

N E D E R L A N D S I N S T I T U U T V O O R
O N D E R Z O E K D E R Z E E

P U B L I C A T I E S E N V E R S L A G E N
nummer 1968-2

Enige metingen over het standaard
metabolisme en het actief metabolisme
bij Gobiidae

door

F.W.T. Penning de Vries

Intern verslag
over
werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak augustus 1968-februari 1969
op

NIOZ te Den Helder,
voor het

Zoölogisch Laboratorium

R.K. Universiteit te Nijmegen

onder supervisie van

M. Fonds, Ingvar Kristensen en R.E. Weber

Februari 1969

Rechten voorbehouden

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

N E D E R L A N D S I N S T I T U U T V O O R
O N D E R Z O E K D E R Z E E

Enige metingen over het standaard metabolisme
en het actief metabolisme bij Gobiidae

door

F.W.T. Penning de Vries

(intern verslag)

<u>Inhoud</u>	1. Summary-----	p. 1
	Samenvatting-----	p. 1
	2. Inleiding-----	p. 2
	3. Materiaal en methode-----	p. 4
	4. Resultaten en discussie-----	p. 10
	a. het standaard metabolisme-----	p. 10
	b. het actief metabolisme-----	p. 15
	c. de lengte-gewicht relatie-----	p. 17
	5. Literatuur-----	p. 18

1. Summary

An attempt was made to determine the "scope for activity" - maximal active metabolism minus basal metabolism - and its relation to temperature in the three species Pomatoschistus minutus, P. lozanoi and P. microps, in order to find a possible explanation for the difference in their distribution.

The standard (basal) metabolism of the three species was determined at 5°, 6.5°, 10°, 15°, 20° and 25°C in sea water and the values thus obtained were compared with data recorded in literature. The results did not yield any evidence for the existence of an endogenous daily rhythm. Neither could any group effect be demonstrated.

The relation between oxygen uptake and oxygen content of sea water at 14.5°C was determined for the three goby species.

The experimental set-up to determine active metabolism turned out to be unsuitable, partly because of the problems involved in the use of a bottom fish, partly because of the apparatus itself.

The relation between length and weight of the three species was recorded.

Samenvatting

In een aantal experimenten is getracht de "scope for activity" (dit is het maximaal actief metabolisme minus het basaal metabolisme) in verband met de temperatuur vast te stellen voor de soorten Pomatoschistus minutus, P. lozanoi en P. microps, teneinde te zien of hieruit het verschil in verspreiding van de genoemde soorten zou zijn te verklaren.

Het standaard metabolisme van de drie soorten werd bepaald bij 5, 6.5, 10, 15, 20 en 25°C in zeewater en de gevonden waarden werden vergeleken met uit de literatuur bekende gegevens. Samenhangend met het

standaard metabolisme werd vastgesteld dat geen endogeen dagritme uit de resultaten bleek, en ook een groepseffect kon niet worden aangetoond.

De relatie tussen de zuurstofopname en het zuurstofgehalte van het water bij 14.5°C werd voor de drie grondelsoorten bepaald.

De gebruikte opstelling om het actief metabolisme te meten bleek hiervoor niet geschikt, deels door de nieuwe problemen die een grondvis met zich mee brengt, deels door de ongeschiktheid van het apparaat zelf.

Het verband tussen de lengte en het gewicht van de drie soorten werd vastgesteld.

2. Inleiding.

In de Nederlandse kustwateren komen de Gobiidae Pomatoschistus minutus (Pallas), P. lozanoi (De Buen), P. microps (Krøyer), P. norvegicus (Collett) en P. pictus (Malm) algemeen voor. De verspreidingsgebieden van deze soorten verschillen enigszins: P. minutus wordt langs de kust aangetroffen in en in de nabijheid van estuariën op een diepte van 2 tot 40 meter. Het zoutgehalte van dit water varieert van 20 tot 35‰ S. In het najaar trekken de vissen de estuariën binnen, mits de watertemperatuur ervan niet te laag is (2.5°C of hoger). De voortplanting heeft plaats buiten het estuarium bij een temperatuur van 8 tot 12°C. P. lozanoi is niet aan estuariën gebonden en wordt langs de gehele kust gevonden op diepten van 2 tot 40 meter, waar het water een zoutgehalte heeft van 30 tot 35‰ S. Wintertemperaturen beneden 3.5°C worden vermeden door naar dieper water te trekken. Het voortplanten vindt plaats in de Noordzee bij een temperatuur van 10 tot 14°C. P. microps is een estuariene soort, die op diepten van minder dan 2 meter wordt aangetroffen; het zoutgehalte bedraagt hier 15 tot 30‰ S. Het ondiepe water is 's zomers vaak enkele graden warmer dan het diepere water.

Temperaturen beneden 5°C worden vermeden; de voortplanting heeft plaats bij een temperatuur van meer dan 12°C . P. norvegicus wordt niet in de directe nabijheid van de kust aangetroffen, maar in dieper water (40 tot 200 meter). P. pictus is veel minder talrijk en bevindt zich vooral op 5 tot 30 meter diepte. De beide laatste soorten worden zelden in de estuariën gevonden. (JONES and MILLER, 1965, FONDS).

De genoemde verschillen in de verspreiding worden veroorzaakt door de directe of indirecte invloed, die de temperatuur, de saliniteit, het voedsel en/of het licht op de genoemde soorten hebben. Preferentie van een bepaalde saliniteit als oorzaak van het verschil in verspreiding is niet waarschijnlijk, omdat de onderzochte grondelsoorten betrekkelijk euryhalien zijn. Er is een verschil in dieet tussen de soorten, maar dit is vermoedelijk een gevolg en geen oorzaak van de verspreidingsverschillen (pers. meded. FONDS). Over de factor licht is niets bekend, maar het lijkt niet waarschijnlijk dat deze een overheersende rol speelt.

Door onderzoekingen van BRETT (1956, 1958) is vast komen te staan dat het verschil in verspreidingsgebied tussen twee nauw verwante zalmsoorten (Oncorhynchus kisutch en O. nerka) veroorzaakt wordt door een verschil in de optimale temperatuur voor de "scope for activity" (dit is: maximaal actief metabolisme minus basaal metabolisme; zie FRY, 1947), zoals in figuur 1 is aangegeven. Mogelijk is een dergelijk verschil in de "scope for activity" tussen de soorten de oorzaak van het verschil in verspreidingsgebied.

In de onder beschreven experimenten is getracht na te gaan of er een verschil bestaat in de "scope for activity" tussen de meest talrijke soorten: P. minutus, P. lozanoi en P. microps. De verwachting was dat er geen of een gering verschil gevonden zou worden tussen P. minutus en P. lozanoi en een duidelijk verschil tussen deze en P. microps.

Het respiratoir quotient (RQ) van het metabolisme is bekend (KUTTY, 1968), zodat de snelheid van zuurstofopname als een maat voor het metabolisme genomen kan worden.

3. Materiaal en methode.

In de maanden september en oktober werden een aantal vissen van de drie soorten uit de Noordzee en de Waddenzee in de omgeving van Den Helder gevangen. Na een aanvankelijk grote sterfte bleken de overlevende dieren eenvoudig te houden in asbestona bakken van ca. 1 m² bodemoppervlak. De watertemperatuur in de bakken daalde met de omgevingstemperatuur tot ongeveer 5°C, waarna deze van november tot januari op $5 \pm 1^\circ\text{C}$ gehouden werd.

De vissen werden regelmatig en overvloedig gevoederd met tubifex en fijngemaakt mossel vlees. Het water, waarin de voorraad vissen zich bevond, werd voortdurend verversd door gefilterd zeewater met een saliniteit van ongeveer 29 ‰ S en een zuurstofgehalte van meer dan 90%; dit water werd tevens bij alle proeven gebruikt.

Tijdens de experimenten over het standaard metabolisme en het actief metabolisme werden antibiotica aan het water toegevoegd. De gebruikte concentratie bedroeg ca. 10 mgr streptomycine plus ca. 10 E penicilline G per liter. Deze vrij willekeurige concentratie is gekozen daar deze eveneens geschikt is gebleken voor het opkweken van jonge Gobiidae (pers. meded. FONDS).

De proeven werden uitgevoerd in de periode van september 1968 tot en met januari 1969. In dit tijdsbestek is geen invloed van een eventuele endogene jaarritmiek te verwachten (BEAMISH, 1964 b), daar het voortplantingsseizoen bij deze soorten in het voorjaar valt (FONDS, 1969).

Bij het uitkiezen van de vissen voor de experimenten werden alleen karakteristieke vertegenwoordigers van iedere soort genomen, teneinde hybriden tussen P. minutus en P. lozanoi (FONDS, 1968) te vermijden. Geen onderscheid is gemaakt tussen mannelijke en vrouwelijke dieren.

Het bepalen van het zuurstofgehalte van het water gebeurde aanvankelijk met behulp van de ongewijzigde Winkler-titratie met Winkler-flesjes van ca. 45 ml. inhoud. De meeste bepalingen werden echter verricht met de micro-electrode, behorend bij een Beckman Physiological Gas Analyser, model 160.* De nauwkeurigheid van het titreren bedroeg ca. 1%, die van de micro-electrode 1 tot 3%. Het zuurstofverbruik van de micro-electrode is verwaarloosbaar.

In figuur 2 is het zuurstofgehalte van verzadigd zeewater van 29 ‰ S in relatie tot de temperatuur gegeven. Figuur 3 toont de relatie tussen het volume en het gewicht van respectievelijk 1 mgr zuurstof en 1 ml zuurstof bij verschillende temperaturen. In de literatuur wordt de zuurstofconsumptie van een organisme veelal aangegeven in ml O₂ per tijdseenheid. Mijns inziens kan de zuurstofopname beter worden gegeven in mgr O₂ per tijdseenheid, daar deze maat bij verschillende temperaturen een constante energiehoeveelheid voor het metabolisme voorstelt, in tegenstelling tot 1 ml O₂ (1 mgr O₂ = 3.35 cal = 0.427 kg m, indien het RQ = 0.9). Een geschikte maat zou eveneens zijn het aantal μgmol O₂ per tijdseenheid, welke in de literatuur echter niet werd aangetroffen. Deze maat wordt gevonden door het aantal mgr O₂ met 31.25 te vermenigvuldigen.

*Bij deze bedank ik hartelijk prof.dr. Linskens (botanisch laboratorium van de Katholieke Universiteit Nijmegen) voor het belangeloos ter beschikking stellen van dit instrument.

Het meten van het standaard metabolisme (voor het verschil tussen basaal metabolisme en standaard metabolisme, zie pagina) vond plaats in met kurken (K) afgesloten perspex buizen (B) met een diameter van 3 cm en een lengte van 12 cm (figuur 4), waar een regelbare, geringe waterstroom van 20 tot 200 ml per uur doorheen werd gevoerd. Vier buizen lagen bijeen in een rekje (R) in een met water gevulde glazen bak. De opstelling bestond uit drie dergelijke bakken die naast elkaar stonden. Water stroomde vanuit de bak via de perspex buis met de vis naar de uitlaat (U), waar de stroomsnelheid werd bepaald. Bij een meting van de zuurstofopname werd het doorgestroomde water in het Winkler-flesje (W) opgevangen en hierin het zuurstofgehalte bepaald. Per vissoort werden drie dieren van verschillende grootten gebruikt, de vierde buis diende als blanco. Voor elke bepaling van het standaard metabolisme werd met tussenpozen van 2 tot 3 uur of langer bij iedere vis 5 tot 12 maal de stroomsnelheid en het zuurstofgehalte bepaald. Uit deze gegevens kan de zuurstofconsumptie per tijdseenheid per vis worden berekend. De opstelling was geplaatst op schuimplastic (S). De glazen bakken en de perspex buizen waren met zwart plastic (P) tegen licht afgeschermd, en door tempex (T) thermisch geïsoleerd.

In de omgeving van de opstelling is absolute rust vereist om het standaard metabolisme te meten. Belangrijke storende invloeden lijken voor de onderzochte grondels vooral stoten en licht; geluid in veel mindere mate. Bij de meeste waarnemingen voor het standaard metabolisme bleken fluctuaties van 100% en meer in de zuurstofopname voor te komen, waaruit geconcludeerd moet worden, dat het niet eenvoudig is de dieren in een toestand van volslagen rust te houden (zie ook FRY, 1967). Onderlinge beïnvloeding van de vissen lijkt uitgesloten.

De bepalingen van het standaard metabolisme werden verricht met de micro-zuurstofelectrode bij 5, 10, 15, 20 en 25°C; in deze volgorde, daar de aanpassing van de vissen aan een hogere temperatuur sneller verloopt dan aan een lagere temperatuur (BRETT, 1962). De tijden die zijn gebruikt om de vissen aan de genoemde temperaturen te acclimatiseren waren respectievelijk 50, 6, 11, 5 en 3 dagen. Over de snelheid van acclimatiseren zijn slechts weinig gegevens beschikbaar: FLÖRKE et.al. (1954) menen dat 2 uur voor Gobio fluviatilis reeds voldoende is om volledig te acclimatiseren na een temperatuursverhoging van 5 tot 15°C. JOB (1955) en RAO (1968) verhoogden de temperatuur in hun experimenten met een snelheid van ca. 1°C per dag.

Een meting van het standaard metabolisme bij 6.5°C (m.b.v. Winkler-titraties) had reeds eerder buiten deze serie plaats gevonden.

Na het hanteren van de vissen om deze in de buizen te brengen zijn de vissen enige tijd "opgewonden" (in de literatuur "excitement" genoemd), hetgeen zich uit in een verhoogde zuurstofconsumptie. In de loop van 6 tot 12 uur daalt de zuurstofopname tot ongeveer het peil van het standaard metabolisme. Het bleek hierbij belangrijk dat de vis met zijn kop tegen de stroom in ligt, ondanks het feit dat de stroomsnelheid zeer laag was (5 tot 50 cm/uur); indien dit niet het geval was uitte het zich in een voortdurend hogere zuurstofconsumptie.

Na het bepalen van het standaard metabolisme bij een zekere temperatuur werden de vissen overgebracht naar een glazen bak, waar ze voedsel kregen en acclimatiseerden aan een hogere temperatuur.

Zoveel mogelijk is tijdens het bepalen van het standaard metabolisme met dezelfde vissen geëxperimenteerd; tijdens de proef gingen er echter 4 dieren dood, welke vervangen werden.

Het meten van het actief metabolisme is aanvankelijk geprobeerd met een respiratiekamer als door BLAZKA (1960) werd ontwikkeld. Dit apparaat, waarvan figuur 5 een geschematiseerde voorstelling toont, bestaat uit twee concentrische buizen; de buitenste is met twee schroefdeksels afgesloten, de binnenste (waarin de vis wordt gebracht) met twee gaasjes. In de binnenste buis bevindt zich een propeller, die een circulerende waterstroom opwekt. Een rooster achter de propeller verhindert dat de waterstroom gaat wervelen. Op het achterste gaasje is een electrode bevestigd, tussen welke polen ca. 4 Volt wisselspanning staat. Een elektrische stroom is voor vissen een zeer sterke stimulus, die ze trachten te vermijden door weg te zwemmen. Met de electrode kan de vis op deze wijze gedwongen worden bij een grote waterstroomsnelheid zijn maximale arbeid te verrichten, zodat het actief metabolisme gemeten worden kan.

Het apparaat dat volgens dit principe werd geconstrueerd, bezat een aantal nadelen: het watervolume bleek (te) groot, het watermonster voor de Winkler-titratie was moeilijk te onttrekken (toen hadden we nog niet de beschikking over de zuurstofelectrode), de maximale circulatiesnelheid van het water was te laag en de prikkelelectrode werkte niet bevredigend.

Nadat deze nadelen waren gebleken is een gewijzigde vorm van de Blazka-respirometer gemaakt en getracht hiermee het actief metabolisme te meten. Ook in dit (perspex) apparaat (figuur 6A) bevindt de vis zich in een met gaasjes afgesloten buis. Een centrifugaalpompje zuigt het water uit de buis en perst het via een regelbare kraan weer terug in de respiratiekamer. Indien gewenst kon het systeem geopend worden door een van de verbindingsslangen af te koppelen. De inhoud van het gesloten systeem bedroeg ca. 425 ml. De cirkelvormige elektroden (0.4 mm platina-draad) bevonden zich op het achterste gaasje (figuur 6B).

Een probleem dat zich voordoet bij het elektrisch stimuleren van vissen in zeewater is dat electrolyse kan optreden. Bij een hoge stroomdichtheid aan het electrode-oppervlak (hetgeen veroorzaakt kan worden door een klein, vlak electrodenoppervlak, door een kleine afstand tussen de elektroden, door een grote spanning tussen de electrode of door een lage wisselspanningsfrequentie) kan ontleding van het water of zelfs ontleding van het zout plaats vinden, waarbij waterstof, zuurstof en eventueel chloor ontwikkeld wordt. Enige malen werd een vorming van belletjes aan de elektroden waargenomen, welke onder andere uit waterstofgas bleken te bestaan. Getracht werd om electrolyse te vermijden door een hoge frequentie te gebruiken. Verhoging van 50 tot 200 en 400 Hertz had enerzijds ten gevolge dat de electrolyse verminderde, maar anderzijds ook dat de gevoeligheid van de vissen bij constante spanning geringer werd (vermoedelijk daalt dan ten gevolge van de condensatoreigenschappen van de elektroden in zeewater de stroomsterkte tussen beide polen). Bij de electrodevorm als in figuur 6B aangegeven en met een stroomsterkte van 120 mA (1 tot 1.5 V bij 50 Hz) werd echter geen electrolyse vastgesteld, zodat geen verder onderzoek naar dit verschijnsel werd uitgevoerd. Een nadeel van de gebruikte electrodevorm bleek dat niet iedere keer als een vis met zijn staart de electrode raakte de elektrische stroom ter plaatse sterk genoeg was om als zwemstimulus te dienen.

Het in de opstelling gebruikte gifvrije PVC-slang en ook het vacuümrubberslang bleek zuurstof uit het water op te nemen met een zodanige snelheid dat hierdoor een meting van het actief metabolisme verstoord zou worden. Siliconrubber-slang bleek in storende mate permeabel voor zuurstof.

Een andere moeilijkheid die bij het gebruik van dit apparaat werd ondervonden was dat veelal een belletjesafzetting plaats vond tegen de

binnenwanden, zodra de respiratiekamer met water was gevuld. Het ontstaan van deze luchtbelletjes bleek niet eenvoudig te voorkomen en ze waren moeilijk te verwijderen. Ook was de toegankelijkheid van de binnenste buis slecht, hetgeen bij het inbrengen van de vis of van voedsel voor deze moeilijkheden opleverde.

De nadelen van het in figuur 6 afgebeelde apparaat waren zodanig dat het niet geschikt bleek voor het meten van het actief metabolisme bij de onderzochte grondelsoorten.

Het verband tussen de zuurstofopnamesnelheid van een vis en het zuurstofgehalte van het water werd bepaald door de afnamesnelheid te meten van de zuurstofhoeveelheid in een afgesloten watervolume van ca. 50 ml.

4. Resultaten en discussie.

a. Het standaard metabolisme.

Indien gedurende 24 uur het zuurstofverbruik van een vis in een zo rustig mogelijke situatie wordt vastgesteld, blijkt het niveau van zuurstofconsumptie niet constant, maar fluctuerend (figuur 7): bij een vis lijkt de toestand van extreme rust niet lang te duren. Deze fluctuaties kunnen gesuperponeerd zijn op een dagelijks endogeen ritme van zuurstofverbruik. Het laagst geobserveerde niveau van zuurstofopname gedurende een etmaal wordt het standaard metabolisme genoemd. Het werd gezien als de beste benadering van het basaal metabolisme (BRETT, 1962), dat het minimale peil is om het geheel van moleculaire structuren in het organisme in stand te houden. Relatief veel energie vereisen hierbij zowel het adem-hálen en het transporteren van de zuurstof (FRY, 1947) als de osmoregulatie (bij zeevissen ca. 25% van het

basaal metabolisme volgens RAO, 1968).

Alvorens het standaard metabolisme te meten, moet eerst bekend zijn welke factoren dit metabolisme beïnvloeden en hoe groot deze invloed is.

Voor sommige vissen kan een dagelijks ritme van het standaard metabolisme worden vastgesteld (WELLS, 1932), terwijl het bij andere soorten niet of nauwelijks aanwezig is (JOB, 1955). Voor de drie onderzochte grondelsoorten kon in een aantal daarop gerichte metingen bij 15°C geen endogeen dagritme van het metabolismepeil worden vastgesteld (figuur 7).

JOB (1955) nam bij Salvelinus fontinalis (forel) waar dat het standaard metabolisme per vis gemiddeld 15% daalde, indien hij van meerdere dieren tesamen in één ruimte de zuurstofopname bepaalde. Dit meer waargenomen verschijnsel wordt het groepseffect genoemd. Enkele summiere metingen werden dienaangaande uitgevoerd, maar deze konden geen groepseffect aantonen. Het is echter de vraag of deze betrekkelijk onnauwkeurige metingen, die alleen bij P. lozanoi werden uitgevoerd, een verschil dat kleiner was dan 10% hadden kunnen aangeven. Het omgekeerde van het groepseffect leek eerder het geval te zijn: indien een aantal vissen bijeen zijn in een kleine ruimte (een erlenmeyer van 1000 ml) heeft een sterker fluctuerende zuurstofopname plaats (in figuur 7 de lijnen 1 en 2) dan bij een vis alleen (in figuur 7 de lijnen 3 en 4). Het meten van het standaard metabolisme vond daarom steeds met solitaire dieren plaats.

Om te weten tot hoe laag het zuurstofgehalte van het water zou kunnen dalen alvorens een beperking van het standaard metabolisme optrad werd de relatie tussen deze twee vastgesteld. Het resultaat van een viertal meetseries per soort bij 14.5°C is in figuur 8 gegeven. Uit deze

Uit deze figuur blijkt dat het standaard metabolisme van P. microps onafhankelijk is van het zuurstofgehalte tot ca. 10% verzadiging^{*}, P. lozanoi tot ca. 20%, terwijl P. minutus een tussenpositie inneemt. Deze waarden liggen in dezelfde orde van grootte als die in de literatuur gevonden worden. KUTTY (1968) kon Carassius auratus (goudvis) lange tijd in leven houden bij 15% verzadiging en een temperatuur van 20°C. JOB (1955) geeft voor Salvelinus fontinalis een waarde van 30% verzadiging bij 15°C voor de level of no excess activity. Hij maakt hierbij een onderscheid tussen een "level of no excess activity" en een "lethal level", daar hij waarnam dat vissen een verlaging tot beneden het eerst genoemde niveau overleefden. Ditzelfde verschijnsel kon ook bij de grondel enige malen worden waargenomen.

Bij een zuurstofgehalte dat vlak boven de "level of no excess activity" ligt, is de vis gedwongen extra te ventileren om nog voldoende zuurstof met zijn kieuwen op te nemen. Deze noodzakelijke extra arbeid verhoogt het basaal metabolisme, zodat voor de relatie tussen de zuurstofopname en het zuurstofgehalte een lijn verwacht moet worden die alvorens steil naar het nulpunt af te dalen een stijging vertoont tot boven het standaard metabolisme dat bij bijvoorbeeld 80% verzadiging wordt gemeten. De meetpunten geven echter geen aanleiding om de curve anders te trekken dan in figuur 8 is gedaan, omdat de zuurstofopname fluctueerde voor de "respiratory dependence" was bereikt.

Bij de meting van het standaard metabolisme was het zuurstofgehalte van het doorgestroomde water steeds 50% of hoger.

*Door FRY (1947) is dit niveau genoemd de "level of no excess activity".

De grote spreiding van de meetpunten in figuur 8 kan zijn ontstaan doordat het water in de buisjes niet geroerd werd, hetgeen zuurstofgradiënten (en dus meetfouten) ten gevolge gehad kan hebben. Het ontstaan van een zuurstofschuld in de weefsels van de vissen bij dit soort metingen kan tot gevolg hebben dat de zuurstofopname geen goede maat meer is voor het metabolisme. Beneden 50% verzadiging bleek bij de goudvis het respiratoir quotient van 1 te stijgen tot ca. 2 bij 15% (KUTTY, 1968).

Het hongeren van de vissen gedurende ongeveer 80 uur bij 10°C bleek geen meetbare invloed uit te oefenen op het standaard metabolisme.

De resultaten van de metingen betreffende het standaard metabolisme zijn weergegeven in figuur 9. Ter vergelijking zijn de geëxtrapoleerde waarden van JOB (1955) voor Salvelinus fontinalis bijgevoegd (figuur 9D). De hellingen van de lijnen bij de verschillende temperaturen van figuur 9 zijn in tabel 1 aangegeven. De grootte van de tangenten blijkt meer te variëren, dan werd verwacht op grond van andere resultaten (BEAMISH and MOOKHERJII 1964, BEAMISH 1964 a en JOB 1955). De oorzaak hiervan is vermoedelijk de onnauwkeurigheid van het betrekkelijk kleine aantal basisgegevens. Ook het gemiddelde van de hellingshoeken per soort toont een betrekkelijk grote variatie; het is niet duidelijk of er een significant verschil is in dit opzicht tussen de soorten. Algemeen voor vertebraten geldt de relatie

$$M = a W^b,$$

waarin M het metabolisme voorstelt, uitgedrukt in mgr O₂ per uur, W het gewicht van het dier in grammen is en a en b constanten zijn. De constante b komt overeen met de hellingshoek van de relatie tussen het gewicht en de zuurstofopname als beide assen van de grafiek logaritmisch zijn verdeeld. De waarde van b ligt tussen 0.67 en 1.00 (FLOREY, 1968). Enkele in

de literatuur vermelde waarden van de constante b zijn in tabel 2 gegeven.

Om de plaats van de lijnen in figuur 9 te vergelijken, zijn in figuur 10 de geïnterpoleerde of geëxtrapoleerde waarden aangegeven van de zuurstofconsumptie van een vis van 1 gram. Hieraan zijn toegevoegd de in het artikel van FLÖRKE et.al. (1954) vermelde gegevens over Gobio fluviatilis, (de dimensie van de gegevens is aan figuur 10 aangepast). In het temperatuurtraject van 5 tot 15°C lopen alle lijnen in figuur 10 min of meer samen, met uitzondering van die van P. minutus die aanzienlijk lager ligt. Boven 15°C divergeren de lijnen, waarbij G. fluviatilis de hoogste waarde heeft, S. fontinalis en P. microps ongeveer gelijk lopen en P. lozanoi tussen de laatst genoemde en P. minutus in blijft. Dit verloop komt ook tot uiting in de Q_{10} -waarden van deze lijnen, die in tabel 3 zijn opgenomen. De gemiddelde Q_{10} van de respiratie in het traject van 5 tot 25°C is voor P. minutus opvallend laag en voor G. fluviatilis hoog. Volgens FRY (1947) en BEAMISH (1964 a) is te verwachten dat de Q_{10} bij stijgende temperatuur een weinig afneemt. In tabel 3 is dit niet herkenbaar. De invloed van de temperatuur op de ademhaling van de afzonderlijke weefsels kan sterk uiteenlopen (EVANS et.al. 1962).

De lijnen in figuur 9A bij 20 en 25°C van P. minutus zijn op slechts twee waarden gebaseerd en zijn daarom het minst nauwkeurig. Daar echter ook de vier andere punten van P. minutus in figuur 10 opmerkelijk laag liggen, lijkt het wel zeker dat P. minutus onder de gegeven omstandigheden een laag standaard metabolisme heeft, vergeleken met P. lozanoi en P. microps.

De metingen werden verricht bij een zoutgehalte 29 ‰ S). Het is mogelijk dat de drie soorten bij één saliniteit (hypertonisch t.o.v. de lichaamsvloeistof) enigszins verschillen in de op te brengen kosten voor de osmoregulatie. Er wordt echter verwacht dat dit eventuele verschil relatief klein zal zijn ten opzichte van het totale standaard metabolisme.

De literatuurwaarden over de grootte van het standaard metabolisme komen in orde van grootte goed overeen met de gevonden waarden. Omdat echter steeds met groter vissen (10 tot 1000 gram) geëxperimenteerd werd, moeten de daar gevonden gegevens geëxtrapoleerd worden om ze met de verkregen resultaten te vergelijken. Zeer exakte waarden van het standaard metabolisme zijn nog moeilijk te verkrijgen (BRETT, 1962). Een methode die de laatste jaren steeds meer gebruikt wordt en die beter bruikbaar lijkt dan de in het boven beschreven experiment toegepaste, is de extrapolatie naar 0-activiteit van de gemeten zuurstofopnamen bij verschillende activiteiten (zie o.a. BEAMISH 1964 a, BEAMISH and MOOKHERJEE 1964, BRETT 1965, BRETT and SUTHERLAND 1965, SMIT 1965, RAO 1963 en TYTLER 1969). Figuur 11 toont het principe van deze methode.

b. Het actief metabolisme.

Door een aantal onderzoekers is het maximaal actief metabolisme van enige vissoorten bepaald (tabel 4). Al deze vissoorten zijn vrijzwemmend en, met uitzondering van Melanogrammus aeglefinus, alle zoetwater vissen. De grondel daarentegen is een in zee levende grondvis. Hij is met grote, zuignapvormige borst- en buikvinnen (vergroeid) toegerust en kan zich daarmee op een vlakke en gladde bodem goed vasthouden. Wanneer de grondel (en vooral P. microps) zwemt heeft hij de neiging dit niet continu te doen, maar met "schokken". Ook het vermogen om langdurig te zwemmen is van deze vissen kleiner dan dat van vrijzwemmende vissen. Door deze eigen-

schappen (grondvis en slechte continu-zwemmer) is de grondel geen geschikte vis om ervan het actief metabolisme in een respiratiekamer als beschreven te meten.

Teneinde het volume van de respiratiekamer klein te houden was de inwendige diameter van de binnenste buis vrij gering (2.4 cm). Hierdoor echter konden de vissen zich betrekkelijk goed in de buis vasthouden, vooral bij lage waterstroomsnelheden (0 tot 4 cm/sec.). (In verband met technische bezwaren was het niet mogelijk om een elektrodenpaar over de bodem van de buis te leggen). Indien de stroomsnelheid werd opgevoerd (3 tot 7 cm/sec.) schoof de vis langzaam met de stroom mee naar achteren. Bij de electrode gekomen werd de vis geprikkeld en zwom met enkele slagen tot voor-in de buis, waarna het terugschuiven opnieuw begon. De stroomsnelheid, waarbij dit terugschuiven begint, is gecorreleerd met de grootte van de vis: hoe groter de vis, hoe beter deze zich kan vasthouden. Bij een snelheid van 5 tot 11 cm/sec zijn alle vissen gedwongen continu te zwemmen. De laagste snelheid, waarbij de vissen zich niet meer vast konden houden, bleken alle drie de soorten meer dan 1.75 uur te kunnen volhouden. Hierbij moet echter worden opgemerkt dat de vissen wel voortdurend even "rustten" door zich achteruit over de bodem te laten schuiven. Een stroomsnelheid van ca. 11 cm/sec bleken de vissen (van gemiddelde grootte) slechts ongeveer 10 minuten vol te houden (P. lozanoi ca. 14 minuten, P. minutus ca. 10 minuten en P. microps ca. 7 minuten). Gedurende enkele slagen bereikten de vissen een snelheid van naar schatting 20 tot 40 cm/sec.

Het bleek noodzakelijk voortdurend de elektrische stimulering te herhalen indien een vis met zijn staart het gaasje raakte, omdat het vermijden van de electrode door te zwemmen slecht geleerd werd. De eerste

malen dat een vis de stroom voelt raakt deze in paniek; later gebeurt dit niet meer en zwemt de vis slechts naar voren.

Onderzocht is ook of een visuele stimulus voldoende sterk is om de vis tot zwemmen aan te zetten. Onder andere de metingen van JOB (1955) en van BRETT et.al. (1958) aan forel en zalm en van TYTLER (1969) aan de schelvis zijn alleen met een visuele stimulering -een strepenpatroon op de wand van de respiratiekamer- uitgevoerd, welke voldoende krachtig bleek om de vis maximaal te laten zwemmen. Om dit ook voor de grondel na te gaan werd het middendeel van de respiratiekamer met zwart plastic omhuld. Inderdaad bleken de vissen bij een geringe stroomsnelheid een duidelijke voorkeur voor de donkere ruimte te bezitten, maar bij een grotere waterstroom lieten de vissen zich al spoedig meeschuiven, zeker zodra ze wat vermoeid raakten.

c. De lengte-gewicht relatie.

Van vrijwel alle bij de experimenten betrokken vissen en ook van een aantal uit de voorraadbak werden het (levend) gewicht en de lengte bepaald. In figuur 12 is het gewicht uitgezet tegen de lengte van P. minutus, P. lozanoi en van P. microps. De grootst waargenomen lengten zijn respectievelijk 8.9, 6.5 en 5.1 cm. DUNCKER (1960) maakt geen onderscheid tussen P. minutus en P. lozanoi en geeft als maximum lengte voor P. minutus in N. Duitsland 11 cm en voor P. microps 5 cm. FONDS noemt als grootste lengte voor P. minutus 9 cm en voor P. lozanoi 7 cm, waarbij het voornamelijk waarnemingen uit de Waddenzee betreft. Deze gegevens stemmen met de gevonden waarden overeen.

Uit figuur 12 blijkt dat P. lozanoi een weinig "slanker" is dan P. minutus, terwijl P. microps aanzienlijk dikker is dan de beide andere soorten, hetgeen door het observeren van de dieren bevestigd wordt. Uit het minder steile verloop van de lijn bij toenemende lengte van P. minutus

moet worden besloten dat de grotere exemplaren relatief "slanker" zijn dan de kleinere.

Opmerkelijk is de geringe variatie in grootte van P. microps, terwijl toch een aselekt monster genomen is. Het is mogelijk dat de gevangen exemplaren van deze soort een meer uniforme leeftijdsverdeling bezaten dan de andere soorten. De grootste exemplaren van P. minutus zijn vrijwel zeker overjarige dieren, terwijl alle andere vermoedelijk van het laatste voorjaar zijn.

De in de experimenten gebruikte vissen waren alle enige tijd goed gevoederd, maar bleken niet relatief zwaarder dan pas gevangen vissen. Indien de vissen bij een temperatuur van 20 tot 30°C 4 tot 5 dagen moesten hongeren, verloren ze ongeveer 10% gewicht.

De gemiddelde afwijking van de op het oog getrokken lijnen in figuur 12 bedraagt 7 tot 10%.

LITERATUUR

- BEAMISH, F.W.H. 1964a. 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.
- 1964b. Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. Can.J.Zool. 42 : 189-194.
- and P.S. MOOKHERJII, 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, Carassius auratus L. Can.J.Zool. 42 : 161-175.
- BLAZKA, P. 1960. Physiologica Bohemoslov 9 : 553.

- BRETT, J.R. 1956. Some principles in the thermal requirements of fishes. *Quart.Rev.Biol.* 31 : 75-81.
- 1962. Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 19 : 1025-1038.
- 1965. The relation of size to the rate of oxygen consumption and the sustained swimming speed of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka). *J.Fish.Res.Bd.Can.* 22 : 1491-1501.
- M. HOLLANDS and D.F. ALDERDICE, 1958. The effect of temperature on cruising speed of young sockeye and coho salmon. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 15 : 587-605.
- and D.B. SUTHERLAND, 1965. Respiratory metabolism of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in relation to swimming speed. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 22 : 405-409.
- DUNCKER, G. 1960. Die Fische der Nordmark. Kommissionsverlag Cram, De Gruyter and Co, Hamburg 19. pagina's 267-271.
- EVANS, R.M., F.C. PURDIC and C.P. HICKMANN Jr. 1962. The effect of temperature and photoperiod on the respiratory metabolism of Rainbow Trout, Salmo gairdneri. *Can.J.Zool.* 40 : 107-118.
- FLOREY, E. 1968. General and comparative animal physiology. W.B. Saunders Company, London. pagina 167.
- FLÖRKE, M., G. KEITZ und G. WANGORSCH, 1954. Ueber die Temperatur-Stoffwechsel-Relation und die Wärmeresistenz einiger Süßwasserfische und des Flusskrebsses. *Z.Fischerei u. Hilfswiss. (n.F.)* 3 : 241-311.
- FONDS, M. The seasonal abundance and vertebral variation of Pomatoschistus minutus minutus and lozanoi (Gobiidae) in the dutch Wadden Sea. In druk.

- FRY, F.E.J. 1947. Effect of the environment on animal activity.
Publ.Ont.Fish.Res.Lab. no. 55. Univ.Tor.Studies Biol.Ser. no 68.
- 1957. The aquatic respiration of fish. In: The physiology
of fishes, vol. 1 M.E.BROWN ed. Academic Press Inc. New York.
- 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature.
In: Thermobiology, A.H.ROSE ed. Academic Press Inc. London, pagina
375-409.
- JOB, S.V. 1955. The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis.
Publ.Ont.Fish.Res.Lab. no. 73. Univ.Toronto Biol.Ser. no. 61.
- JONES, D. and P.J.MILLER, 1965. Seasonal migrations of the common goby,
Pomatoschistus microps (Krøyer) in Morecambe Bay and elsewhere.
Hydrobiologia 3-4 : 515-528.
- KUTTY, M.N. 1968. Respiratory Quotient in goldfish and rainbow trout.
J.Fish.Res.Bd.Can. 25 : 1639-1723.
- PRITCHARD A.W., E.FLOREY and A.W.MARTIN, 1958. Relationship between
metabolic rate and body size in an elasmobranch and in a teleost.
J. Mar. Res. 17 : 403-411.
- RAO, G.M.M. 1968. Oxygen consumption of rainbow trout (salmo gairdneri)
in relation to activity and salinity. Can.J.Zool. 46 : 781-786.
- SMIT, H. 1965. Some experiments on the oxygen consumption of goldfish
(Carassius auratus L.) in relation to swimming speed. Can.J.Zool.
43 : 623-633.
- TYTLER, P. 1969. Relationship between oxygen consumption and swimming
speed in the Haddock, Melanogrammus aeglefinus. Nature 221 :
- WELLS, N.A. 1932. The importance of the time element in the determination
of the respiratory metabolism of fishes. Proc.Nat.Acad.Sci. 18 :
580-585.

Tabel 1, de tangenten van de lijnen in figuur 9.

temperatuur	<u>P.minutus</u>	<u>P.lozanoi</u>	<u>P.microps</u>	<u>S.fontinalis</u>
5°C	0.71	0.79	1.24	0.86
6.5	0.69	0.65	0.91	-
10	0.94	0.80	0.55	0.85
15	0.78	1.00	-	0.85
20	0.79	0.59	0.97	0.80
25	0.95	0.64	0.93	-
gemiddeld	0.81	0.75	0.92	0.84

Tabel 2, de in de literatuur vermelde waarden van b.

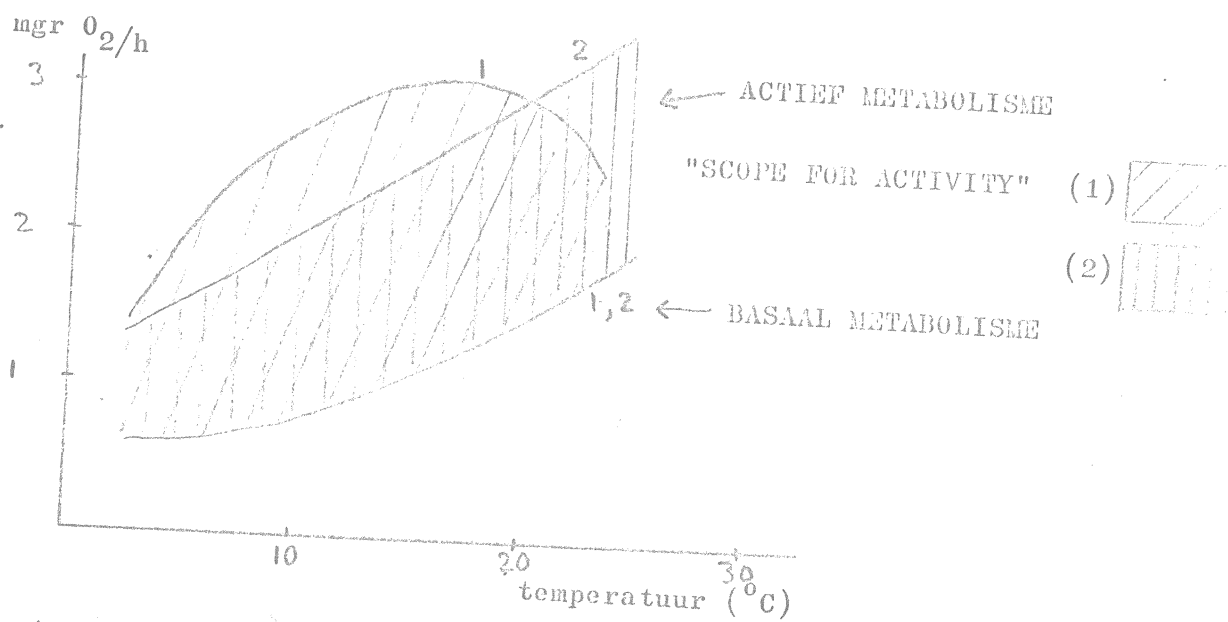
waarde van b	object	onderzoeker(s)
0.78	<u>Ophiodon elongatus</u>	Pritchard et.al. (1958)
0.8-1.0	<u>Salvelinus fontinalis</u>	Beamish (1964 a)
	<u>Cyprinus carpio</u>	id.
	<u>Ictalurus nebulosus</u>	id.
	<u>Catostomus commersonii</u>	id.
0.80-0.86	<u>Salvelinus fontinalis</u>	Job (1955)
0.85	<u>Carassius auratus</u>	Beamish et.al. (1964)
1.04	<u>Salmo trutta</u>	Beamish (1964 a)

Tabel 3, de Q_{10} -waarden, berekend uit figuur 10.

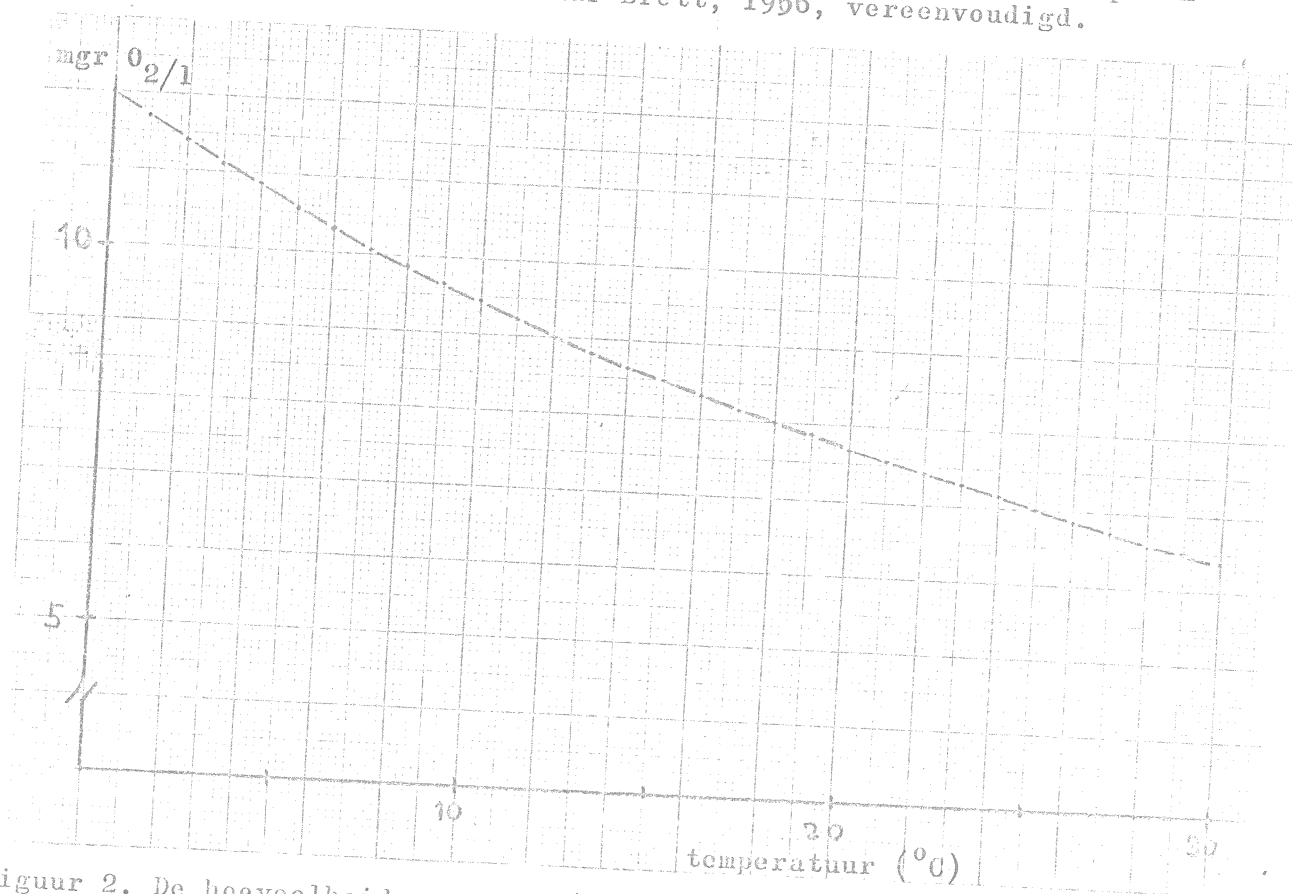
object	Q_{10} 5 tot 15°C	Q_{10} 15 tot 25°C	Q_{10} gemiddeld
<u>P.minutus</u>	2.28	1.60 (15-20°C)	1.94
<u>P.lozanoi</u>	2.72	1.64	2.18
<u>P.microps</u>	2.16	2.36	2.26
<u>S.fontinalis</u>	2.57	1.74 (15-20°C)	2.16
<u>G.fluviatilis</u>	2.43	2.70	2.56

Tabel 4, objecten waarvan en onderzoekers door welke het
actief metabolisme is gemeten (onvolledig).

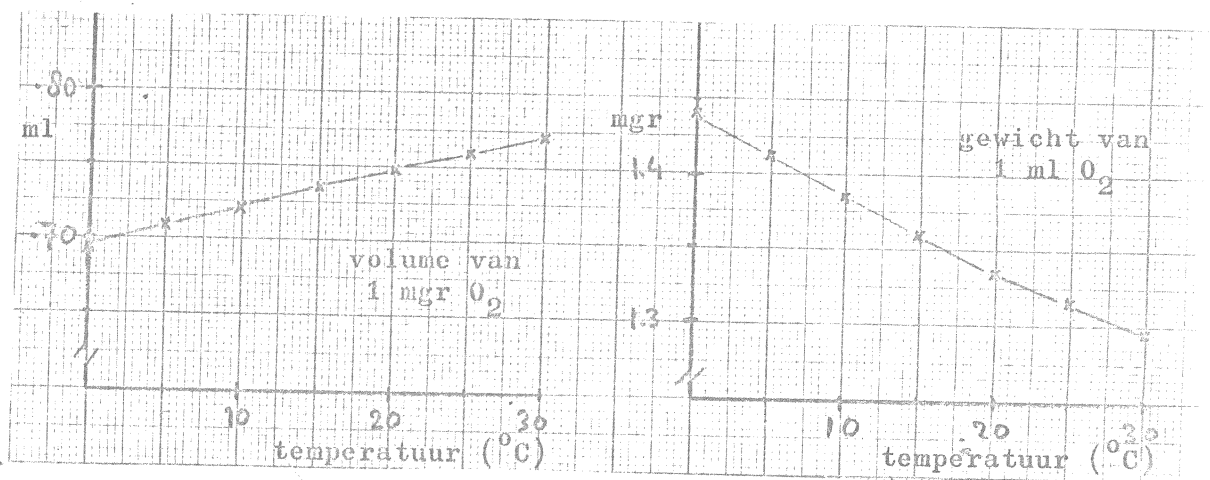
<u>Salvelinus fontinalis</u>	Job (1955)
<u>Oncorhynchus nerka</u>	Brett et.al. (1958)
	Brett (1965)
<u>Oncorhynchus kisutch</u>	Brett et.al. (1958)
<u>Lepomis gibbosus</u>	Brett et.al. (1965)
<u>Carassius auratus</u>	Smit (1965)
	Kutty (1968)
<u>Salmo gairdneri</u>	Rao (1968)
<u>Melanogrammus aeglefinus</u>	Tytler (1969)



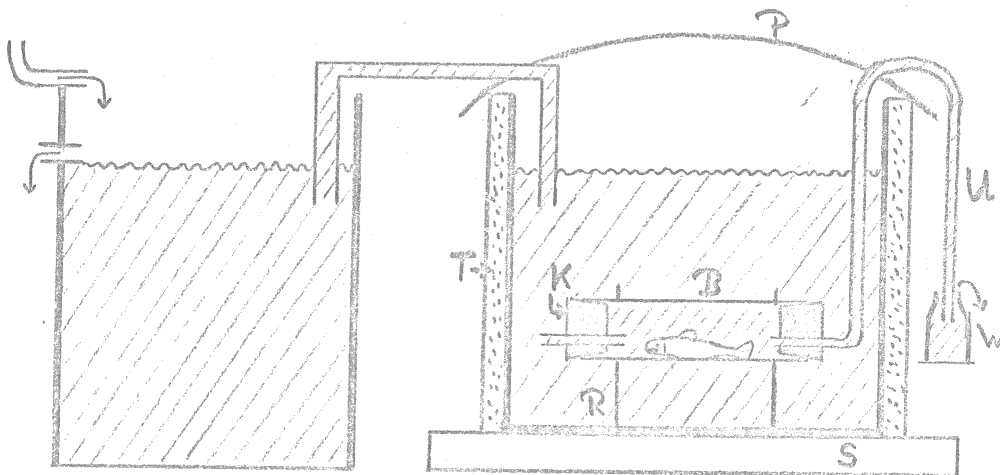
Figuur 1. Het basaal metabolisme, het actief metabolisme en de "scope for activity" (in mgr O_2 per uur) bij twee verwante zalmsoorten zijn uitgezet tegen de temperatuur. De optimale temperaturen blijken niet samen te vallen door het verschillende verloop van het actief metabolisme. Naar Brett, 1956, vereenvoudigd.



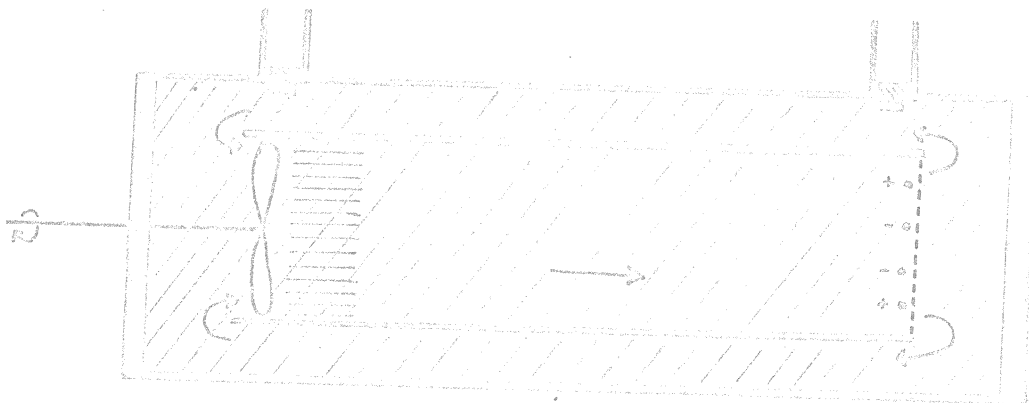
Figuur 2. De hoeveelheid zuurstof (in mgr O_2 per liter) die bij verzadiging is opgelost in zeewater met een zoutgehalte van 29 ‰ bij verschillende temperaturen. (luchtdruk: 760 mm Hg, zuurstofgehalte van de lucht: 21%)



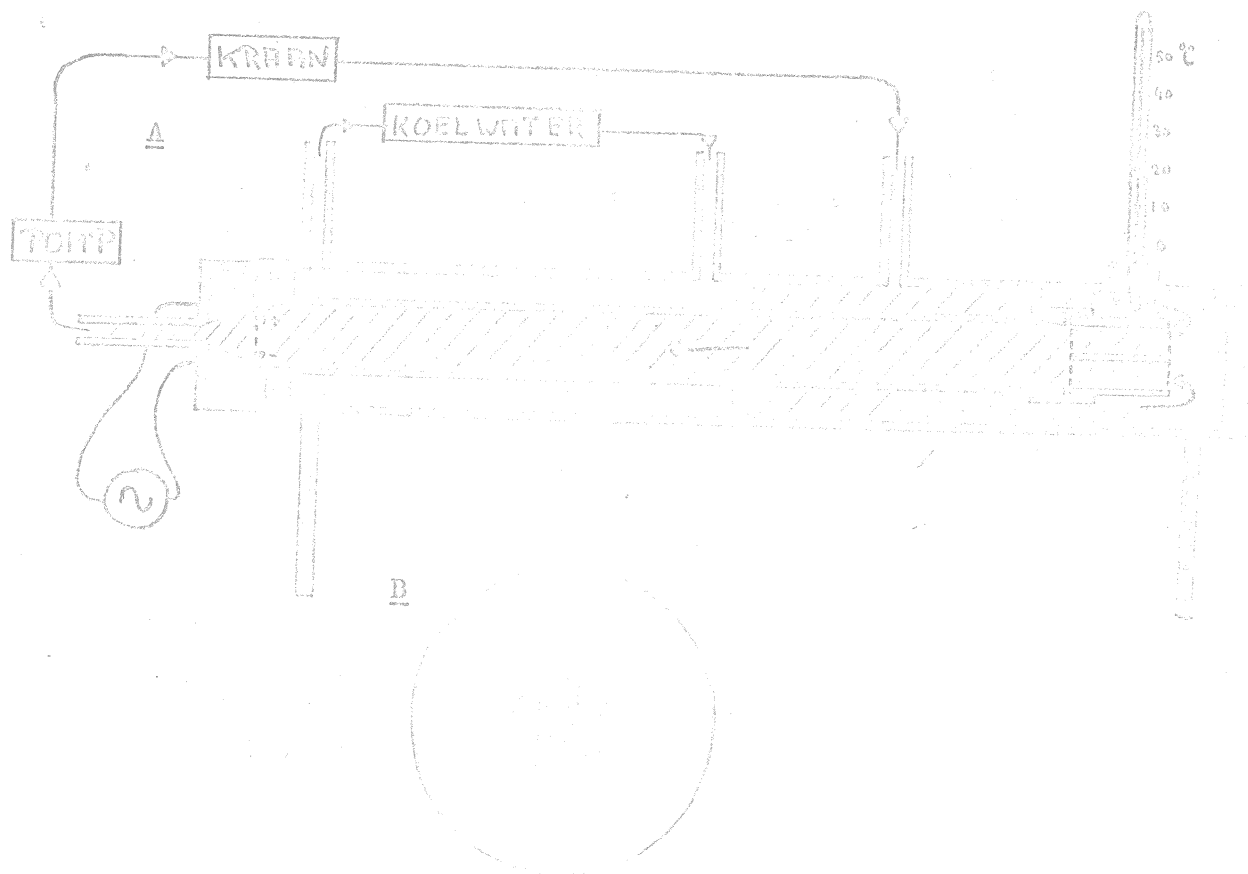
Figuur 3. De relatie tussen het volume en het gewicht van resp. 1 mgr zuurstof en 1 ml zuurstof bij verschillende temperaturen.



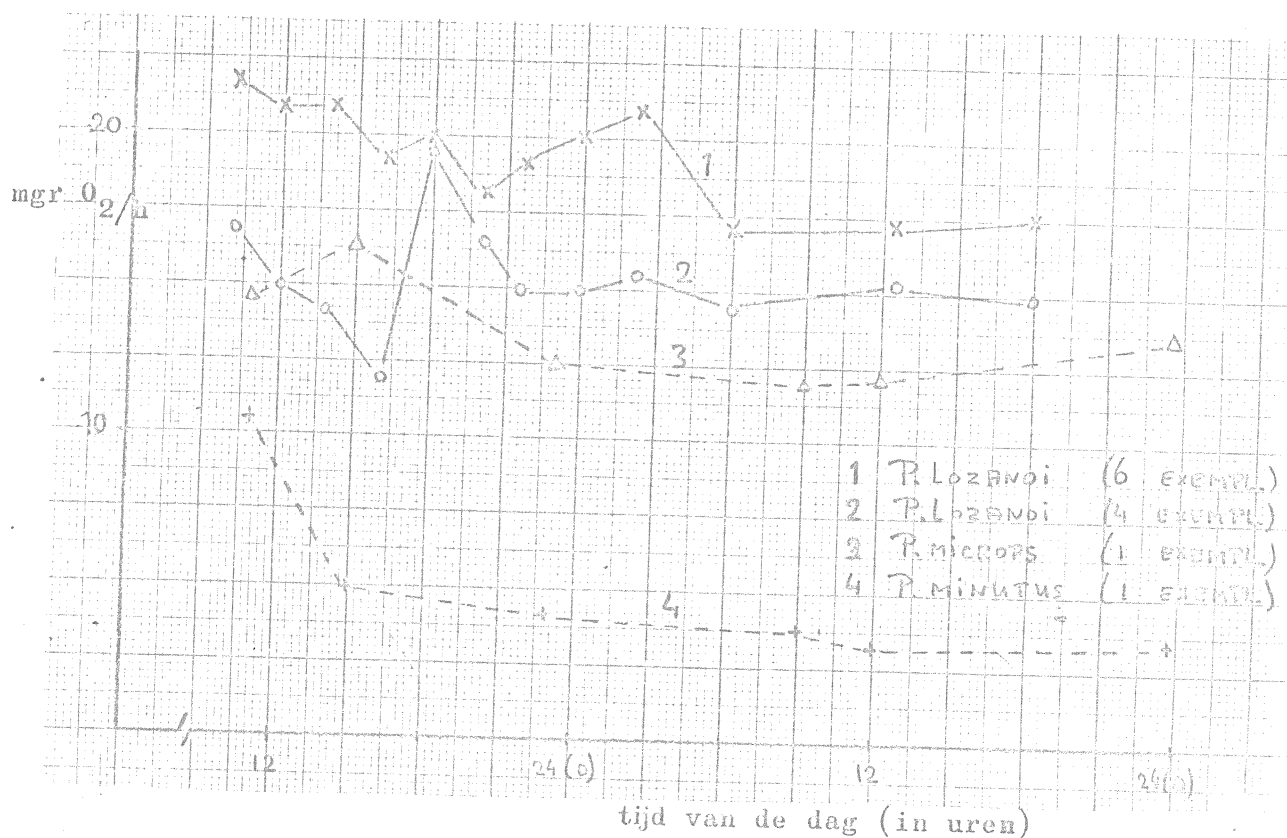
Figuur 4. Een schematische voorstelling van de opstelling die gebruikt werd om het standaard metabolisme te meten. Voor verklaring van de letters, zie tekst. De tekening is niet op schaal.



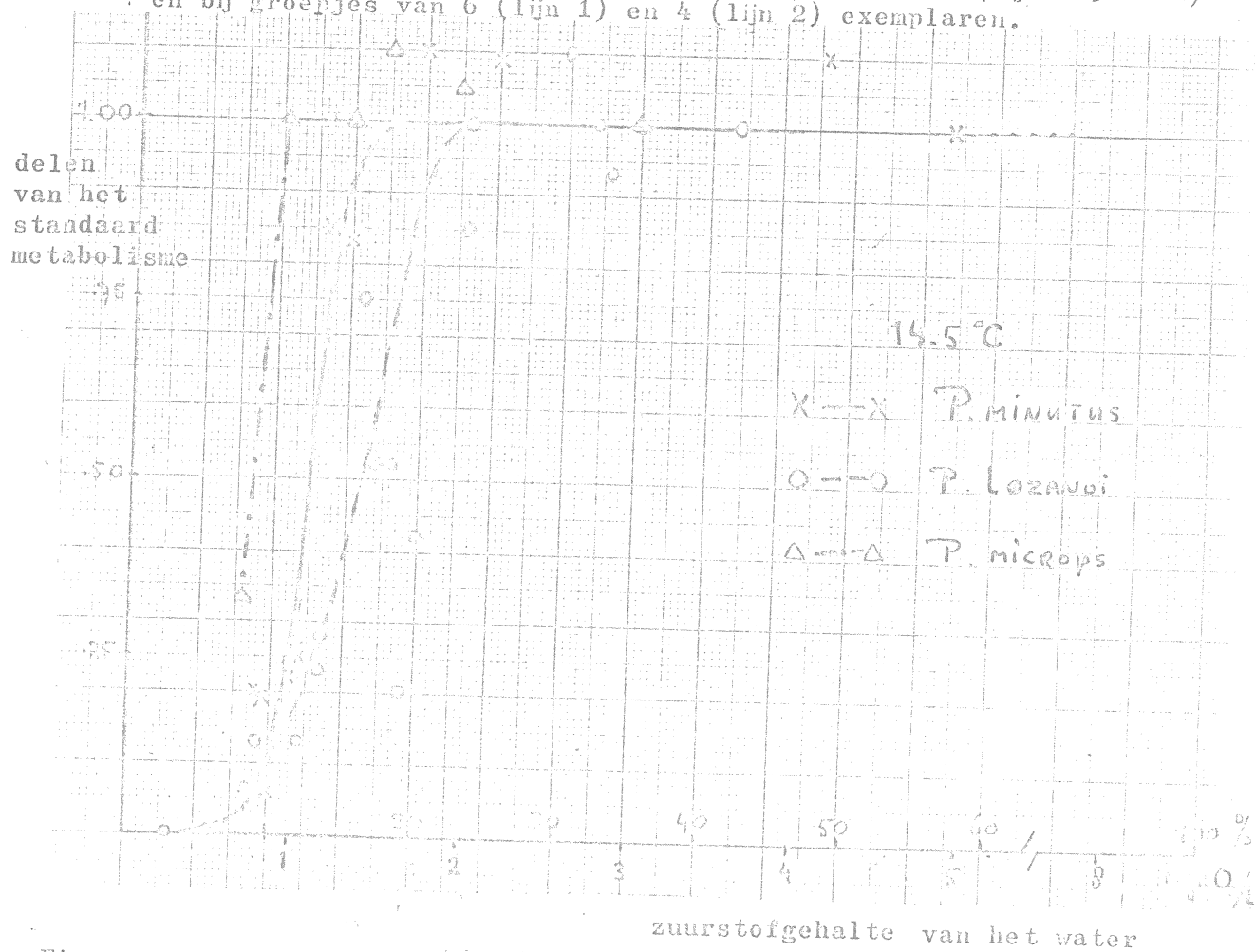
Figuur 5. Een schematische voorstelling van de Blazka respirometer.
Voor verklaring van de tekening, zie tekst. De tekening is niet op schaal.



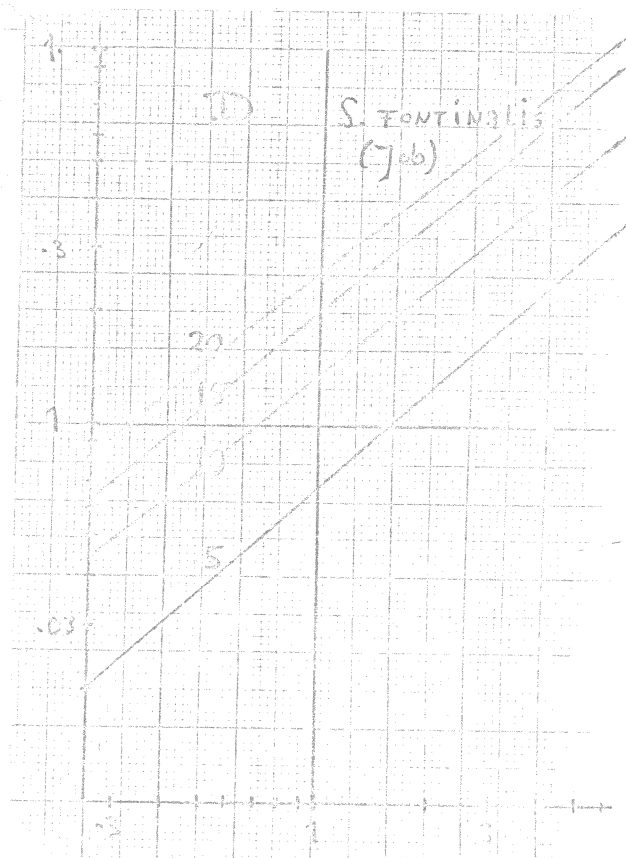
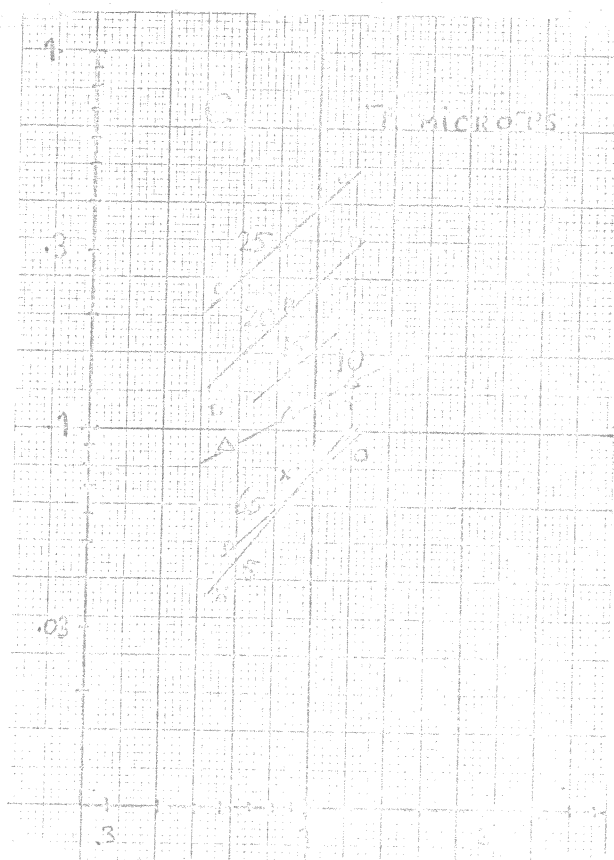
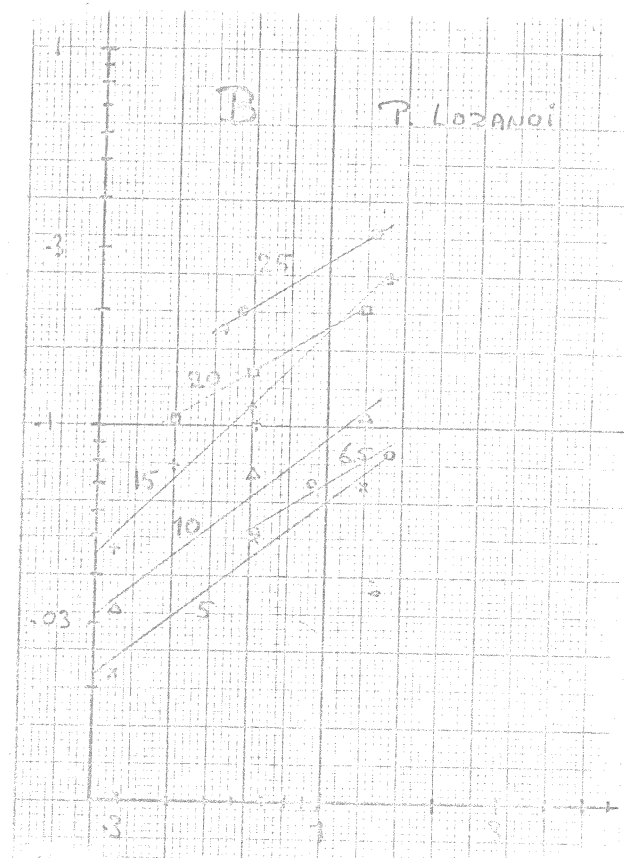
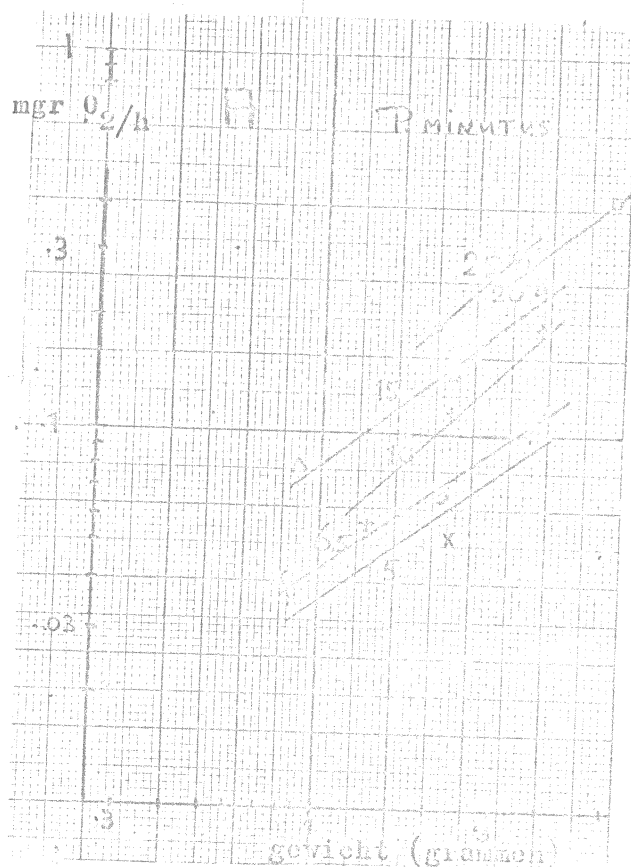
Figuur 6A. Een schematische voorstelling van de gebruikte respirometer. Voor verklaring van de tekening, zie tekst. Schaal 1:3.
6B. Zijaanzicht van het linkerschroefdeksel (fig. 6A) van de respirometer. De twee cirkelvormige elektroden op het gaasje, middenin het deksel, zijn aangegeven. Schaal 2:3.



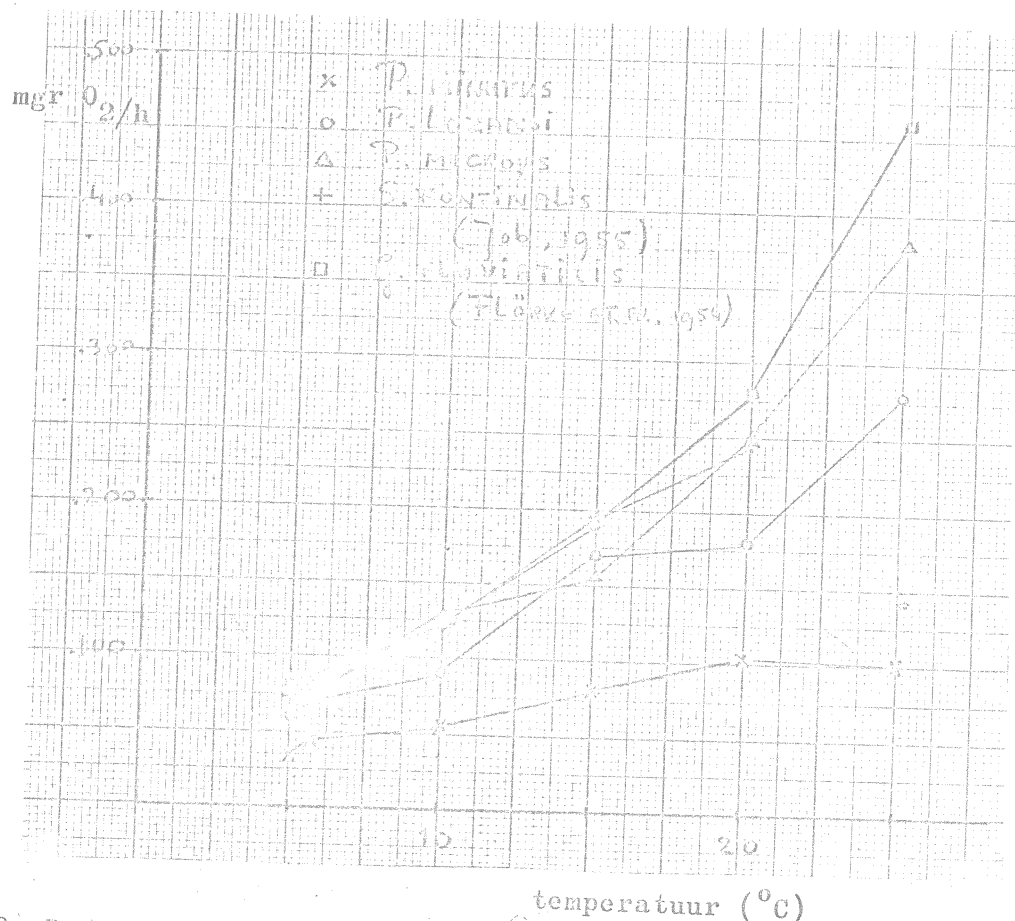
Figuur 7. Enkele voorbeelden van het verloop van de zuurstofopname (in mgr O_2 per uur) in de tijd bij solitaire vissen (lijnen 3 en 4) en bij groepjes van 6 (lijn 1) en 4 (lijn 2) exemplaren.



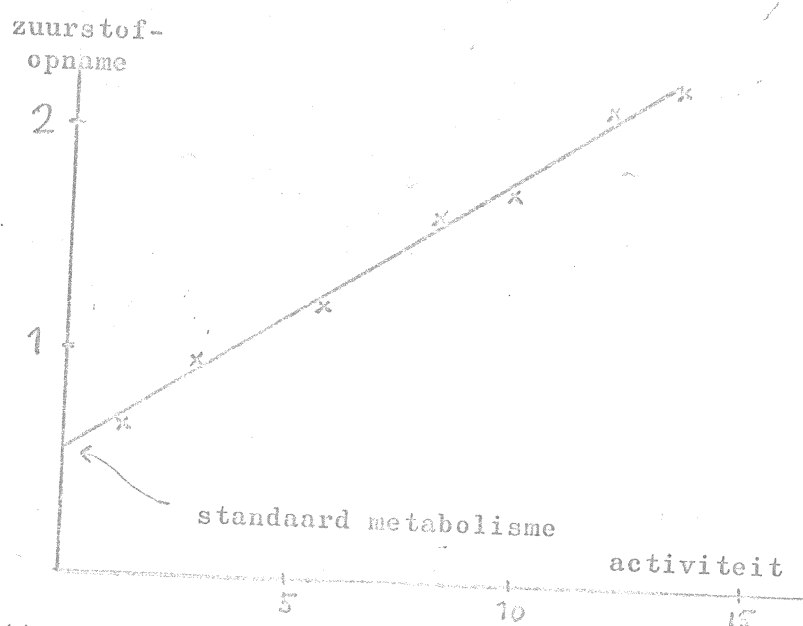
Figuur 8. De zuurstofopnamesnelheid (uitgedrukt in delen van het standaardmetabolisme) in relatie tot het zuurstofgehalte van het water (in procenten t.o.v. verzadiging en in mgr O_2 per liter)



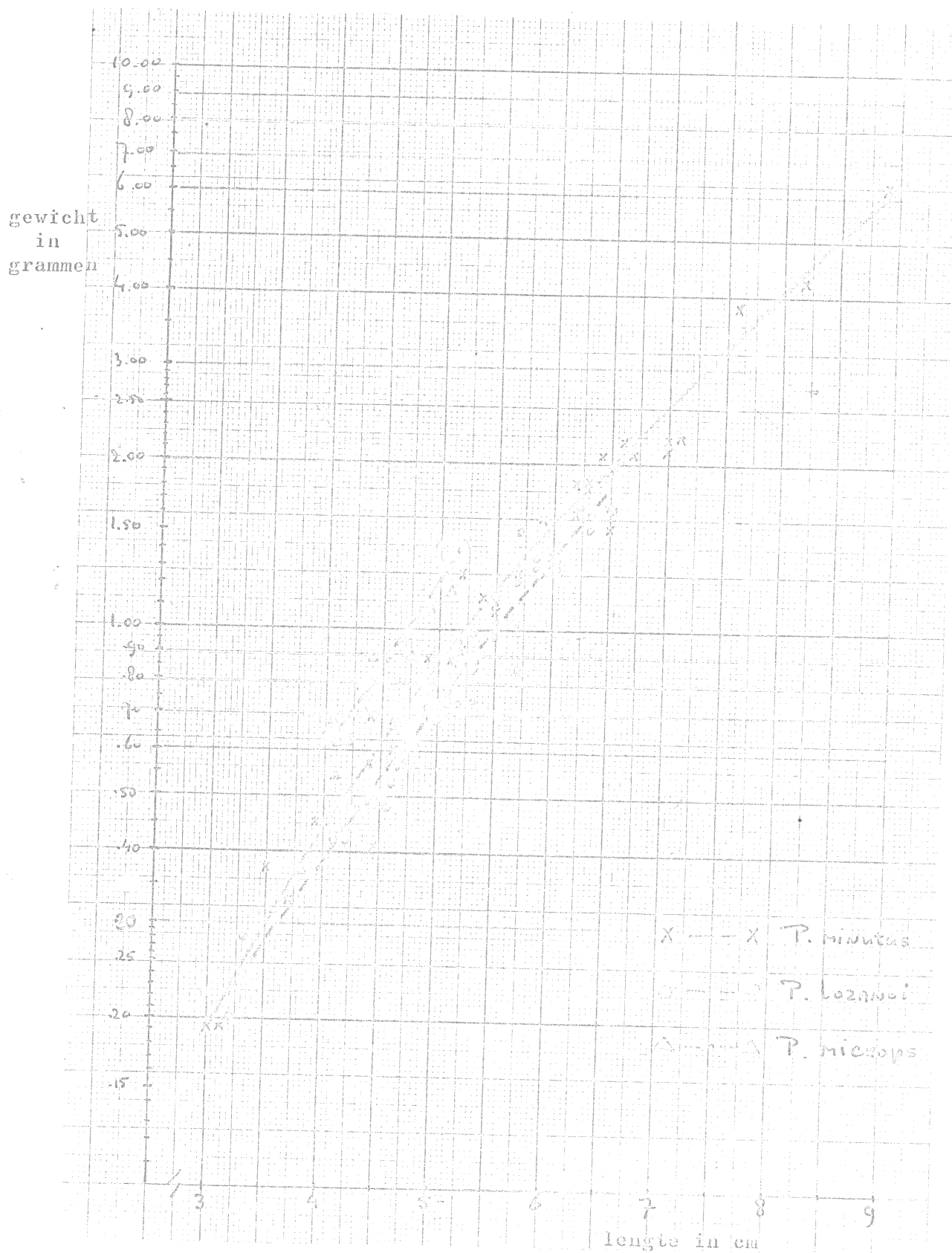
Figuur 9. De zuurstofconsumptie van (in mgr O_2 per uur, logaritmisch) van *P. minutus*, *P. lozanoi* en *P. microps* is uitgezet tegen het gewicht van de vissen (in grammen, logaritmisch). De cijfers bij de lijnen geven de overeenkomstige temperaturen aan. Figuur 9D geeft voor de geëxtrapolerde waarden van Job (1955) voor *Salvelinus fontinalis*.



Figuur 10. De zuurstofopname (in mgr O₂ per uur) van *P. minutus*, *P. lozanoi*, *P. microps*, *Salvelinus fontinalis* en *Gobio fluviatilis* bij verschillende temperaturen. Vergelijken zijn de waarden voor een vis van 1.00 gram.



Figuur 11. De zuurstofconsumptie (in een willekeurige maat) van een vis is uitgezet tegen de activiteit (b.v. de zwemsnelheid in cm per sec). Extrapolatie naar nul-activiteit geeft het standaard metabolisme. De figuur is slechts een model en berust niet op een reëel experiment.



Figuur 12. Het verband tussen de lengte en het gewicht (logaritmisch) van *P. minutus*, *P. lozanoi* en *P. microps*.