

Ademhaling van zeegrondeeltjes

door

F. Penning de Vries

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1972-14.

12982

Ademhaling van zeegrondeeltjes

door

F. Penning de Vries

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1972-14.

Rechten voorbehouden

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

Ademhaling van zeegrondeltjes
door
F. Penning de Vries

Intern verslag
over
werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak augustus 1968 - januari 1969
aan
NIOZ -te- Texel
voor
Dr. J. Kristensen
onder supervisie van M. Fonds

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE
PUBLICATIES EN VERSLAGEN:
nummer 1972-14.

Ademhaling van zeegrondeeltjes
door

F. Penning de Vries

(Intern verslag)

Inhoud:	<u>blz.</u>
I. Summary + Samenvatting	2
II. Inleiding	3
III. Materiaal en Methoden	4
1. Materiaal	4
2. Methode	5
IV. Resultaten en Discussie	8
1. Het standaard metabolisme	8
2. Het actief metabolisme	13
3. De lengte - gewicht relatie	15
V. Literatuur.	15

I. SUMMARY

The respiratory rate of three related goby species, Pomatoschistus minutus, P. lozanoi and P. microps, was measured in relation to water temperature. Different methods were tried to measure standard respiration of the resting fish and active respiration of the swimming fish, in order to estimate the respiratory scope for activity in relation to temperature. The methods appeared to be unsuitable for measurements of active respiration, partly because the gobies clinged to the bottom and refused to swim in a proper way.

Standard respiration was measured in the three species at water temperatures of 5, 6.5, 10, 15, 20 and 25° C. There was no endogenous daily rhythm nor a marked group effect in the standard respiratory rate. The standard respiration at 14.5° C in relation to a decreasing oxygen content showed that the respiration remained independent of oxygen content of the water down to a level of 10-20 % saturation.

Finally the relation between body length and weight was measured for the three goby species.

SAMENVATTING

In een aantal experimenten is getracht de "scope for activity" (dit is het maximaal actief metabolisme minus het basaal metabolisme) 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 te verklaren zou zijn.

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 groeps-effect 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: afhankelijk van de soort bleek het standaard metabolisme onafhankelijk van het zuurstofgehalte tot 10 à 20% verzadiging.

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.

II. INLEIDING

In de kustwateren van Europa vanaf de Middellandse Zee tot aan Noorwegen en de Botnische Golf komen de grondelsoorten Pomatoschistus minutus (Pallas) en P. microps (Krøyer) algemeen voor. Van de eerst genoemde soort worden drie vormen beschreven, namelijk P. minutus minutus, P. minutus lozanoi (De Buen) (resp. aangeduid als P. minutus en P. lozanoi De Buen) en P. minutus norvegicus (Collett) (FONDS, 1971). P. minutus wordt vooral aangetroffen op zandige kusten op diepten van 2 tot 100 meter; P. lozanoi heeft een overeenkomstig verspreidingsgebied en P. minutus norvegicus bevindt zich vooral op diepten van 40 tot 200 meter. P. microps wordt voornamelijk gevonden in ondiepe kustwateren en bij riviermonden op diepten van 0.2 tot 2 meter (DUNCKER, 1960 en FONDS, 1971).

Het is niet bekend waarom de genoemde soorten verschillende verspreidingsgebieden hebben. De oecologische amplitude van deze soorten ten aanzien van voedsel, saliniteit en temperatuur is sterk overeenkomstig, zoals uit observaties is gebleken. Als regel is het leefmilieu van P. microps iets zoeter (15 tot 30 ‰) dan dat van P. minutus en P. lozanoi (20 tot 35 ‰) en vooral 's zomers een weinig warmer. Een te lage wintertemperatuur (voor P. minutus 2.5°C, voor P. lozanoi 3.5°C en voor P. microps 5°C) wordt door de vissen vermeden door naar dieper water te trekken (JONES and MILLER, 1965 en FONDS, 1971). Er is een verschil in dieet tussen de soorten, maar dit is vermoedelijk een gevolg en geen oorzaak van de verschillen in verspreiding (pers. meded. FONDS).

Door onderzoekingen van BRETT (1956, 1958) is vast komen te staan dat het verschil in verspreidingsgebied tussen twee nauw verwante zalmsoorten (Coho salmon en Oncorhynchus 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 P. minutus en P. lozanoi enerzijds en P. microps

anderzijds de oorzaak van het verschil in verspreidingsgebied. Preferentie van een bepaalde saliniteit als de oorzaak van het verschil is niet waarschijnlijk, omdat de onderzochte grondelsoorten betrekkelijke euryhalien zijn.

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

III. MATERIAAL EN METHODE

1. Materiaal

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 asbestonen 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 ± 1°C gehouden werd.

De vissen werden regelmatig en overvloedig gevoederd met tubifex en fijngemaakt mosselvlees. Het water, waarin de voorraad vissen zich bevond, werd voortdurend verversd door gefilterd zee-water 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, welke concentratie werd gebruikt om jonge gobüdae op te kweken.

Alle 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, 1971).

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, 1971) te vermijden. Geen onderscheid is gemaakt tussen mannelijke en vrouwelijke dieren.

2. Methode.

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).

Het meten van het standaard metabolisme (voor het verschil tussen basaal metabolisme en standaard metabolisme, zie pagina 8) vond plaats in met kurken (K) afgesloten perspex buizen (B)^{‡‡} (diam. 3 cm, lengte 12 cm), 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, waarvan er drie 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

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

^{‡‡} De letters tussen haakjes verwijzen naar de overeenkomstige letters in figuur 4.

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 bij iedere vis met tussenpozen van 2 tot 3 uur of langer, 5 tot 12 maal de stroomsnelheid en het zuurstofgehalte bepaald. Uit deze gegevens kan de zuurstofconsumptie per tijdseenheid per vis berekend worden. 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.

Zoveel mogelijk rust is 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 dieren gebruikt bij de genoemde temperaturen waren respectievelijk 50, 6, 11,5 en 3 dagen geacclimatiseerd. Over de snelheid van acclimatiseren zijn slechts weinig gegevens beschikbaar: FLÖRKE et.al. (1954) menen dat 2 uur voor *Gobius fluviatilis* reeds voldoende is en 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 gevoerd werden en geacclimatiseerd 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 vervelen. Een elektrodenpaar (ca. 4 Volt wisselstroom) dwingt de vis te zwemmen en verhindert zo dat deze zich tegen het achterste gaasje laat drukken, wanneer een krachtige waterstroom wordt opgewekt.

Het apparaat dat volgens dit principe geconstrueerd werd, 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 gebleken waren 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 electroden, door een grote spanning tussen de electroden 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 electroden waargenomen, welke onder andere uit waterstofgas bleken te bestaan. Er werd getracht 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 electroden 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 was dat niet iedere keer als een vis met zijn staart de elektrode 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 vacuum-rubberslang 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.

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, o.a.: het moeilijk verwijderen van luchtbellens, moeilijk inbrengen van vis of voedsel. Daarom werd alleen rust metabolisme of standaard metabolisme bepaald.

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.

IV. RESULTATEN EN DISCUSSIE

1. 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 geen endogeen dagritme van het metabolismepeil worden vastgesteld (figuur 7).

JOB (1955) nam bij Salvelinus fontinalis (een 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 meta-

bolisme 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 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) adapteerde Carassius auratus (goudvis) aan 15% verzadiging bij een temperatuur van 20°C. JOB (1955) geeft voor Salvelinus fontinalis een waarde van 31% 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.

De grote spreiding van de meetpunten in figuur 8 kan zijn ontstaan doordat het water in de buisjes niet geroerd werd, hetgeen zuurstofgradienten (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 geextrapoleerde 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 hellingshoeken blijkt meer te variëren, dan verwacht werd op grond van andere resultaten (BEAMISH and MOOKHERJII 1964, BEAMISH 1964 a en JOB 1955). De oorzaak hiervan is vermoedelijk de onnauwkeurigheid van het betrekkelijke 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 soor-

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

ten. 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 verdeeld zijn. 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 zuurstoconsumptie van een vis van 1 gram.

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

temperatuur	P.minutus	P. lozanoi	P.microps	S.fontinalis
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	1.00	0.59	0.97	0.80
25	0.95	0.64	0.93	--
gemiddeld	0.84	0.75	0.92	0.84

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

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

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 reden dat P. minutus zich anders lijkt te gedragen dan P. lozanoi en P. microps kan ten dele zijn dat figuur 9 niet geheel juist is. De lijnen bij 20 en 25° C zijn slechts op twee waarden gebaseerd en zijn daarom het minst nauwkeurig. Bij extrapolatie worden te lage waarden voor figuur 10 berekend indien de hellingshoeken voor deze lijnen (tabel 1) te groot gesteld zijn. De lijnen bij 5, 6.5, 10 en 15° C liggen echter ook relatief laag, zodat het wel zeker lijkt dat P. minutus een laag standaard metabolisme heeft.

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
P. minutus	2.28	1.15	1.71
P. lozanoi	2.72	1.64	2.18
P. microps	2.16	2.36	2.26
S. fontinalis	2.57	1.74	2.16
G. fluviatilis	2.43	2.70	2.56

De literatuurwaarden over de grootte van het standaard metabolisme komen in orde van grootte goed overeen met de gevonden waarden. Omdat daar echter steeds met groter vissen (10 tot 1000 gram) geëxperimenteerd wordt, moeten de daar gevonden gegevens geëxtrapoléerd 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-aktiviteit van de gemeten zuurstofopnamen bij verschillende aktiviteiten (zie o.a. BEAMISH 1964 a, BEAMISH and MOOKHERJII 1964, BRETT 1965, BRETT and SUTHERLAND 1965, SMIT 1965, RAO 1968 en TYTLER 1969).

Figuur 11 toont het principe van deze methode.

2. 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 borstvinnen en zuignapvormige buikvinnen 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 eigenschappen (grondvis en slechte continu-zwemmer) is de grondel geen geschikte vis om het actief metabolisme in een respiratiekamer als beschreven te meten.

Tabel 4, objecten waarvan en onderzoekers waardoor het actief metabolisme gemeten is.

object	onderzoeker(s)
Salvelinus fontinalis	Job (1955)
Oncorhynchus nerka	Brett et.al. (1958) Brett (1965)
Coho salmon	Brett et.al. (1958)
Lepomis gibbosus	Brett and Sutherland (1965)
Carassius auratus	Smit (1965) Kutty (1968)
Salmo gairdneri	Rao (1968)
Melanogrammus aeglefinus	Tytler (1969)

De tabel is niet volledig.

Teneinde het volume van de respiratiekamer klein te houden was de inwendige diameter van de binnenste buis vrij gering (2,4 cm). Dit had tot gevolg dat de vissen zich betrekkelijk goed in de buis konden 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 deze met enkele slagen tot voorin 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 ea. 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 de vis 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 indien ze wat vermoeid begonnen te raken.

3. 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 (in grammen, logaritmisches) uitgezet tegen de lengte (in cm) 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 relatief hoge temperatuur (20 tot 30°C) enkele 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%.

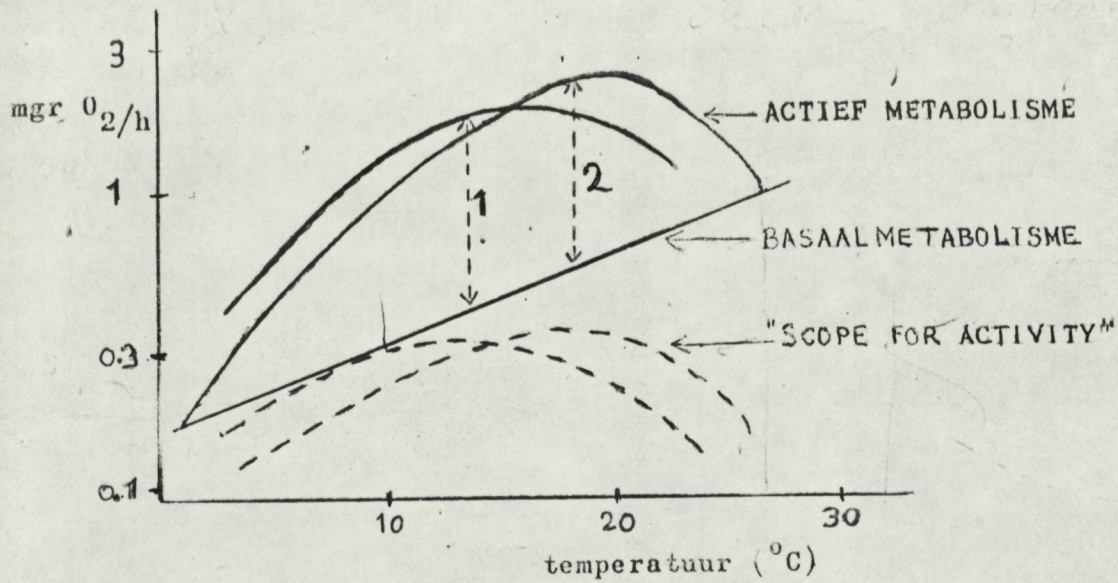
V. LITERATUUR

BEAMISH, F.W.H. 1964a. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. Influence of weight and temperature on respiration of several species. Can.J.Zool. 42: 177-188.

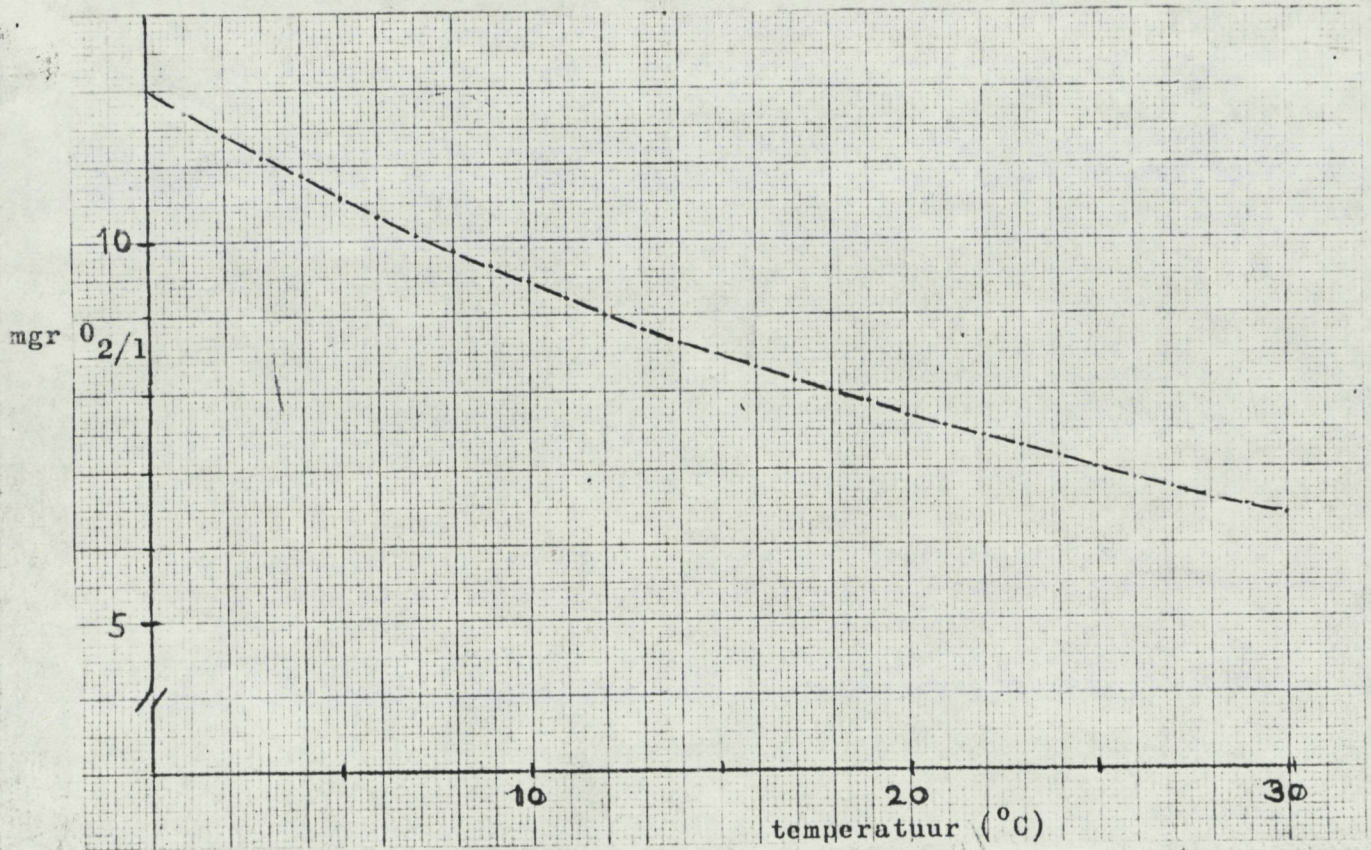
_____ 1964 b. Seasonal changes in the standard rate of oxygen

- consumption of fishes. *Can.J.Zool.* 42: 189-194.
- _____ and P.S. MOOKHERJII, 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. 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 & Co, Hamburg 19. pagina's 267-271.
- EVANS, R.M., R.C. PURDIC and C.P. HICKMAN 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 Fluszkrebses. *Z. Fischerei u. Hilfswiss. (n.F.)* 3: 241-311.
- FONDS, M. 1971. The seasonal abundance and vertebral variation of *Pomatoschistus minutus minutus* and *lozanoi* (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea. *Vie et Milieu* 22 suppl., 393-408.
- 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.

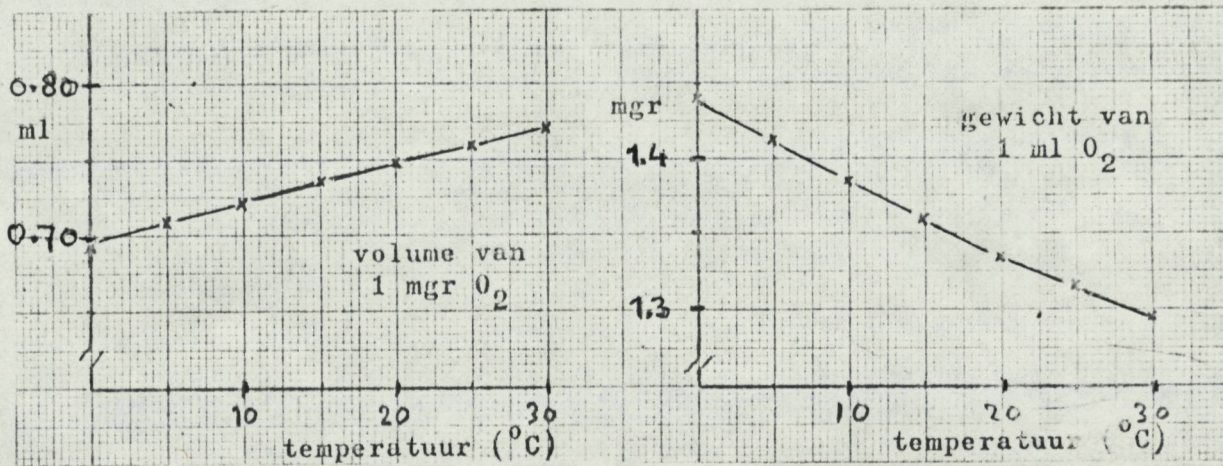
- , 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. In: Thermobiology, A. H. ROSE ed. Academic Press Inc. London. pagina 375-409.
- JOB, S.V. 1955. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Publ. Ont. Fisf. Res. Lab. no 73. Univ. Toronto Biol. Ser. no. 61.
- JONES, D. & P.J. MILLER, 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 : 1689-1728.
- PRITCHARD, A. W., E. FLOREY & 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.
- SMITH, 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.



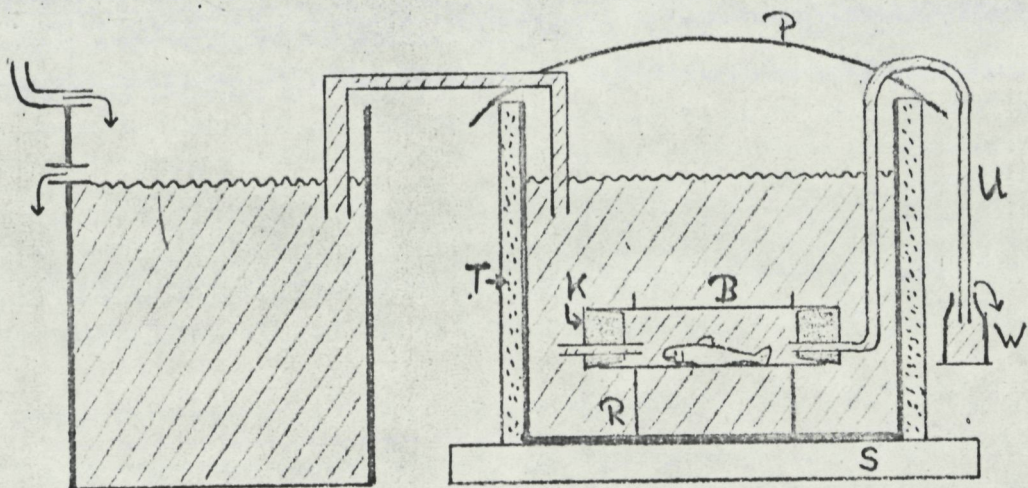
Figuur 1. Het basaal metabolisme, het actief metabolisme en de "scope for activity" (in mgr O_2 per uur) bij twee verwante zalmsoorten zijn uitgezet tegen de temperatuur. De optimale temperaturen blijken niet samen te vallen door het verschillende verloop van het actief metabolisme. Naar Brett, 1956,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



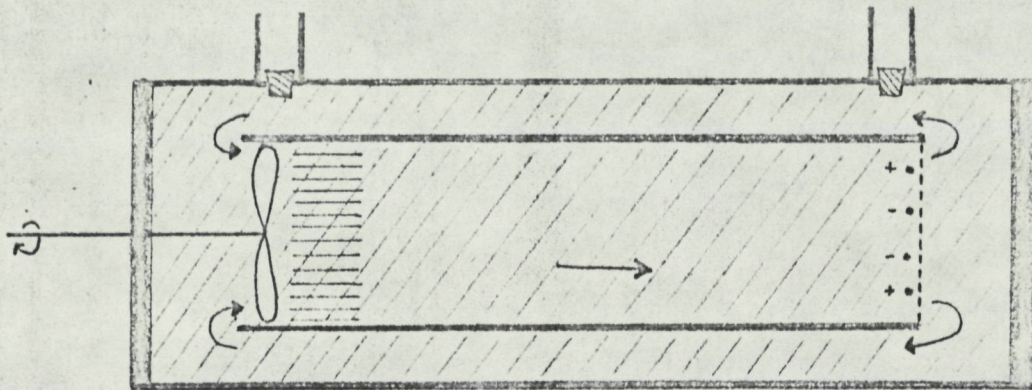
Figuur 2. De hoeveelheid zuurstof (in mgr O_2 per liter), die bij verzadiging is opgelost in zeewater met een zoutgehalte van 29‰ S, bij verschillende temperaturen. (luchtdruk 760 mm Hg, zuurstofgehalte van de lucht: 21%)



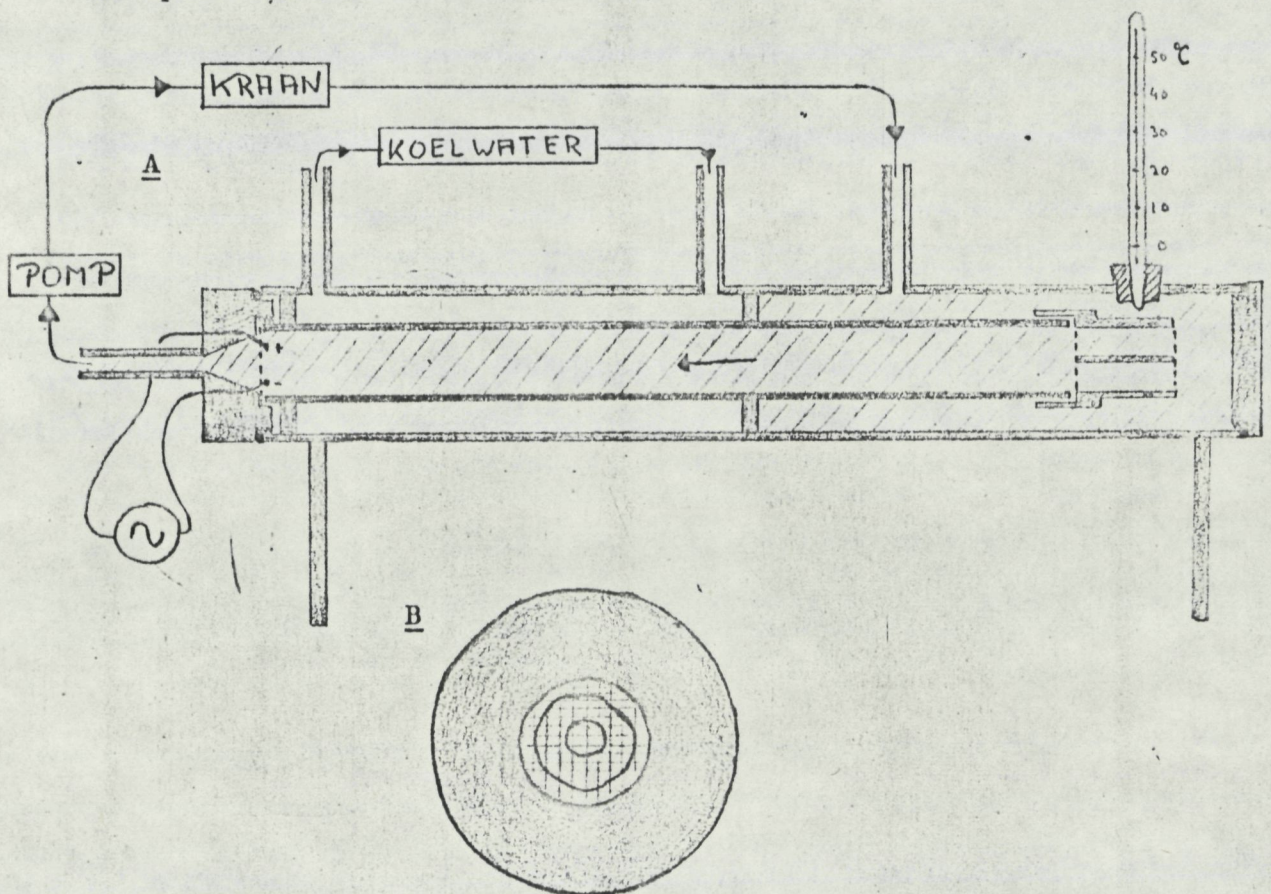
Figuur 3. De relatie tussen het volume en het gewicht van resp. 1 mgr zuurstof en 1 ml zuurstof bij verschillende temperaturen.



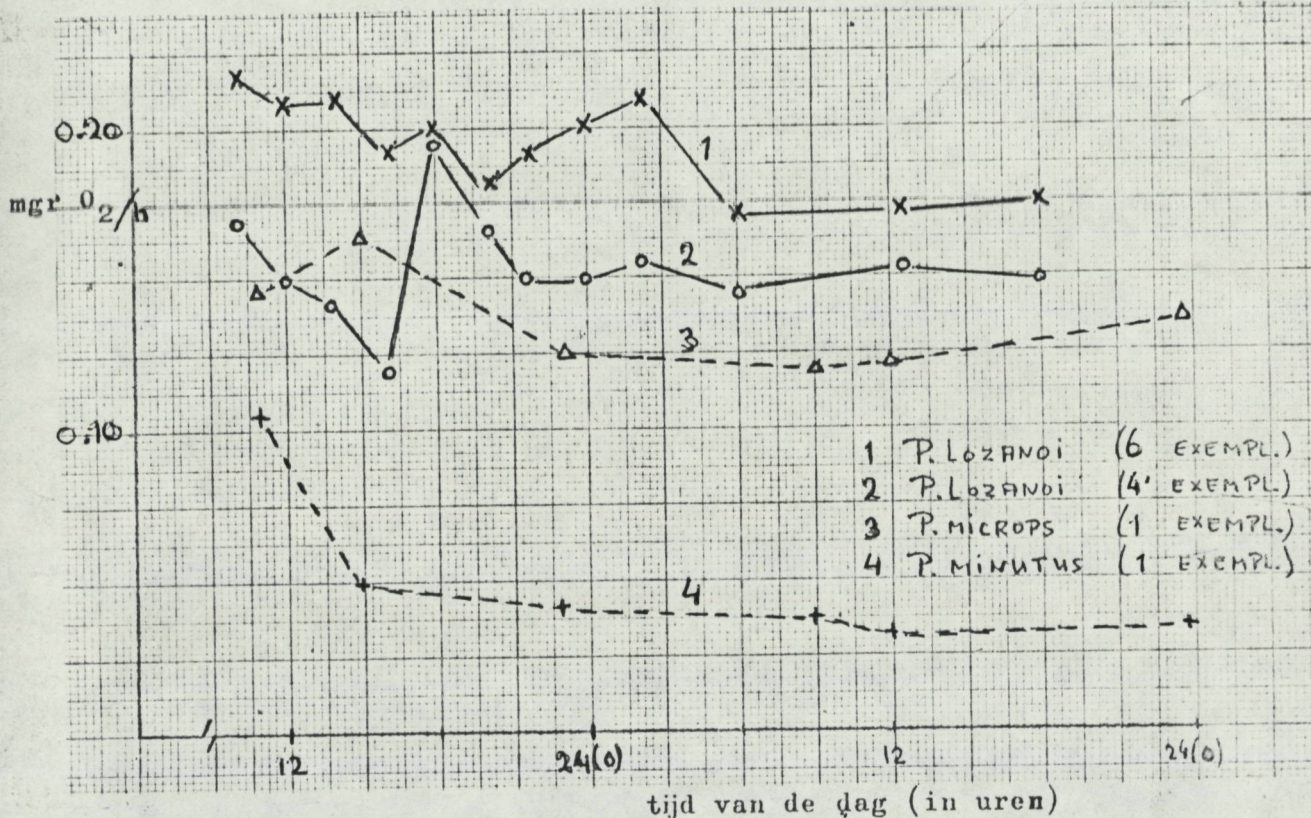
Figuur 4. Een schematische voorstelling van de opstelling die gebruikt werd om het standaard metabolisme te meten. Voor verklaring van de letters, zie tekst. De tekening is niet op schaal.



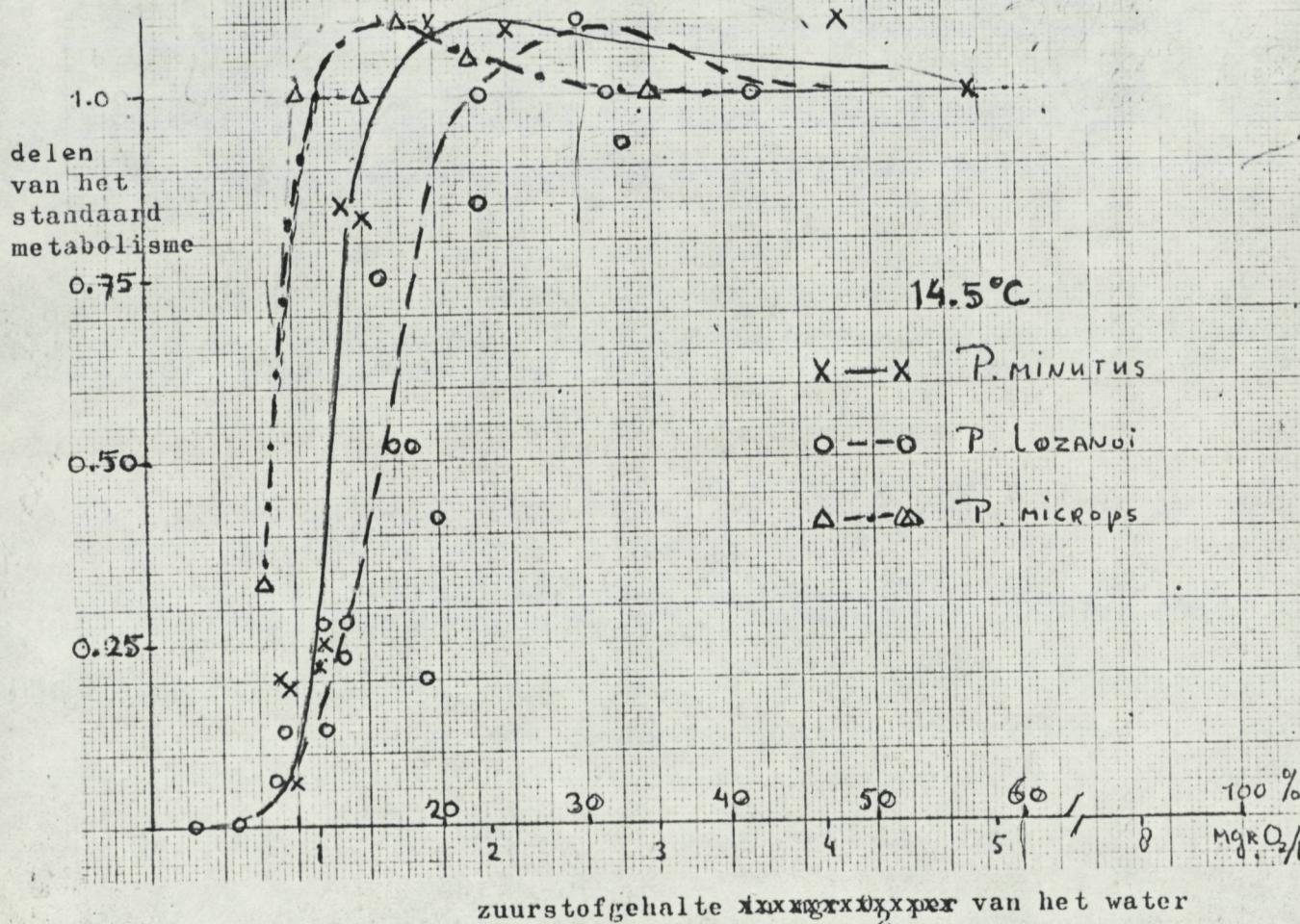
Figuur 5. Een schematische voorstelling van de Blazka respirometer. Voor verklaring van de tekening, zie tekst. De tekening is niet op schaal.



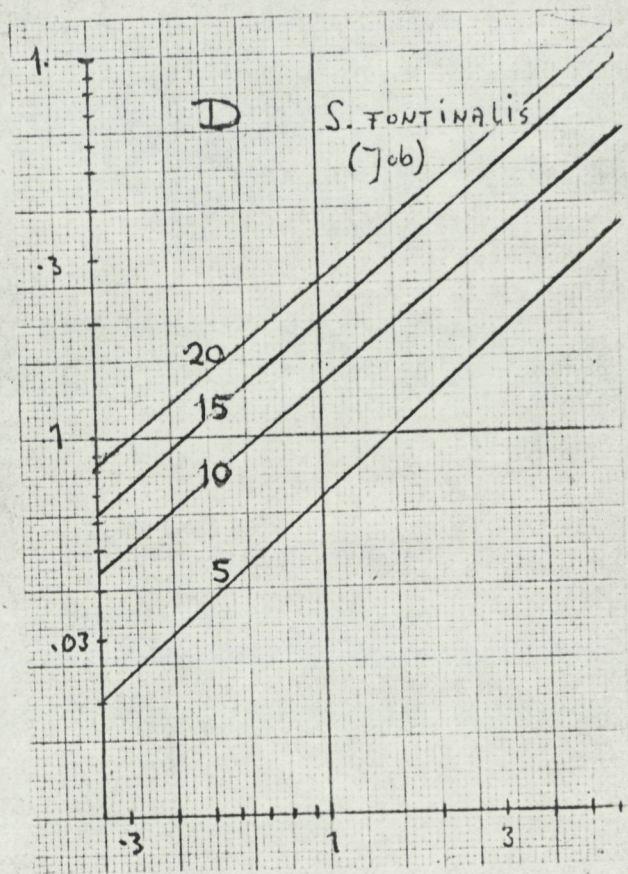
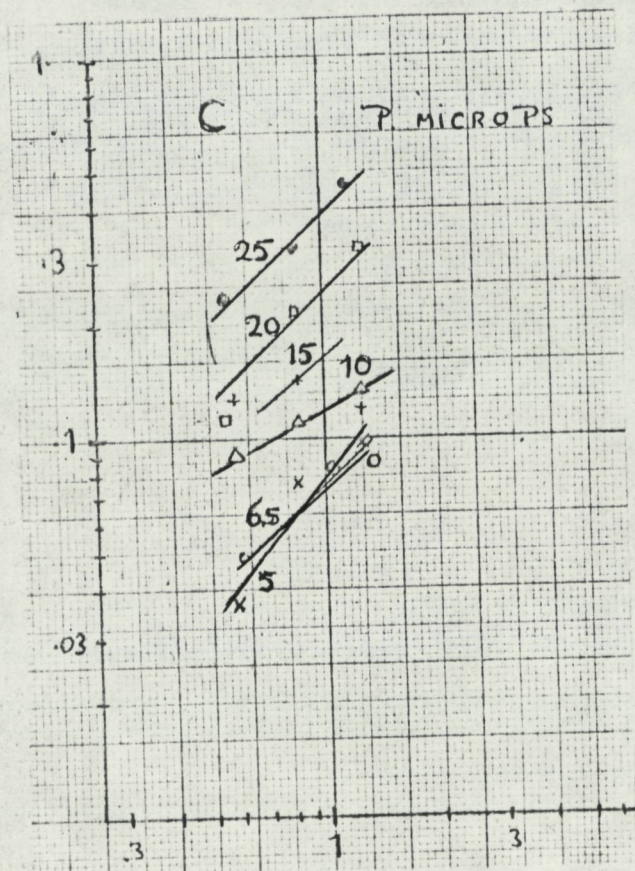
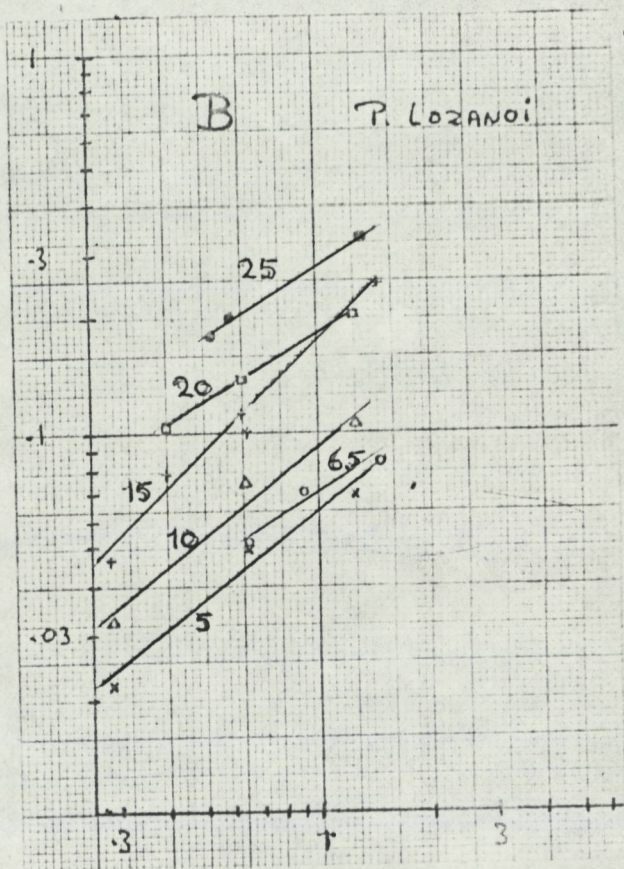
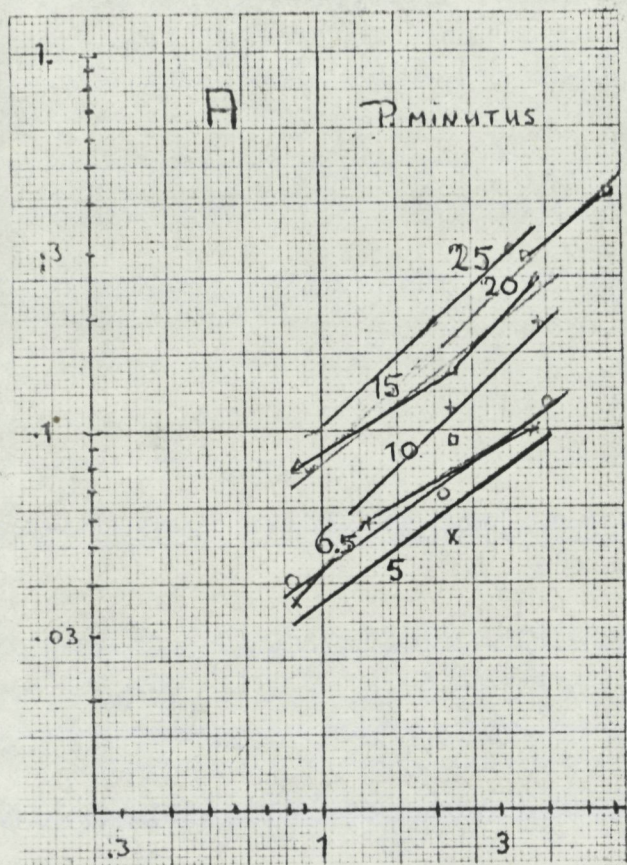
Figuur 6A. Een schematische voorstelling van de gebruikte respirometer. Voor verklaring van de tekening, zie tekst. Schaal 1:3.
 6B. Zijaanzicht van het linkerschroefdeksel (fig. 6A) van de respirometer. De twee cirkelvormige electroden op het gaasje, middenin het deksel, zijn aangegeven. Schaal 2:3.



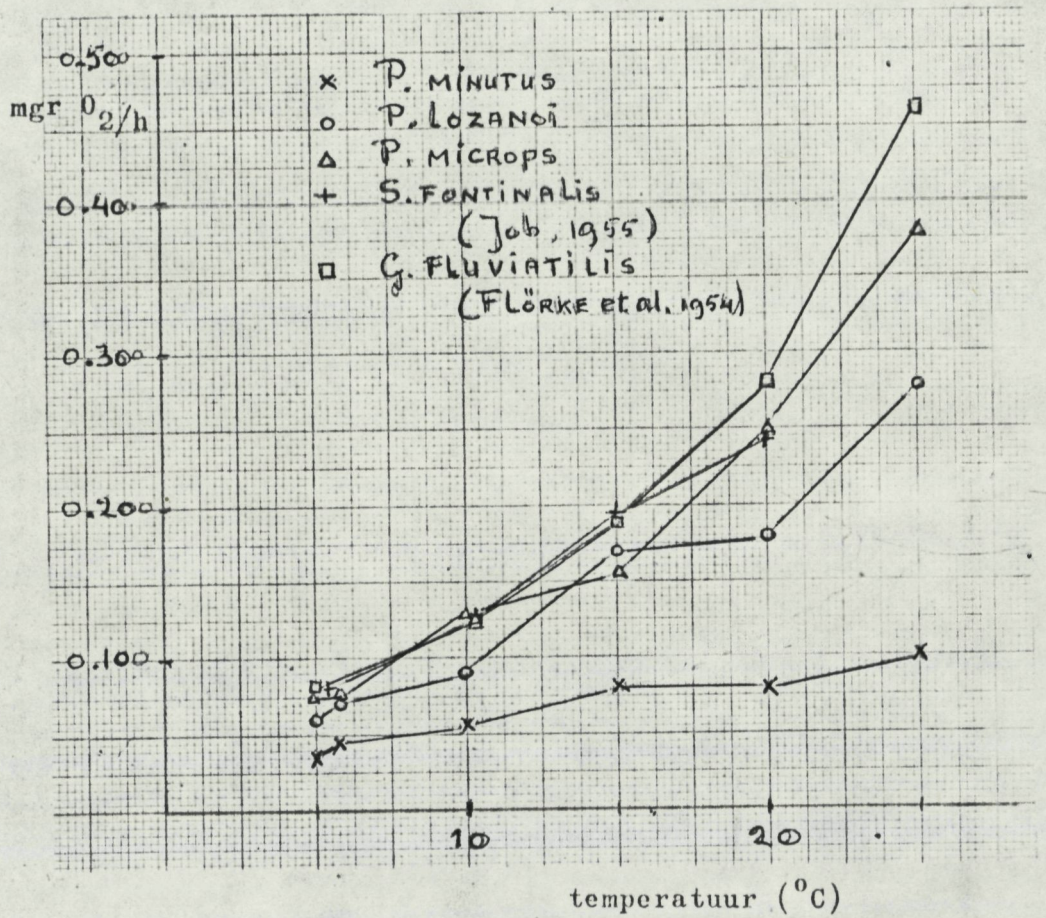
Figuur 7. Enkele voorbeelden van het verloop van de zuurstofopname (in mgr O_2 per uur) in de tijd bij solitaire vissen (lijnen 3 en 4) en bij groepjes van 6 (lijn 1) en 4 (lijn 2) exemplaren.



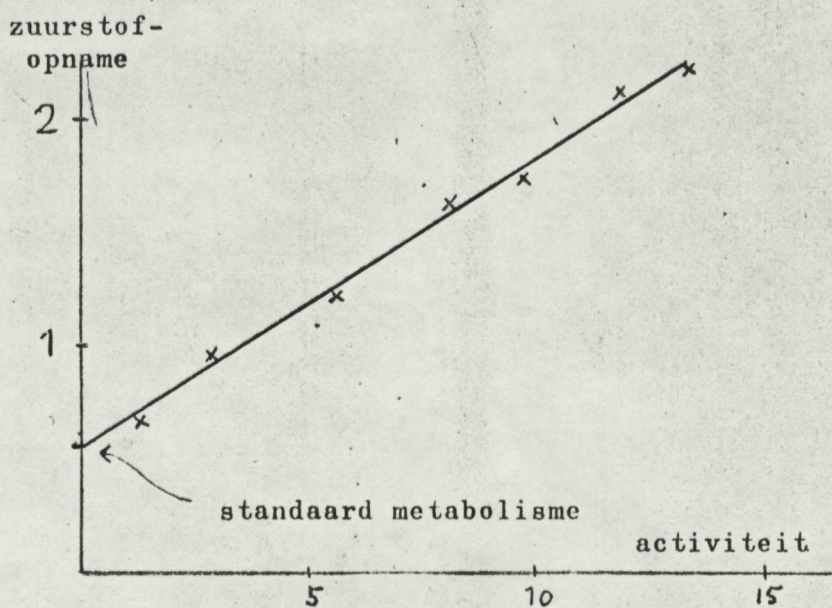
Figuur 8. De zuurstofopnamesnelheid (uitgedrukt in delen van het standaard metabolisme) in relatie tot het zuurstofgehalte van het water (in procenten t.o.v. verzadiging en in mgr O_2 per liter)



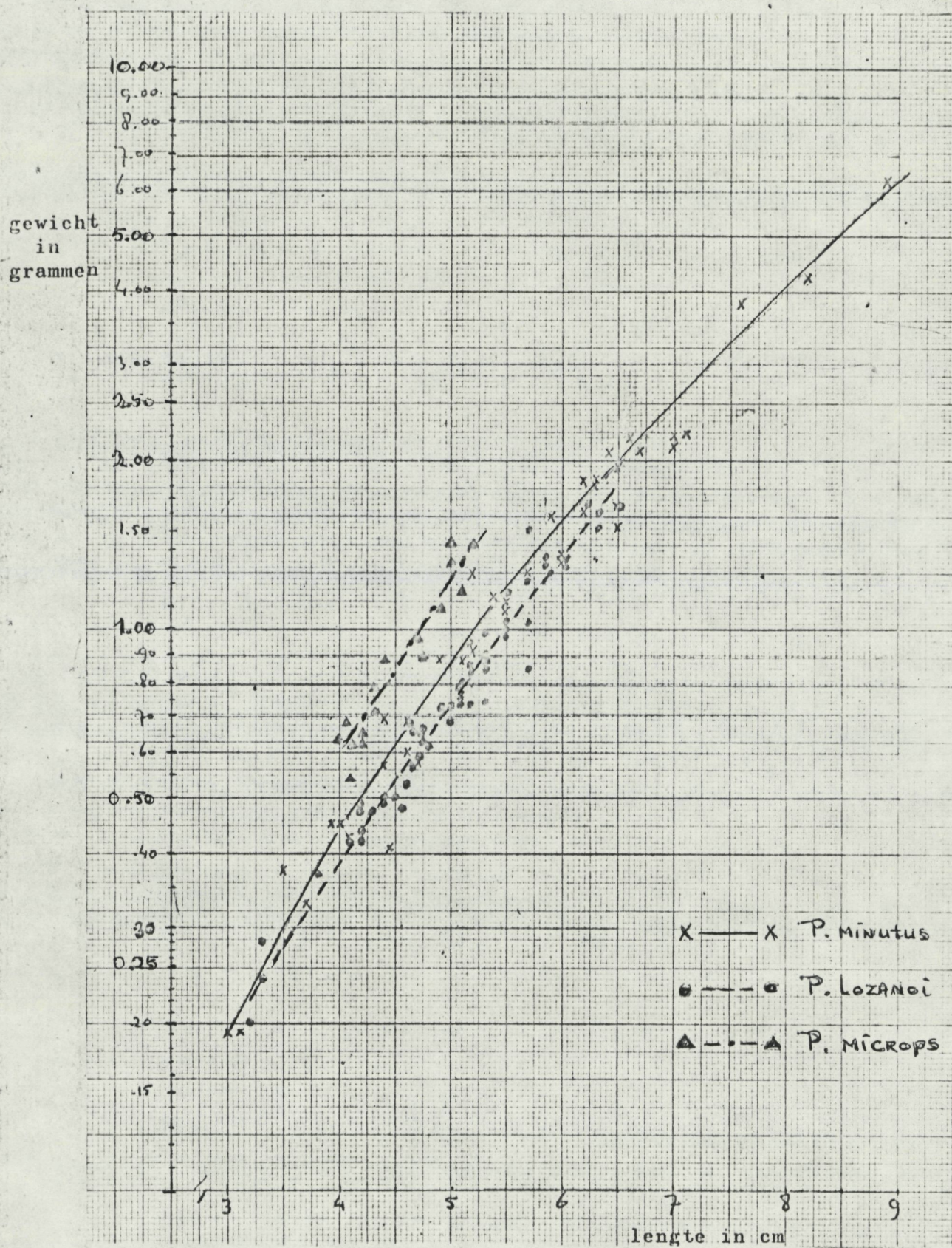
Figuur 9. De zuurstofconsumptie ~~xan~~ (in mgr O_2 per uur, logaritmisch) van *P. minutus*, *P. lozanoi* en *P. microps* is uitgezet tegen het gewicht van de vissen (in grammen, logaritmisch). De cijfers bij de lijnen geven de overeenkomstige temperaturen aan. Figuur 9D geeft weer de geëxtrapolerde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



Figuur 10. De zuurstofopname (in mgr O_2 per uur) van *P. minutus*, *P. lozanoi*, *P. microps*, *Salvelinus fontinalis* en *Gobius fluviatilis* bij verschillende temperaturen. Vergeleken 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.



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