±0,05 (2)	2,30±0,05 (9)	

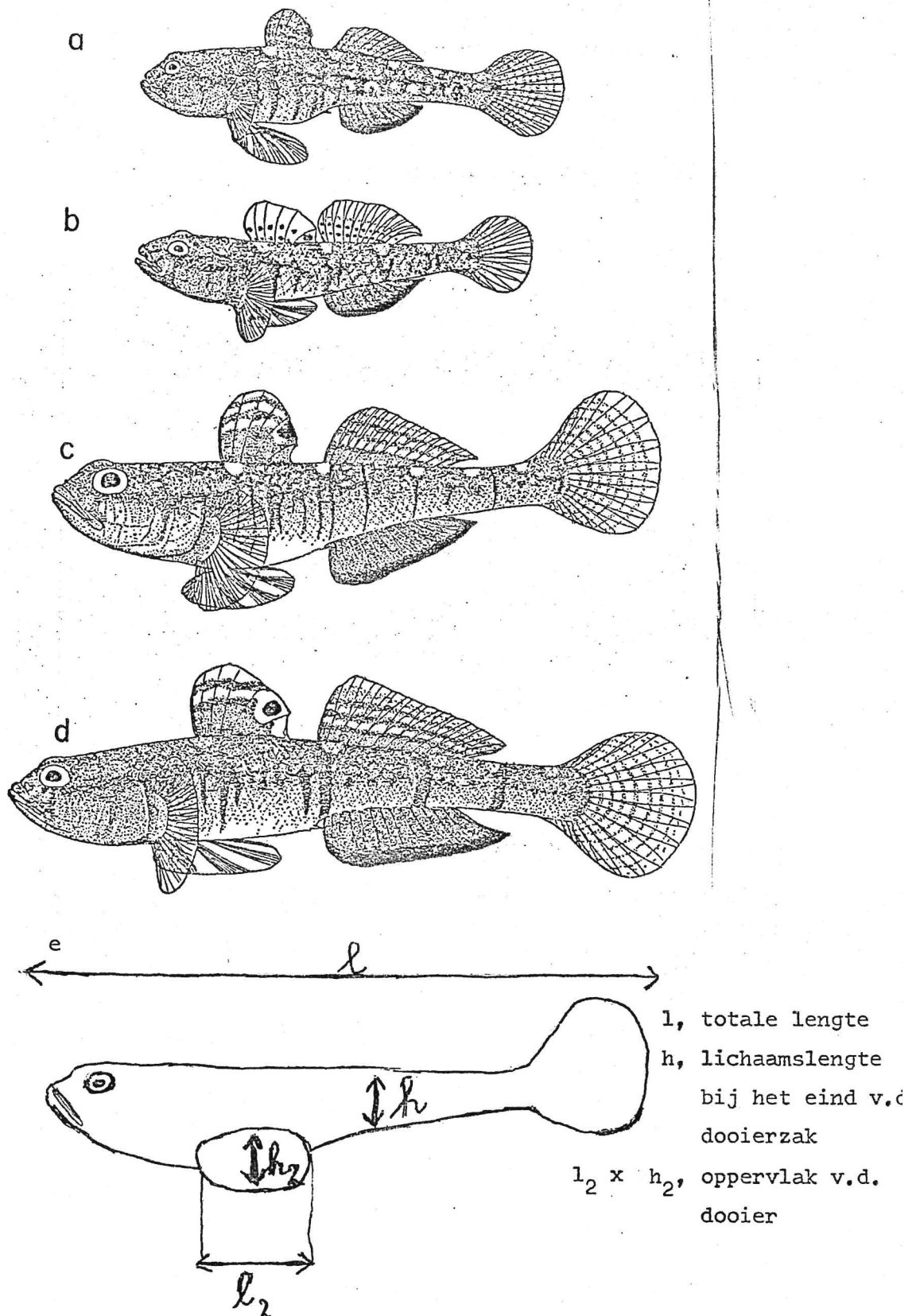


Fig. 1. Baltskleed van mannetjes van Pomatoschistus microps (a), P. pictus (b), P. lozanoi (c) en P. minutus (d); en een schema van de genomen maten (e).

Fig. 3

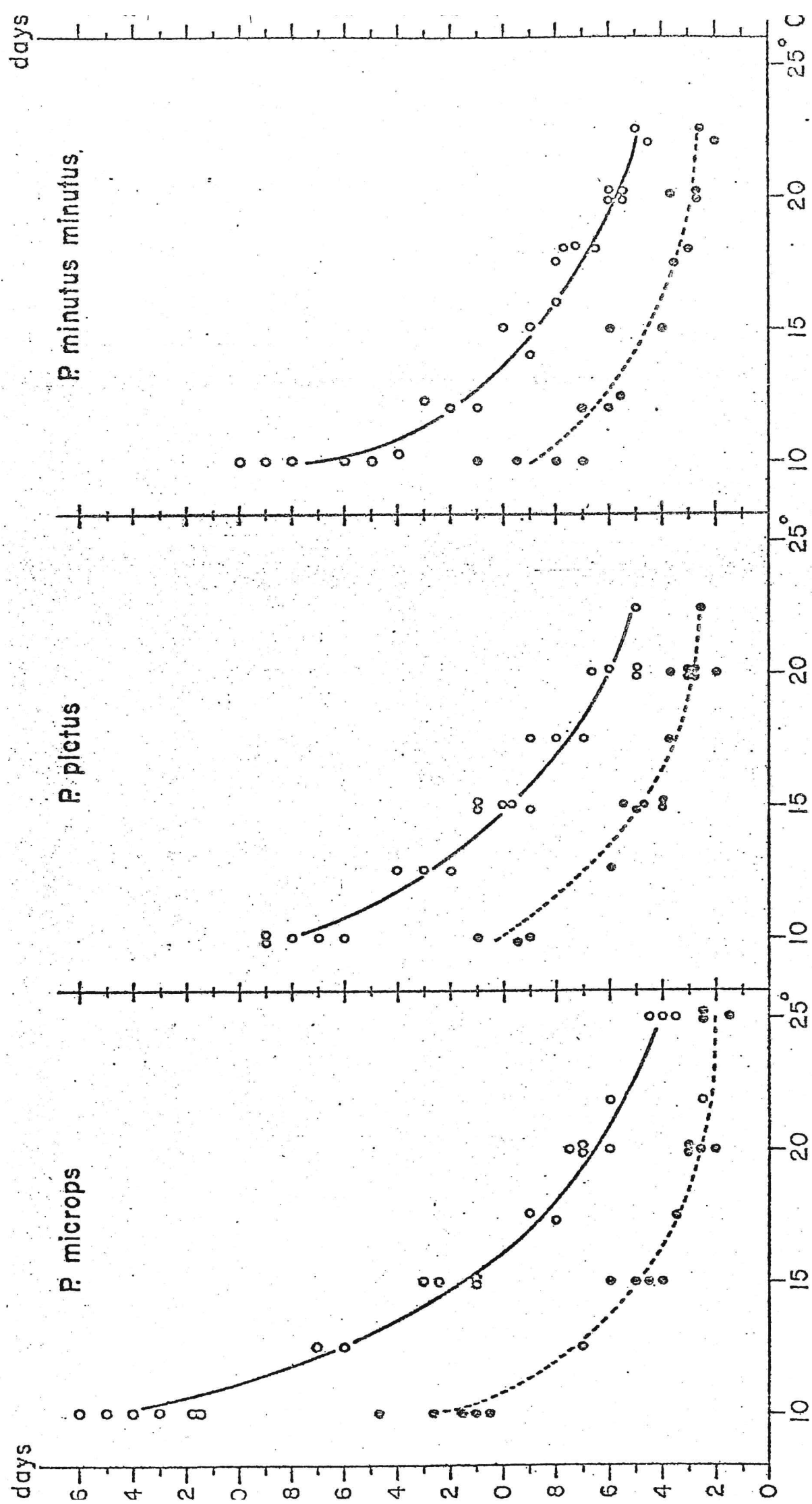


Fig. 4

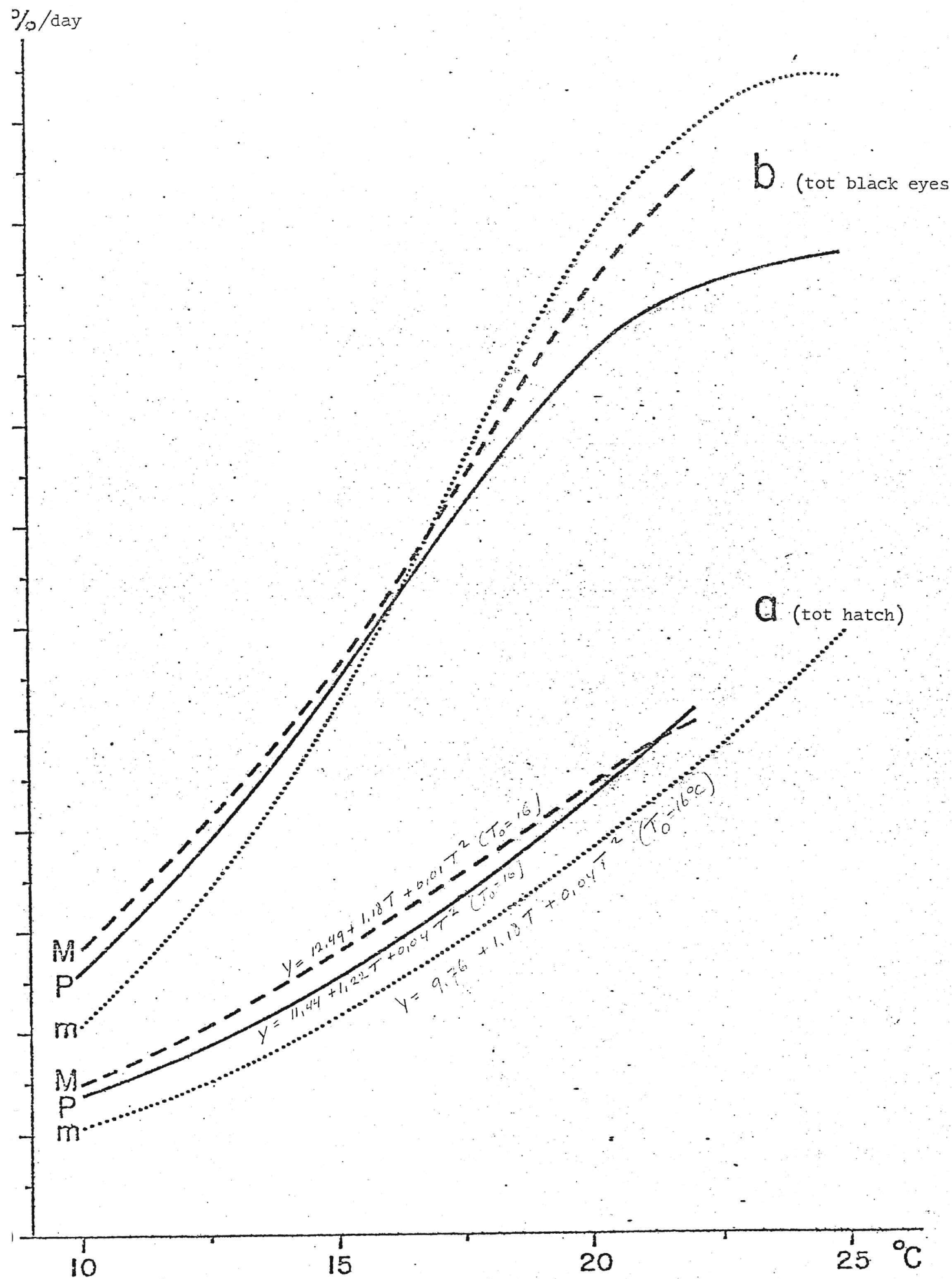


Fig. 5. Survival of eggs in %

Incubation salinity	P. microps					P. pictus					P. minutus minutus				
	55	45	35	25	15	5	55	45	35	25	15	5	55	45	35
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	0	90	71	56	33	95	31	0	91	70	0	0	0	0	0
35	68	95	97	68	96	94	98	20	96	97	97	0	0	0	0
25	64	89	98	79	98	98	94	45	91	94	98	0	0	0	0
15	74	91	87(100) [*]	93	97	94	30	94	87	87	0	0	0	0	0
5	78	95	87	91	0	0	0	0	70	86	38	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	22	87	58	66	33	89	33	0	69	97	17	0	0	0	0
35	64	89	92	78	90	90	90	14	80	96	92	0	0	0	0
25	82	91	96	87	81	93	89	58	98	99	97	3	0	0	0
15	97	97	92	92	90	92	88	82	90	99	88	40	0	0	0
5	97	91	89	93	75	85	77	66	88	100	87	37	0	0	0
Incub. temp.															
10 15 20 25°C 10 15 20 25°C 10 15 20 25°C															

B - to hatching

A - to black-eyed stage

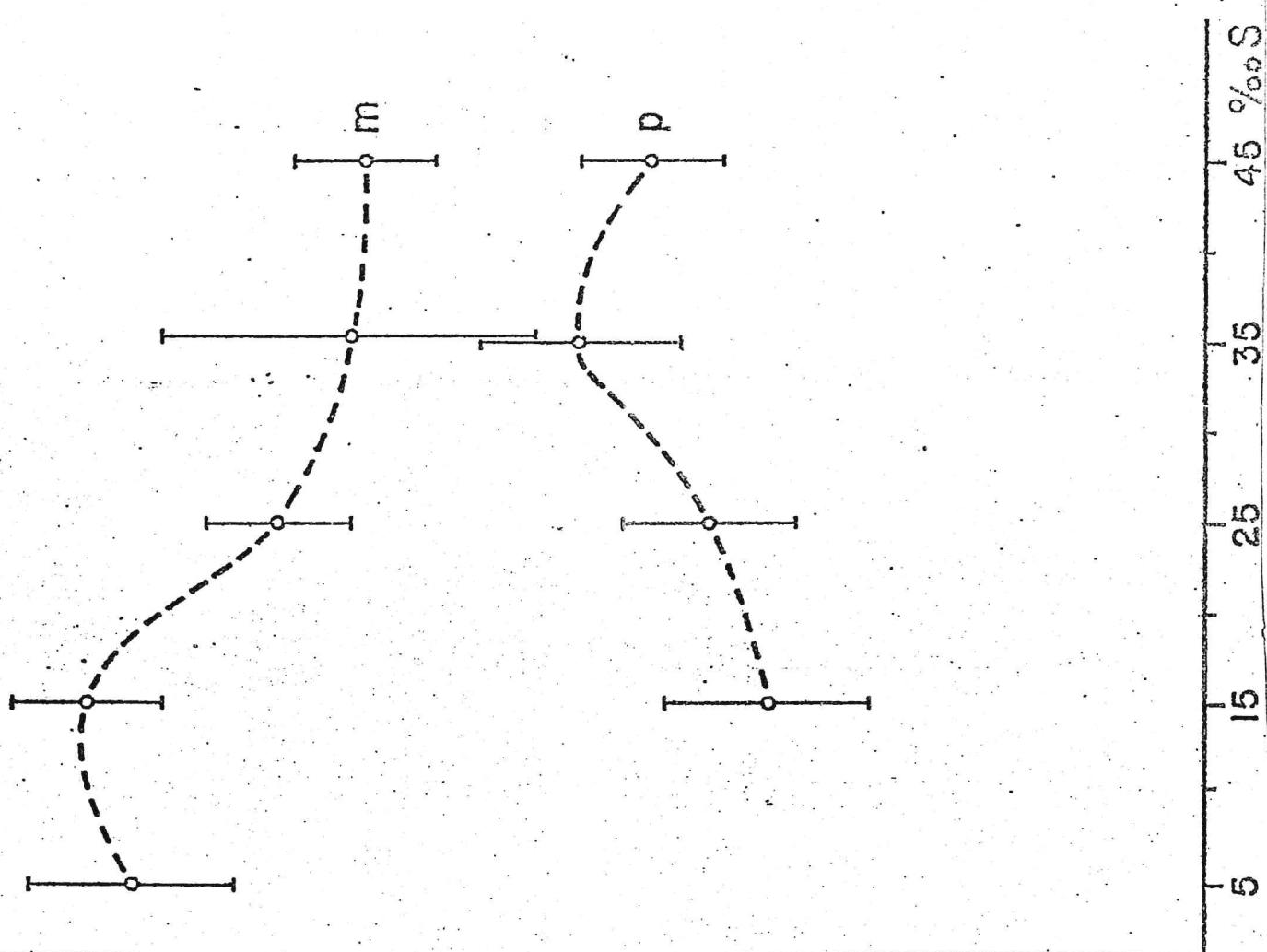
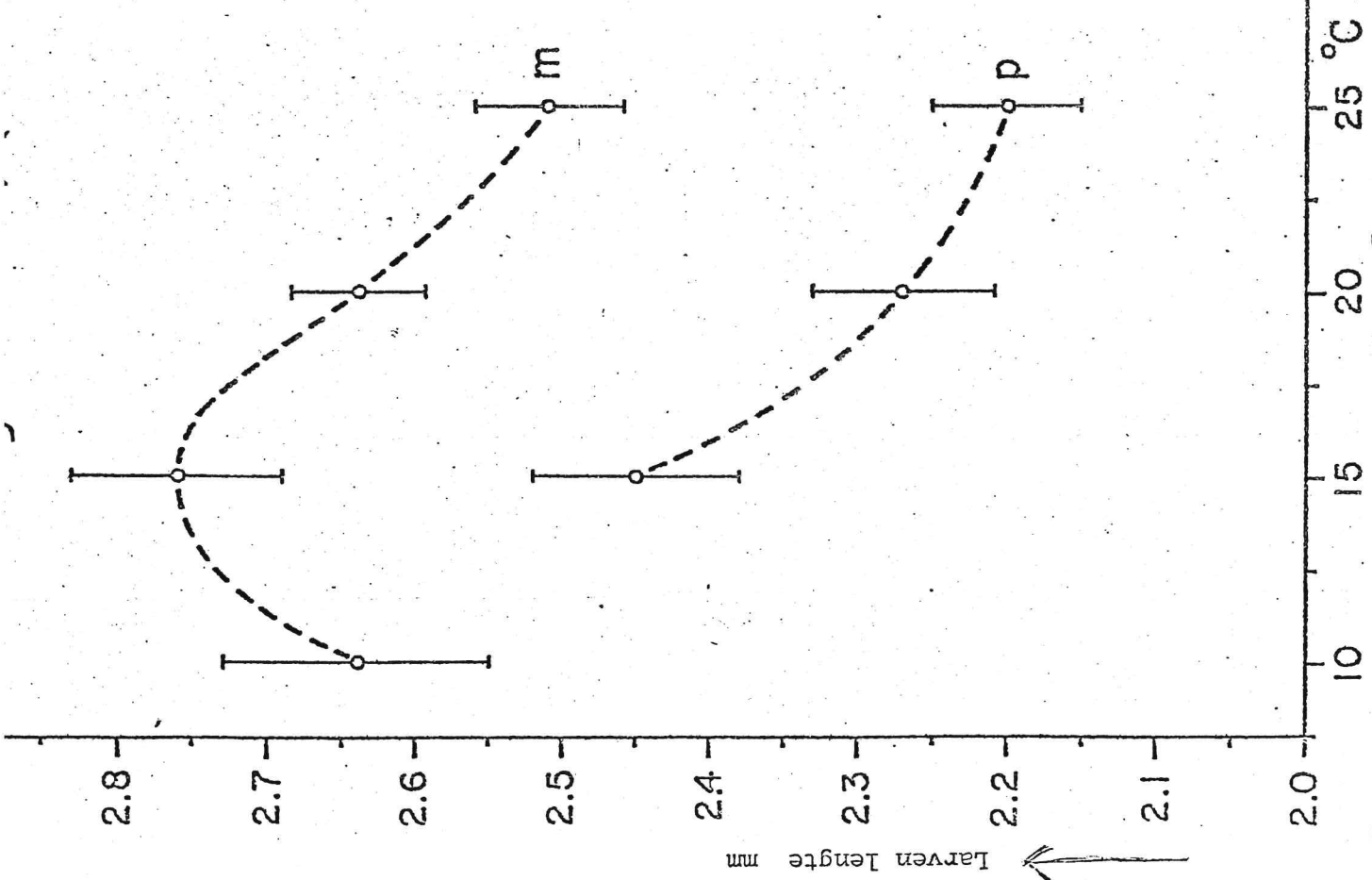


Fig 7

LENGTE →

3mm

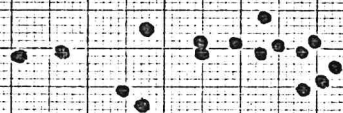
2.5

2mm

1mm²

2mm²

DOOTEROPPELVAK. (L × H)



1

1

1

1

1