

Onderzoekingen aangaande het metabolisme van een-jarige
schollen (*Pleuronectes platessa* L.).

door

A.J. Lever

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1974 - 3

13083

THE UNIVERSITY OF CHICAGO
LIBRARY

PHYSICS DEPARTMENT

1957

1957

PHYSICS DEPARTMENT

LIBRARY

UNIVERSITY OF CHICAGO

Onderzoekingen aangaande het metabolisme van een-jarige
schollen (*Pleuronectes platessa* L.).

door

A.J. Lever

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1974 - 3

Onderzoekingen aangaande het metabolisme van een-jarige
schollen (*Pleuronectes platessa* L.).

door

A.J. Lever

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary	1
Samenvatting	2
II. Inleiding	2
III. Methode	5
IV. Resultaten	9
V. Conclusies	13
VI. Discussie	14
VII. Literatuur	19
Enkele aanvullende opmerkingen (M. Fonds).	21
Figuren	

I. SUMMARY

- 1) The respiratory scope for activity of one year old plaice, in relation to temperature, reaches a maximum at about 19^o C.
- 2) The respiratory maintenance costs, defined as the ratio of Standard oxygen consumption in resting fish to the maximum oxygen consumption of active fish (Standard as % of active) increases with the temperature, especially at temperatures above 18^o C.

- 3) Favourable temperature conditions for growth and activity of young plaice maybe found where maintenance costs are relatively low and the scope for activity relatively high, that is at about 18° C.
- 4) The oxygen consumption of young plaice in air-saturated sea water, is limited at higher temperatures by limitation in the capacity of the respiratory pump.

SAMENVATTING

- 1) Het maximum van de scope for activity wordt door een-jarige schollen bereikt bij $\pm 19^{\circ}$ C.
- 2) De maintenance costs zijn minimaal bij temperaturen tussen ± 10 en $\pm 18^{\circ}$ C.
- 3) De gunstigste temperatuur voor de ontwikkeling van een dier is die temperatuur in het traject waar de maintenance costs minimaal zijn, waar de scope for activity het grootst is. Voor de een-jarige schol is dit $\pm 18^{\circ}$ C.
- 4) De zuurstofopname van de een-jarige schol wordt bij hogere temperaturen beperkt door de hoeveelheid water die door het ventilatie-systeem aan de kieuwen gepresenteerd kan worden, althans bij een zuurstof-gehalte boven de 80 % verzadiging.

II. INLEIDING

Bij een onderzoek naar het metabolisme van poikilotherme dieren in een aquatisch milieu zijn er twee factoren die onmiddellijk op de voorgrond treden. Ten eerste de, voor poikilothermen karakteristieke, relatie tussen hun metabolisme en de temperatuur. En ten tweede de, voor het aquatische milieu karakteristieke, relatie tussen temperatuur en oplosbaarheid van het, voor het metabolisme onmisbare,

zuurstof in het water (MOORE, 1958; TAIT, 1968).

Het metabolisme van deze dieren neemt, binnen zekere grenzen, bij hoger wordende temperatuur, exponentieel toe. Na een bereikt maximum neemt het metabolisme snel af, terwijl de dood volgt boven een bepaalde lethale temperatuur, als gevolg van verstoring van enzymactiviteiten, de waterhuishouding, e.d. (TAIT, 1968; SCHEER, 1963).

Het metabolisme kan onderscheiden worden in een basaalmetabolisme en een actiefmetabolisme. Onder het basaalmetabolisme wordt verstaan de stofwisseling die plaats heeft als het dier in rust is, het vindt zijn oorzaak in het feit dat ook in rustende dieren structuurvernieuwingen plaatsvinden, terwijl ook de primaire levensfuncties (ademhaling, bloedsomloop, e.d.) energie vereisen. Het actiefmetabolisme treedt op als het organisme een of andere vorm van activiteit ontplooit (BEENAKKERS, 1971).

De snelheid van de zuurstofconsumptie kan, eventueel in combinatie met de koolzuur-afgifte in het respiratoir-quotient, een indruk geven van de energieomzetting in een bepaald dier. Het respiratoir-quotient kan veranderen wanneer verschillende stoffen (vetten, eiwitten, koolhydraten, enz.) als brandstof gebruikt worden, of onder extreme omstandigheden, zoals bijvoorbeeld zuurstoftekort (anaerobe ademhaling). Onder normale omstandigheden verandert het respiratoir-quotient nauwelijks en daarom wordt veelal de zuurstofconsumptie als maat genomen voor het metabolisme.

In dit onderzoek, dat in het kader staat van een onderzoek naar de ecologie van jonge scholletjes in de Noordzee en in de Waddenzee, is een poging gedaan de relatie te vinden tussen ademhaling en de watertemperatuur. Daartoe werden bij een aantal temperaturen waarnemingen gedaan aan de zuurstof-opname van rustende vissen (het rustmetabolisme, de laagste waarde die bij

een bepaalde temperatuur gevonden wordt, wordt door JOB (1955) standaardmetabolisme genoemd en is een benadering van het basaalmetabolisme) en aan vissen die, gedwongen, maximaal actief waren. Het verschil tussen de beide, bij een bepaalde temperatuur, gevonden waarden is een maat voor de ademhalingsreserve voor activiteit, aangezien het basaalmetabolisme ook deel uitmaakt van het actiefmetabolisme (JOB, 1955). Deze correlatie is door FRY (1957) "scope for activity" genoemd. Bij vissen kan de zuurstofopname beperkt worden door de hoeveelheid in het water aanwezige zuurstof en/of door de maximale hoeveelheid water die aan de kieuwen gepresenteerd kan worden (FRY, 1957). Daar deze beperking, bij stijgende temperatuur, logischerwijs eerder bij het actiefmetabolisme optreedt dan bij het rustmetabolisme, terwijl bovendien het actiefmetabolisme aanvankelijk sneller toeneemt dan het rustmetabolisme, is het aannemelijk dat met behulp van de scope for activity een temperatuur is vast te stellen waarbij de arbeidsreserve van een bepaalde diersoort het grootst is.

Een andere benaderingswijze, ook van JOB (1955), is de bepaling van de zg. "maintenance costs", waarbij het percentage berekend wordt dat het basaalmetabolisme uitmaakt van het maximaal-actiefmetabolisme.

Van beide benaderingswijzen, scope for activity en maintenance costs, zal gebruik worden gemaakt bij de interpretatie van de gegevens die verkregen zijn bij experimenten met een aantal éénjarige schollen.

III. METHODE

Voor de bepaling van het zuurstofverbruik werd gebruik gemaakt van een ronde respirometer. Deze is opgebouwd uit twee perspex cilindrs ($9\frac{1}{2}$ cm hoog) waarvan de kleinste (straal 15 cm) binnen de grootste (straal 22 cm) geplaatst is. Het geheel wordt afgesloten door een perspex bodem en een perspex deksel, waarin enige openingen voor temperatuurmeting, aan- en afvoer van water, e.d. zijn aangebracht. In het midden van de deksel bevindt zich een opening waardoor een drijfjasje steekt waaraan schoepen bevestigd zijn die dienen om een waterstroom op te wekken. Deze circulaire waterstroom wordt door middel van horizontale spleten in de binnenste cylinder meegedeeld aan de ruimte tussen de beide cilindrs die als zwemruimte voor de vissen dient.

Bij waarnemingen aan het rustmetabolisme bedroeg de omwentelings-snelheid van de schoepen niet meer dan 20 - 30 toeren per minuut (stroomsnelheid \pm 10 cm/sec., de vissen lagen daarbij rustig op de bodem en vertoonden nauwelijks enige activiteit). Bij waarnemingen aan het actiefmetabolisme wordt deze snelheid opgevoerd tot 90 - 120 toeren per minuut (stroomsnelheid \pm 45 cm/sec.), waardoor de vissen gedwongen werden tegen een stroom in te zwemmen, die zo snel was, dat de vissen langzaam werden teruggedreven. In verband met het feit dat platvissen zich bij toenemende stroomsnelheid plegen vast te zuigen aan de bodem, werden hierop perspex ringen aangebracht. Deze maakten het vast zuigen zo goed als onmogelijk. De hele respiratie kamer is geplaatst in een bak (68 x 60 cm en 16 cm waterhoogte) met zeewater waarin door middel van een afvoer een waterniveau gehandhaafd werd, dat hoger was dan de respiratiekamer zelf. De wateraanvoer geschiedde door middel van een pomp uit een onder de waterbak geplaatst waterreservoir, waarin het water uit de boven-

genoemde afvoer ook weer terecht kwam. Met behulp van een afsluitbare hevel werd ook direct water vanuit de respiratiekamer naar het waterreservoir geheveld, waardoor de waterverversing in de respiratiekamer gewaarborgd was (zie Fig. 1). De temperatuurs-regulatie geschiedde door middel van koeling respectievelijk verwarming van het zeewater in het waterreservoir, waar ook de doorluchting plaatsvond.

De waarnemingen werden gedaan in een gesloten kamer. Voor het begin en aan het einde van de waarnemingen werden vijf watermonsters genomen waarvan met behulp van de Winkler-methode het zuurstof-gehalte bepaald werd (methode volgens CARRIT & CARPENTER, 1966). Bij alle temperaturen zijn ook blanco-waarnemingen gedaan (dus zonder vissen), om het eigen zuurstofverbruik van de respiratiekamer te bepalen. Dit eigen verbruik werd in mindering gebracht op de gemeten zuurstof-consumptie van de vissen.

Tijdens de waarnemingen werd met behulp van een zuurstof-electrode, die verbonden was met een meter en een schrijver, de afname van het zuurstofgehalte in de kamer gevolgd. Hierdoor was het mogelijk eventuele foutieve waarnemingen op het spoor te komen en mogelijke veranderingen in zuurstofopname-snelheid van de vissen te registreren. Exacte waarnemingen van het zuurstofgehalte met behulp van de zuurstof-electrode waren niet mogelijk, omdat voortdurend kleine verschillen werden gevonden ten opzichte van de Winkler-titraties en omdat de apparatuur nogal storingsgevoelig was.

De duur van de experimenten varieerde van 1/4 tot 5/4 uur, afhankelijk van de temperatuur en het soort waarneming (rust of actief) dat gedaan werd. Er werd op gelet dat het zuurstofgehalte niet onder de 80 % verzadiging kwam. Het zoutgehalte bedroeg tijdens de experimenten ± 30.8 0/00 en na 18-9-1972 door een ingreep van buitenaf 28.7 0/00.

Experimenten waarbij van een doorstroomsysteem gebruik gemaakt werd (het water stroomt dan door een kleine opening de kamer binnen en via de hevel eruit, het verschil in zuurstofgehalte tussen het in- en uitstromende water geeft dan een maat voor de zuurstofconsumptie) stuitten op het probleem dat de doorstroomsnelheid niet goed constant te houden was en zijn daarom gestaakt. Bij de experimenten is gebruik gemaakt van twee groepen éénjarige schollen, die gevangen waren in de Waddenzee, van respectievelijk 15 en 16 exemplaren (zie Tabel I). De eerste groep vissen bestond uit 15, uit een grote groep, op lengte geselecteerde vissen. De vissen van groep 2 behoorden tot de laatst overgebleven van dezelfde grote groep vissen, waarin een grote sterfte opgetreden was, zodat deze 16 vissen tot de sterksten gerekend konden worden. Aan de eerste groep zijn waarnemingen gedaan bij 5, 10, 15 en 20° C, aan de tweede groep bij 10, 20 en 25° C. De dieren werden, nadat ze in de respiratie-kamer waren gebracht, gedurende tenminste een week geacclimatiseerd bij de laagste temperatuur. Bij verhoging van de temperatuur, werd de dieren tenminste 60 uur rust gegund. Bij de laagste temperaturen (5 en 10° C.) werd tijdens de waarnemingsperiode van vier à vijf dagen niet gevoerd, bij de andere temperaturen werd zo af en toe licht gevoerd, terwijl binnen 18 à 20 uur daarna geen waarnemingen gedaan werden. Deze voorzichtigheid werd betracht omdat de vissen na voedselopname een duidelijke verhoging van de zuurstofconsumptie vertoonden. Tijdens de acclimatiesatieperioden tussen de verschillende waarnemingsperioden werd goed gevoerd. Alle waarnemingen zijn overdag gedaan, aangezien proef- waarnemingen in de avonduren uitwezen dat de vissen dan minder goed in rust waren dan overdag. Ook bleek het onmogelijk om nadat een waarneming gedaan was van de zuurstof-opname van actieve vissen, nog waarnemingen te doen van de rustademhaling,

Tabel I

Lengten en gewichten van de gebruikte vissen (zie ook Fig. 7).

<u>Groep I</u>		<u>Groep II</u>	
<u>Lengte (cm)</u>	<u>Gewicht (g)</u>	<u>Lengte (cm)</u>	<u>Gewicht (g)</u>
9.0 ± 0.2	6.5	7.7	9.3
—	6.6	8.1	9.7
—	6.7	8.3	9.3
—	6.7	8.9	10.2
—	6.7	9.1	10.5
—	6.9	9.3	10.3
—	6.9	9.8	10.5
—	7.0	9.9	11.0
—	7.1	10.5	10.1
—	7.2	10.6	10.0
—	7.6	10.6	10.2
—	7.7	10.6	11.1
—	7.7	10.7	12.3
—	7.9	10.7	13.2
—	8.3	11.2	13.9
—		11.3	14.9

aangezien de vissen nog gedurende lange tijd een verhoogde zuurstofconsumptie vertoonden vermoedelijk als gevolg van excitement.

IV. RESULTATEM

De resultaten zoals die in Tabel II zijn weergegeven laten zich op verschillende manieren bewerken.

Allereerst is het mogelijk om in navolging van JOB (1955) het zogenaamde standaard-metabolisme te bepalen. Men neemt daartoe bij elke temperatuur de laagst gevonden waarde van de zuurstofconsumptie van rustende dieren, aannemende dat de vissen hierbij het best in rust waren en de waarneming weinig of niet beïnvloed werd door excitement. (Het basaal-metabolisme wordt bij pelagische vissen bepaald door de gemeten zuurstofconsumptie bij verschillende graden van activiteit te extrapoleren naar de nul-activiteit. Op de grond levende vissen, zoals schollen, zijn van nature weinig actief, zodat het standaard-metabolisme gelijk gesteld kan worden aan het basaal-metabolisme). Op overeenkomstige gronden wordt voor het actief-metabolisme de hoogst gevonden waarde genomen. De resultaten hiervan zijn weergegeven in Figuur 2. Bij de vissen van groep I laat dit een gestadig toenemend standaard- en actief-metabolisme zien tot 20° C. Verdere experimenten met deze vissen werden niet gedaan, daar er bij deze temperatuur, vermoedelijk als gevolg van een ziekte, een toenemende sterfte optrad. Voor de bepaling van de respiratie bij hogere temperaturen werd een nieuwe groep vissen (groep II) ingezet. Aan deze groep werden waarnemingen gedaan bij 10, 20 en 25° C. Pogingen om bij 29° C waarnemingen te doen mislukten omdat de lethale temperatuur (door WAEDE (1954) bepaald op 28° C) werd overschreden.

De gezamenlijke resultaten van groep I en groep II laten een duidelijke exponentieel verlopende stijging zien van het standaard-metabolisme en een eveneens exponentieel verlopende stijging van het maximaal-actief-metabolisme tot ergens tussen de 15 en 20° C (vermoedelijk omstreeks 19° C), waar een maximum bereikt wordt.

Tabel II

Zuurstofconsumptie van de schollen, bij de verschillende temperaturen, uitgedrukt in $\mu\text{grat O}_2 / \text{vis}/\text{uur}$.

Datum	Rust		Actief	
	Temp.	O_2 -cons.	Temp.	O_2 -cons.
29-6-1972			5.3°C	36.9
Groep I				
3-7	5.2°C	22.3		
4-7	5.5	19.9	5.5	55.2
5-7	6.5	21.6	6.0	49.9
6-7	5.7	18.7	5.8	59.6
7-7	5.5	19.6	5.5	61.7
11-7	10.3	37.7	10.3	87.5
12-7	10.2	32.3	10.3	73.5
13-7	10.3	39.7	10.3	91.1
14-7	10.3	33.2	10.3	86.6
17-7	15.5	45.3	15.5	118.2
18-7	15.5	48.8	15.5	116.4
19-7	15.5	50.1	15.5	111.6
22-7	19.8	65.5	19.9	144.3
23-7	19.8	74.9	19.9	146.5
24-7	19.8	99.0	19.8	151.8
Groep II				
29-8	10.3	43.3	10.3	144.8
30-8	10.3	54.8	10.3	129.8
5-9	20.1	99.7	20.3	242.4
11-9	20.2	151.2	20.2	248.1
12-9	20.1	157.6	20.0	306.4
13-9	20.1	109.8	20.1	233.4
20-9	25.0	163.8	25.2	245.6
21-9	25.5	162.7	25.0	296.8
22-9	25.2	178.3	25.3	204.6

(Ook overlappen de waarnemingen van het maximaal-actief-metabolisme bij 20 en 25° C elkaar duidelijk, iets wat bij de voorgaande stappen van 5° nooit het geval was). Een andere, als controle uitgevoerde bewerking, is de bepaling van de gemiddelde waarden voor het zuurstofverbruik van zowel de rust- als de maximaal-actief-ademhaling bij de verschillende temperaturen. De resultaten hiervan verschillen niet essentieel van die van de voorgaande bewerking (Figuur 3). Alleen zijn de waarden voor het zuurstof-verbruik van de rustende en de maximaal actieve vissen logischerwijze dichter bij elkaar komen liggen.

Scope for activity

Een voortgezette bewerking is die waarbij de scope for activity bij de verschillende temperaturen wordt bepaald (Figuur 4). Dit geeft bij de vissen van groep I een stijging te zien van het zuurstofverbruik ten behoeve van de arbeid tot 20° C. De waarnemingen aan de vissen van groep II laten een top zien bij ongeveer 19° C (een extrapolatie, want tussen 15 en 20° C zijn geen waarnemingen gedaan).

Maintenance costs

De waarden die gevonden zijn voor de maintenance costs laten bij groep I een langzame stijging zien bij hoger wordende temperatuur. De waarden van de maintenance costs van groep II zijn van 10 tot ergens tussen de 15 en 20° C (vermoedelijk ongeveer 18°C) tamelijk constant, terwijl daarna een sterke stijging optreedt.

Zuurstofopname-verloop

De opnamesnelheid van de zuurstof was onder alle omstandigheden en bij elke temperatuur constant, hetgeen door de, met de zuurstof-electrode verbanden, schrijver geregistreerd werd. Deze registreerde namelijk een lineaire afname van het zuurstof-gehalte van het water tijdens de experimenten.

Het verschillend verloop van de curven van de scope for activity en de maintenance costs van groep I en groep II moet naar alle waarschijnlijkheid verklaard worden door de slechte conditie van de vissen van groep I (zie Tabel III). Hierdoor werd vooral het actief-metabolisme beïnvloed, hetgeen af te leiden is uit het beeld dat verkregen wordt wanneer men de laagste en de hoogste waarden van de zuurstof-consumptie van respectievelijk rustende en maximaal actieve vissen uitzet op half-logaritmisch papier (Figuur 6A). De rechten die nu ontstaan lopen voor zover het de rust-zuurstof-opname betreft ongeveer evenwijdig aan elkaar en aan die van de zuurstof-opname van de actieve vissen van groep II (tot $\pm 19^{\circ}$ C). Alleen de rechte van de actief-zuurstof-opname van de vissen van groep I wijkt af, in die zin dat de exponentiële stijging minder snel verloopt dan in de andere gevallen.

Tabel III

Gemiddelde lengten, gewichten en conditie-factoren van de twee groepen vissen voor de aanvang (a) en na afloop (b) van de experimenten. Conditie factor = $(100 \times \text{gewicht}) : \text{lengte}^3$.

	Lengte (cm)	Gewicht (g)	Cond. factor
Groep I			
a	9.0	7.2	0.99
b	9.1	6.8	0.90
Groep II			
a	9.8	11.0	1.17
b	10.2	11.9	1.12

Een en ander wordt nog eens benadrukt door een vergelijking van de gemiddelde lengten en gewichten van de vissen van groep I en groep II voor de aanvang en na het beëindigen van de experimenten (Tabel III). Hieruit valt de slechte conditie van de vissen van groep I duidelijk af te leiden. Het feit dat de gevonden waarden van groep II hoger liggen dan die van groep I moet toegeschreven worden aan het verschil in grootte van de vissen (zie. opm. FONDS, pag. 21).

V. CONCLUSIES

De minder sterke stijging van het actief-metabolisme van de vissen van groep I ten opzichte van die van groep II kan mogelijk geweten worden aan de slechte conditie van deze dieren, die klaarblijkelijk een grote invloed had op het actief-metabolisme. Daar dit ook van invloed is op de scope for activity en de maintenance costs zullen de conclusies voornamelijk getrokken worden uit de resultaten behaald met de vissen van groep II.

a) De maximum-waarde van de scope for activity werd bereikt bij ongeveer 19° C. Dit betekent dat de jonge schollen bij die temperatuur de grootste activiteit kunnen ontplooiën ten behoeve van migratie, voedselzoeken en/of vluchtreacties.

b) De laagste waarden voor de maintenance costs worden bereikt bij temperatuur tussen $+ 10 - 18^{\circ}$ C en mogelijk ook nog bij iets lagere temperaturen. Dit betekent dat de jonge schol bij deze temperaturen het best in staat is om aan de energie-behoefte van z'n basaal-metabolisme te voldoen (hij kan immers relatief veel energie spenderen aan het zoeken van voedsel).

c) Tijdens de experimenten verliep de afname van het zuurstofgehalte van het water lineair. Daarom lijkt het waarschijnlijk dat niet de, in het water, opgeloste hoeveelheid zuurstof, maar het

respiratie-volume van de vis zelf boven $+ 20^{\circ}$ C beperkend werd voor de zuurstof-opname. Immers als het zuurstof-gehalte beperkend was geworden zou, in de gesloten kamer bij een afnemend zuurstof-gehalte de opname-snelheid van het zuurstof ook lager geworden zijn.

De bovengenoemde conclusies moeten voor zover ze exacte waarden aangeven met enige reserve bezien worden, aangezien het aantal bruikbare waarnemingen beperkt en de spreiding hierin groot is. Bovendien zijn tussen de verschillende waarnemings-temperaturen in geen waarnemingen gedaan, waardoor het exacte verloop van de verschillende curven niet vast te stellen is. Het verdient aanbeveling dergelijke proefnemingen in een kortere spanne tijds uit te voeren met een groter aantal experimenteer-opstellingen.

VI. DISCUSSIE

Bij bepalingen aan het zuurstof-verbruik treden, zeker als met een gesloten systeem gewerkt wordt, een aantal problemen op.

Allereerst volgt er bij een afnemend zuurstof-gehalte van het water, op een traject waarbij de ademhaling onafhankelijk is van het zuurstof-gehalte (de zogenaamde onafhankelijke phase), een phase waarbij de ademhaling afneemt als een functie van de partiële zuurstof-druk van de omgeving (de zogenaamde afhankelijke phase) (JOB, 1955). FRY (1957) vermeldt dat de onafhankelijke phase, afhankelijk van de vissoort kort of lang kan zijn. (Iets dergelijks wordt ook vermeld, voor het basaal-metabolisme, door BEAMISH (1964a).

Volgens FRY kan deze afname van de ademhalingsnelheid niet geweten worden aan een niet voldoende grote affiniteit van het haemoglobine voor zuurstof, aangezien de afname van de zuurstof-opname al inzet op een niveau boven de zuurstof-druk die verzadiging van het haemoglobine toelaat. Het verschijnsel van de afnemende zuurstof-

opname wordt door hem toegeschreven aan het bereiken van de maximale hoeveelheid water die door het ventilatie-systeem aan de kieuwen gepresenteerd kan worden.

Een andere reden waardoor de opname-snelheid van zuurstof verminderd zou kunnen worden is de gedurende de experimenten toenemende concentratie van koolzuur in het water. Immers wanneer de concentratie van koolzuur in het water sterk toeneemt, neemt ook de koolzuur-concentratie in het bloed toe. Dit heeft een verminderde affiniteit van het haemoglobine voor zuurstof ten gevolge, en dus ook een verminderde snelheid van zuurstof-opname. Bij maximaal actieve vissen is dit het duidelijkst, daar deze de reductie niet meer kunnen compenseren door een vergroting van hun respiratie-volume (BEAMISH, 1964b; SAUNDERS, 1962).

Zowel het bereiken van de zuurstof-afhankelijke phase, als de phase waarbij de hoeveelheid opgelost koolzuur beperkend gaat worden voor de zuurstof-opname zal een exponentiële afname van de zuurstof-consumptie tot gevolg hebben. Op grond van de resultaten kan gesteld worden dat geen van beide het geval was en dat dus alleen de hoeveelheid water die door het ventilatie systeem langs de kieuwen gevoerd kan worden beperkend voor de zuurstof-consumptie is geworden bij temperaturen boven 20° C.

Een ander verschijnsel, dat volgens SMIT et al. (1971) kan optreden bij het meten van actief-metabolisme, is het feit dat een gedeelte van de spieren anaeroob zou werken. De spieren van vissen zijn onder te verdelen in rode- en witte spieren. De eerste zouden voornamelijk aeroob functioneren, de tweede anaeroob. De eindproducten van de witte spieren zouden volgens een aantal auteurs (o.m. WITTENBERGER & DIACINE (1965), BLAZKA (1958)), weer door de rode spieren verbruikt worden. Bij zwaardere arbeid en bij

afnemend zuurstof-gehalte zou het aandeel van de witte spieren in de totale power-output groter worden, en dat van de rode spieren kleiner. Het gevolg is een grotere efficiëntie in het zuurstof-gebruik.

Als bovenstaande theorie juist is, dan vermindert dit de waarde van de scope for activity als maat voor de arbeid, daar deze gebaseerd is op de zuurstof-consumptie.

De verstoring van de waarnemingen aan de rust-ademhaling door opwinding (excitement) van de vissen, iets wat zeer gemakkelijk optreedt (FRY, 1957), is te ondervangen door een aantal waarnemingen te doen en hieruit de laagste waarde te selecteren (het standaard-metabolisme).

Bij het bepalen van het maximum van de scope for activity moet bedacht worden dat dit alleen een optimum-temperatuur oplevert voor spieractiviteit, inclusief de, als gevolg van het experiment optredende excitement. (De gevonden waarde kan echter toch als een maat voor de zuurstof-consumptie bij maximale activiteit beschouwd worden aangezien bij afneming van de excitement de daaraan "verspilde" zuurstof ten goede kan komen aan het voortbewegings-apparaat).

Er is echter geen twijfel aan dat de verschillende lichaamsprocessen (zoals ademhaling, spieren zenuw-activiteit, gonaden-aanleg, enz.) verschillende temperatuuroptima hebben. Het is dus niet onredelijk te veronderstellen dat binnen zekere grenzen, een fluctuerende temperatuur beter voor het succes van een organisme is dan een constant temperatuur, die hoewel optimaal voor enkele processen, niet optimaal is voor andere (MOORE, 1958).

Een bijkomend aspect van variërende temperaturen is dat temperatuursveranderingen in veel gevallen functioneren als een natuurlijke stimulus, die de start van een proces kan regelen

(bijvoorbeeld spawning, migratie, e.d.) (NIKOLSKY, 1963). Wanneer vissoorten, met gelijke of bijna gelijke lethale temperaturen, verschillende optimum-temperaturen voor hun arbeidsvermogen hebben, kan verwacht worden dat hun distributies verschillend zijn als gevolg van de temperatuur, onder verder ongeveer gelijke habitat-condities. De gecombineerde informatie betreffende lethale temperaturen en de temperatuur die een maximum aan activiteit toelaat, bij alle stadia van ontwikkeling van een organisme, is noodzakelijk voor een interpretatie van de temperatuur in termen van overlevingswaarde. Waar hoge temperaturen de activiteit niet beperken, kan verwacht worden dat de lethale temperaturen belangrijke factoren zijn bij de bepaling van de grenzen van de verspreiding. De temperatuur waarbij de scope for activity z'n maximum waarde bereikt, schijnt vaak gelijk te zijn aan de preferentie-temperatuur van een diersoort (J.R. BRETT, 1956).

De enige uit de literatuur bekende waarnemingen over de scope for activity van schollen zijn die van EDWARDS, FINLAYSON & STEELE (1969). Zij deden experimenten met nul-jarige schollen over een temperatuurstraject van $5 - 20^{\circ}$ C. Ze vonden een, bij toenemende temperatuur, toenemend basaal-metabolisme en een afnemend actief-metabolisme. Bij 20° C waren actief- en basaalmetabolisme bijna aan elkaar gelijk. De optimum-temperatuur die ze voor de scope for activity vonden lag logischerwijze bij 5° C en mogelijk zelfs lager. Of het verschil met de uitkomsten van het nu gedane onderzoek te wijten zijn aan het verschil in jaarklasse, fysiologisch ras of aan een andere werkwijze, is niet vast te stellen. Het laatste is evenwel het waarschijnlijkst, aangezien het zuurstof-verbruik waarschijnlijk niet altijd bij maximale activiteit gemeten is. Zij gebruikten namelijk bij alle temperaturen een water-stroomsnelheid van ± 7.5 cm/sec en een electrode om de vissen van de bodem te houden. Bij hoger wordende

temperatuur zal het arbeidsvermogen van de vissen toenemen, en dus ook het vermogen om tegen een stroom in te zwemmen, dit is door hen niet gecontroleerd.

Uit de huidige onderzoeken is gebleken dat de scope for activity bij een-jarige schollen een maximum bereikt bij ongeveer 19° C, dit houdt in dat bij zowel temperaturen hieronder als bij temperaturen hierboven de hoeveelheid voor arbeid beschikbare energie afneemt. Dit gevoegd bij het feit dat de maintenance costs van een-jarige schollen boven ongeveer 18° C duidelijk gaan toenemen leidt tot de conclusie, dat de situatie boven $18 - 20^{\circ}$ C in toenemende mate ongunstig voor hen wordt. De dieren hebben steeds meer energie (voedsel) nodig voor hun basaal-metabolisme, terwijl steeds minder energie voor activiteit beschikbaar is. Dit kan dan zijn weerslag hebben op de groei. Een en ander is natuurlijk wel afhankelijk van de voedsel-dichtheid. Is die groot dan zal een afname van de voor de activiteit beschikbare energie, bij een toenemende energiebehoefte voor het basaal-metabolisme, aanvankelijk nog niet zo'n grote rol spelen. Dit is wel het geval in voedsel-arme gebieden, of wanneer de dieren alleen gedurende bepaalde perioden in staat zijn voedselrijke gebieden te bezoeken (bijvoorbeeld platen op het Wad).

De situatie zal over het algemeen het gunstigst zijn bij die temperatuur, in het traject waarin de maintenance costs het laagst zijn (voor de schol dus $\pm 10 - 18^{\circ}$ C), waarbij de scope for activity het grootst is (in casu $\pm 18^{\circ}$ C).

VII. LITERATUUR

- BEAMISH, F.W.H., 1964a. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. III Influence of oxygen. Can. J. Zool. 42: 355-366.
- , 1964b. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. IV Influence of carbon-dioxide and oxygen. Can. J. Zool. 42: 847-856.
- BEENAKKERS, A.M.T., 1971. In: S. Dijkgraaf en H.J. Vonk. Vergelijkende Dierfysiologie I, A. Oosthoek, Utrecht.
- BRETT, J.R., 1956. Some principals in the thermal requirements of fishes. Quart. Rev. Biol. U.S.A. 31 (2): 75-87.
- CARRITT, D.E. & J.H. CARPENTER, 1966. Comparison of Currently Employed Modifications of the Winkler Method for Determining Dissolved Oxygen in Seawater; a NASCO Report. J. Mar. Res. 24 (3):.
- EDWARDS, R.R.C., D.M. FINLAYSON & J.H. STEELE, 1969. The ecology of the O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. II Experimental studies of metabolism. J. Exp. Biol. Ecol. 3: 1-17.
- FRY, F.E.J., 1957. In: M.E. Brown. The Physiology of Fishes I, Academic Press Inc., New York.
- JOB, S.V., 1955. The Oxygen Consumption of *Salvelinus fontinalis*. Publication of the Ontario Fisheries Research Laboratory, no. LXXIII. University of Toronto Biological Series 61.
- MOORE, H.B., 1958. Marine Ecology. John Wiley & Sons, Inc., New York; Chapman & Hall, Ltd. London: 17-38.
- NIKOLSKY, G.V., 1963. The Ecology of Fishes. Academic Press, London and New York.
- SAUNDERS, R.L., 1962. The irrigation of the gills in fishes II. Efficiency of oxygen uptake in relation to respiratory flow activity and concentrations of oxygen and carbon dioxide. Can. J. Zool. 40 (5): 817-862.
- SCHEER, B.T., 1963. Animal Physiology. John Wiley & Sons, Inc. 246-251.
- SMIT, H., J.M. AMELINK-KOUTSTAAL, J. VIJVERBERG & J.C. VON VAUPEL-KLEIN, 1971. Oxygen Consumption and Efficiency of Swimming Goldfish. Comp. Biochem. Physiol. 39A: 1-28.

- TAIT, R.V., 1968. Elements of Marine Ecology, an introductory course. Butterworth & Co. Ltd., London: 59-66.
- WAEDE, R., 1954. Beobachtungen zur osmotischen, chemischen und thermischen Resistenz von Scholle und Flunder. Kieler Meeresf. 10 (1): 58-67.
- WINBERG, C.G., 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Canada, transl. ser. 194.

Enkele aanvullende opmerkingen

M. Fonds

De metingen van de zuurstofopname (R) werden verricht bij twee groepen Scholletjes die verschilden in afmeting en gewicht (W).

De zuurstofopname (R) bij schollen vertoont echter een vaste relatie tot het gewicht (W) nl. $R = 0,3 W^{0,8}$ (WINBERG, 1960). Zodat het goed mogelijk is om alle gemeten waarden om te rekenen op één standaard formaat Scholletjes van

$$\text{bijv. 10 gram nl. : } R_1 : R_2 = 0,3 W_1^{0,8} : 0,3 W_2^{0,8}$$

$$\text{ofwel: } R_2 = (W_2^{0,8} : W_1^{0,8}) \times R_1$$

$$\log R_2 = 0,8 (\log W_2 - \log W_1) + \log R_1$$

Als voor W_2 genomen wordt 10 gram, dan geldt:

$$\log R_{10 \text{ gram}} = 0,8 (\log 10 - \log W_1) + \log R_1$$

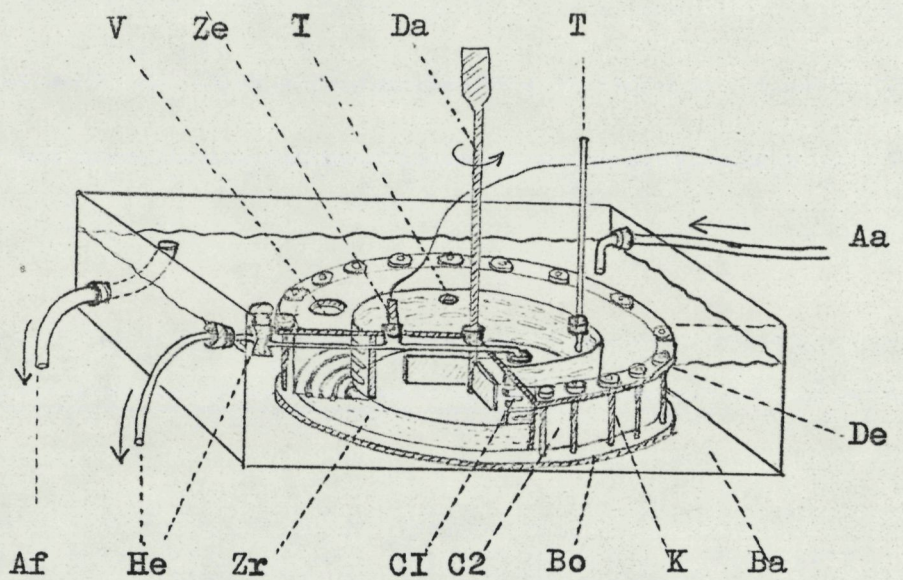
R_1 is gemeten zodat $\log R_1$ gecorrigeerd kan worden en R_{10} berekend, d.i. O_2 consumptie voor standaardschol 10 gram. De gewichten werden voor ieder scholletje afzonderlijk gecorrigeerd volgens $0,8(1 - \log W)$, en hiervan werd het gemiddelde genomen als correctiefactor : voor groep I : $\log R + 0,1167$; voor groep II : $\log R - 0,0307$.

De omgerekende O_2 -opname per uur per schol van 10 gram worden dan:

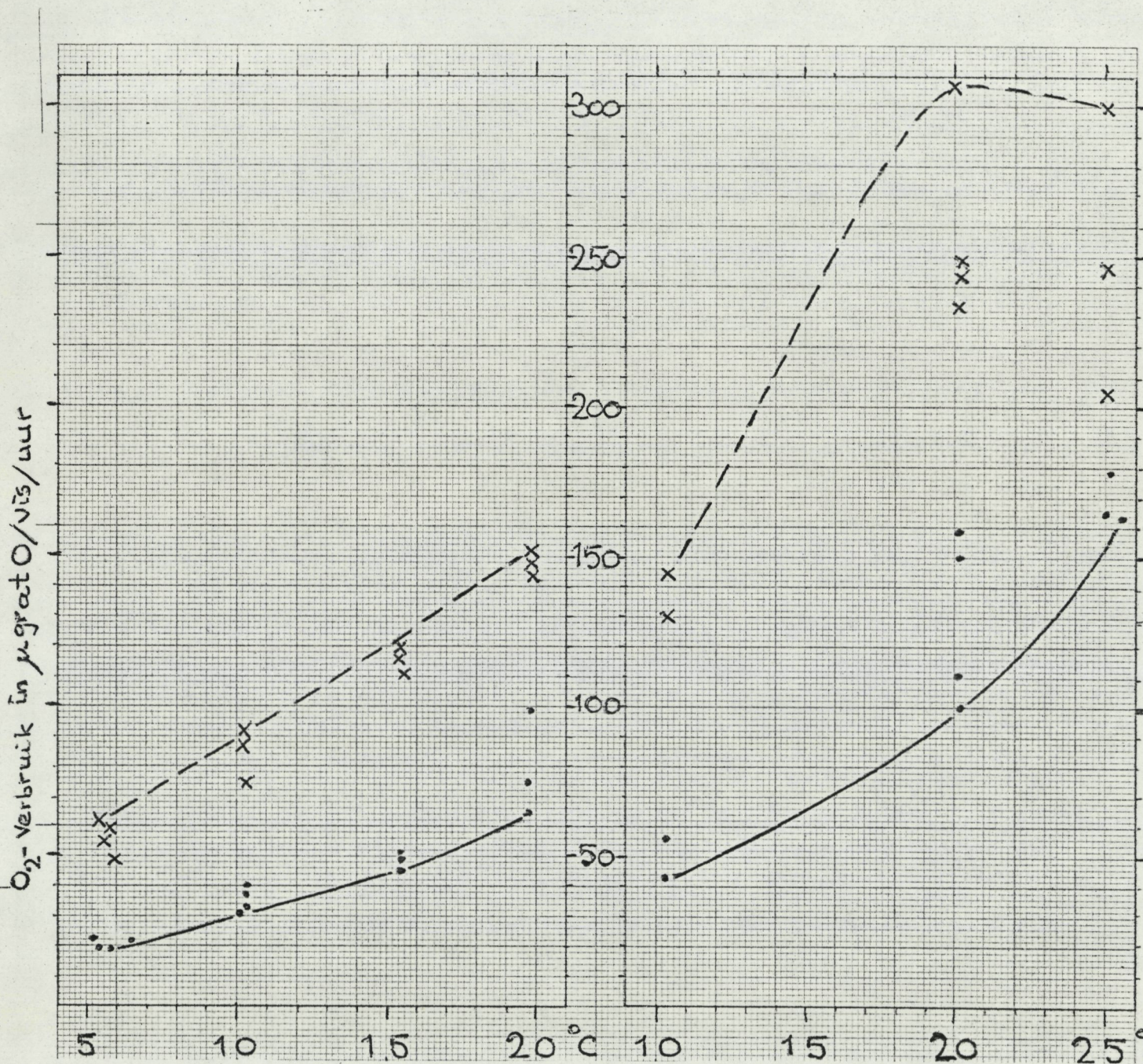
Temp. °C	Rust O_2 -opname ($\mu\text{grat0/uur/schol}_{10 \text{ gr}}$)	Actieve O_2 opname ($\mu\text{grat0/uur/schol}_{10}$)	Maintenance %
Groep I			
5,5	26,7 (26,1)	74,0 (77,0)	36 (34)
10,3	46,7 (45,0)	110,8 (115,6)	42 (39)
15,5	62,9	151,0	41,5
19,8	104,4 (91,8)	193,0	54 (47,5)
Groep II			
10,3	45,7	127,9	36
20,1	120,7 (112,0)	240,0 (247,5)	50 (45)
25,3	156,8	232,0 (252,6)	67,5 (62)

$$\log R_{\text{rust}} = 1,23 + 0,038 T (^{\circ}\text{C}); \log R_{\text{arb.}} = 1,78 + 0,026 T (^{\circ}\text{C})$$

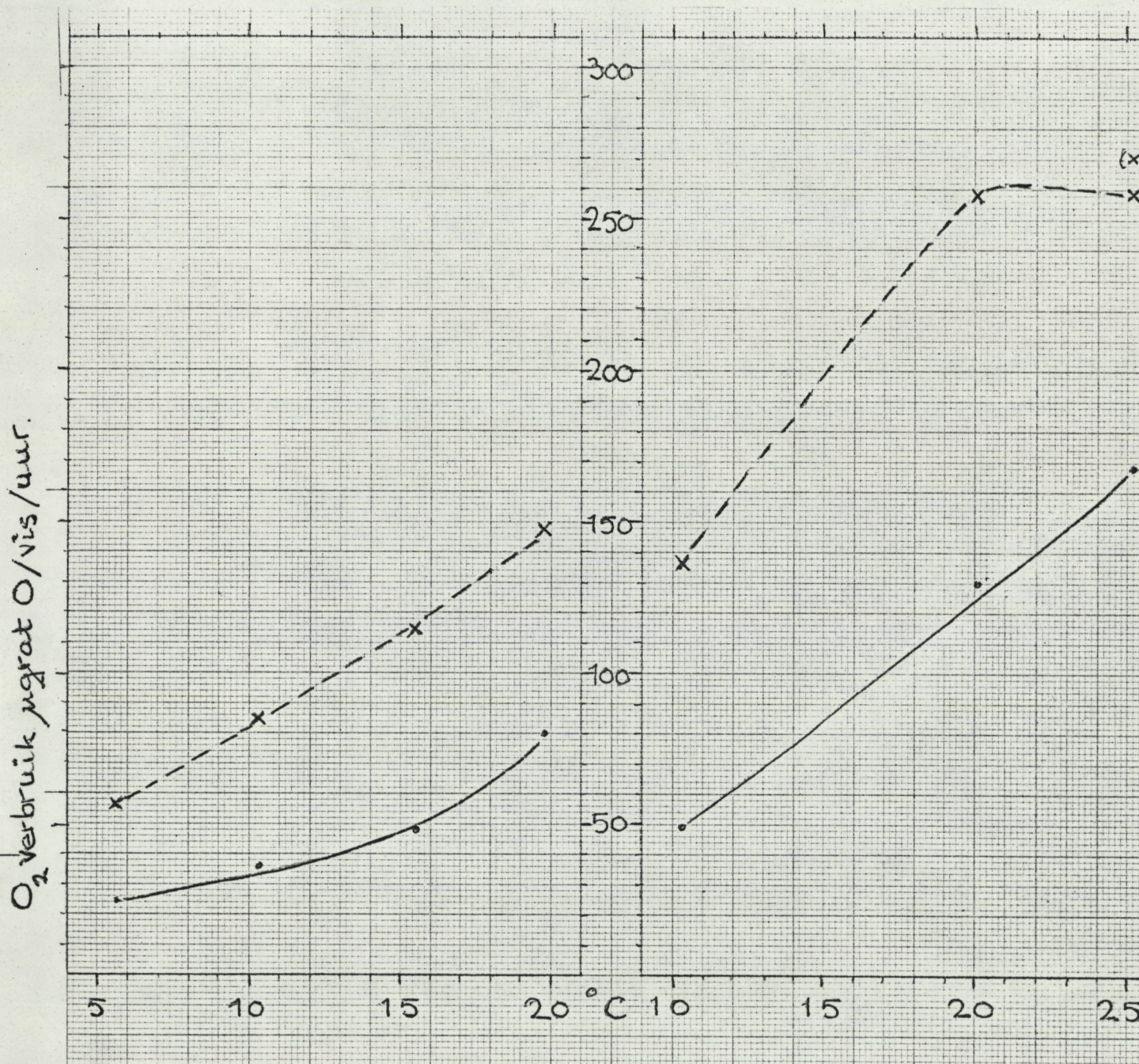
Tussen haakjes de waarden als van rust de hoogste gemeten waarde en van actief de laagste gemeten waarde weggelaten werd. Zie verder Figuur 7.



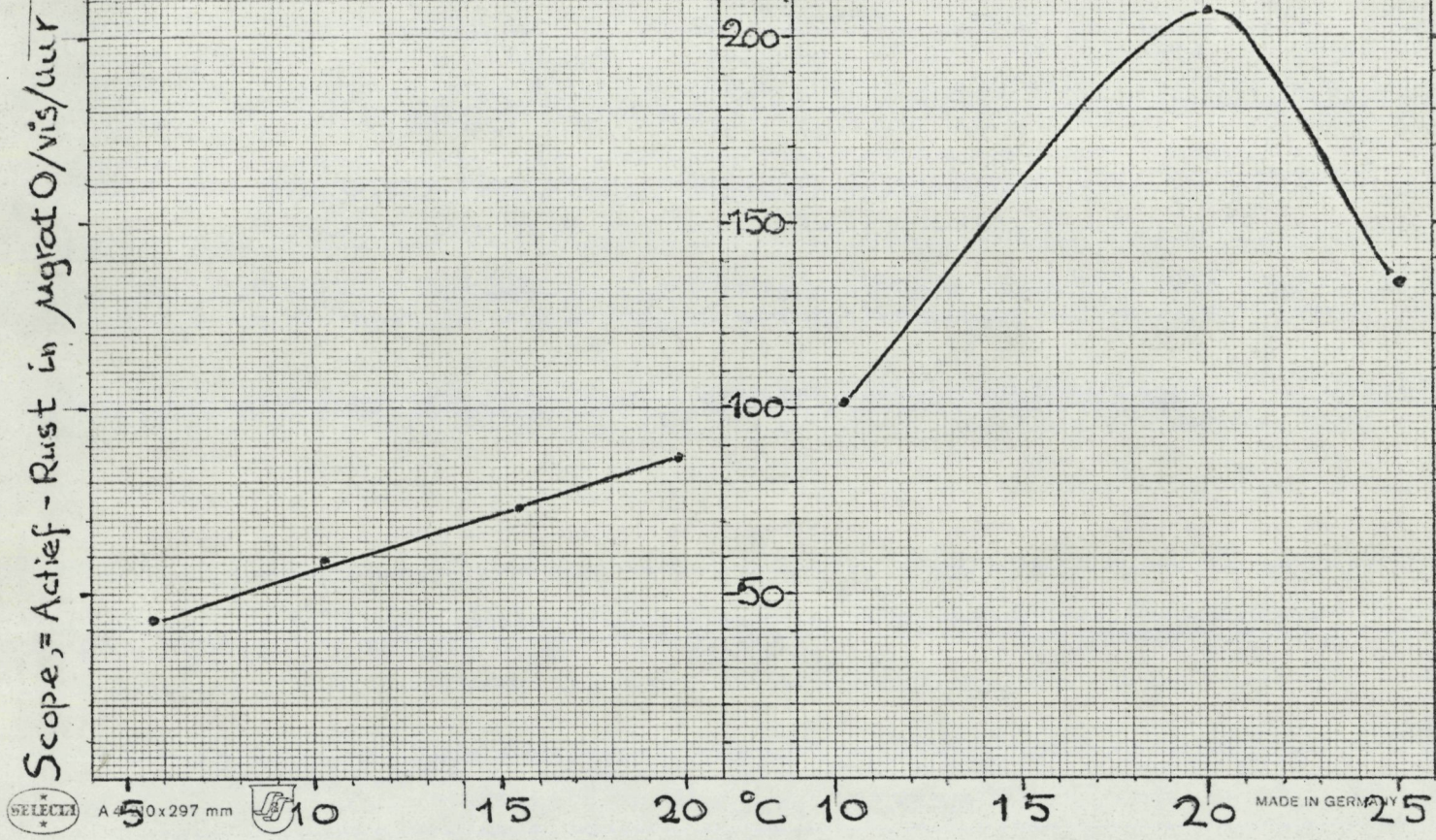
Figuur 1. De respiratie kamer. Een kwart deel van het deksel en van de cylinders is weggelaten, teneinde het inwendige te zien. Aa = Wateraanvoer van de bak; Af = waterafvoer uit de bak door overloop; Ba = Bak; Bo = bodem van de kamer; C1 = binnenste cylinder met horizontale spleten; C2 = buitenste cylinder; De = deksel van de kamer; Da = drijf-as met schoepen; He = hevel met afsluitkraan voor waterafvoer uit de kamer; I = instroomopening van de kamer; K = klemschroeven voor afsluiting van het deksel op de kamer; T = thermometer; V = voederopening; Ze = zuurstof electrode; Zr = zwemruimte voor de vissen met opgeplakte ribbels op de bodem.



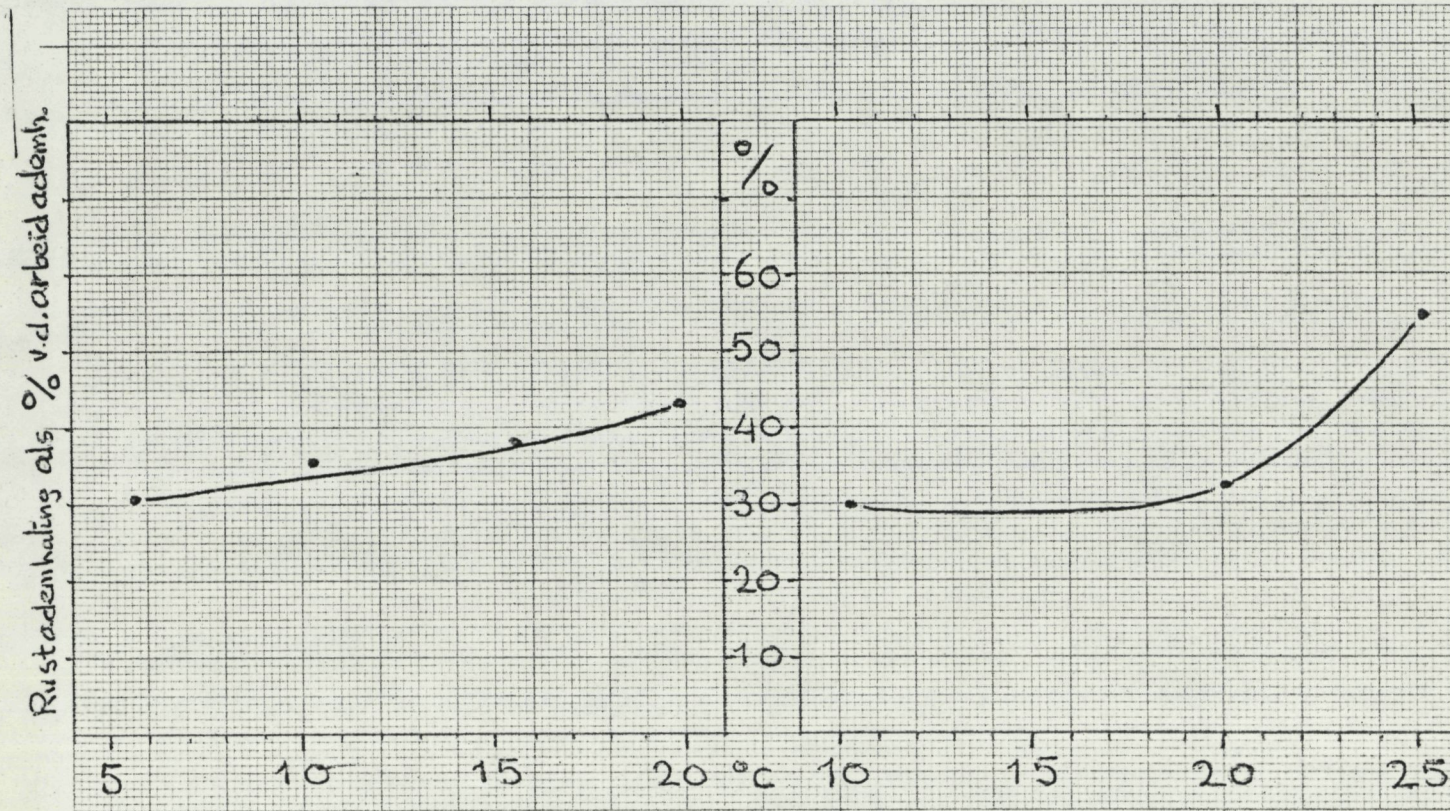
Figuur 2. De relatie tussen temperatuur en zuurstofverbruik (µgrat O/vis/uur). Verbonden zijn de hoogste- en laagste- gemeten waarden van metingen bij resp. maximaal actieve- en rustende vissen.



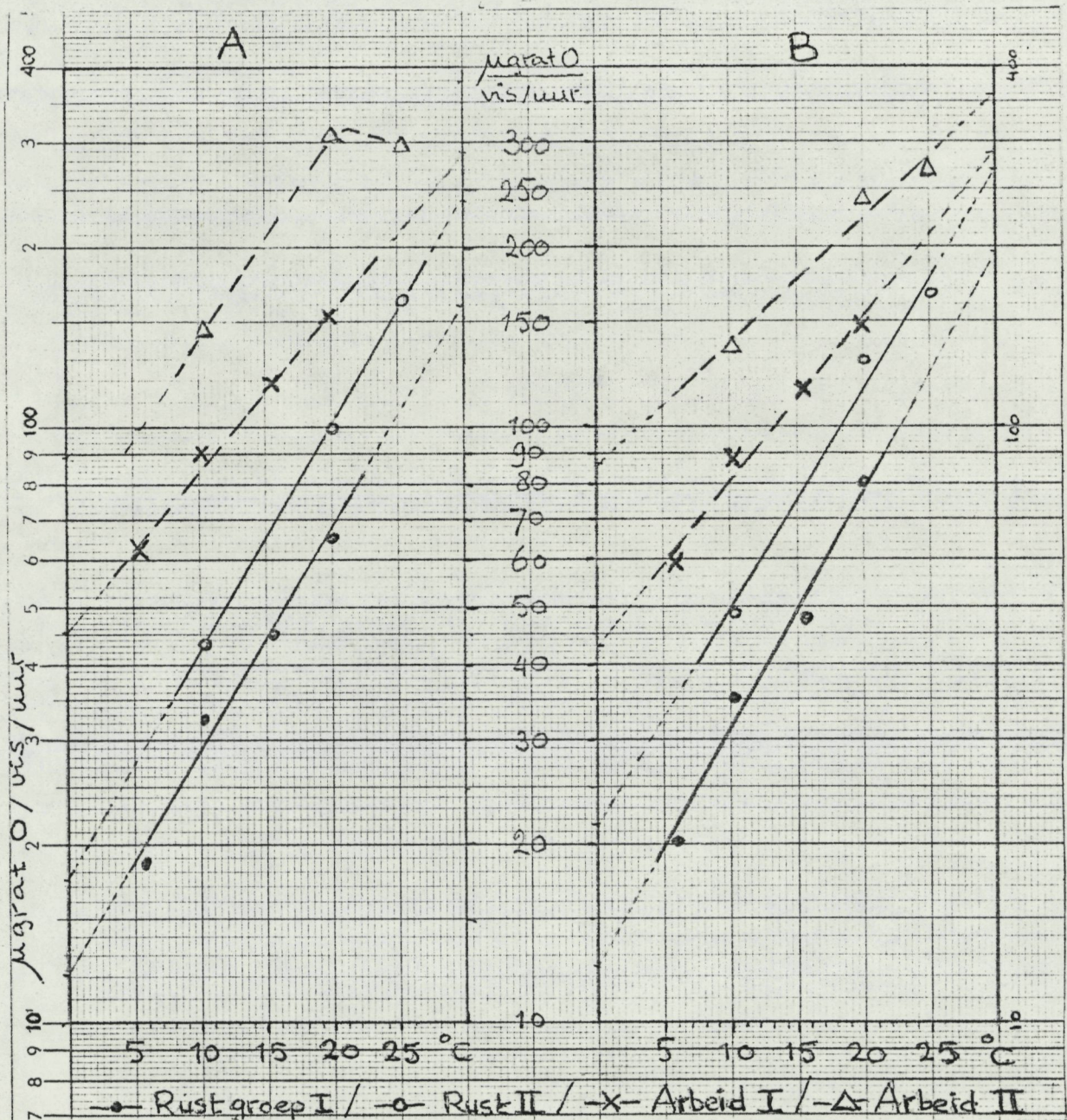
Figuur 3. Idem als 2; alleen zijn nu de gemiddelde waarden van het zuurstofverbruik uitgezet.



Figuur 4. De Scope for activity, (d.i. de ademhalingsreserve voor arbeid) in relatie tot de temperatuur, bepaald als het verschil tussen hoogste - en laagste waarden van het zuurstofverbruik bij resp. maximaal actieve en rustende vissen.



Figuur 5. De maintenance costs, d.i. de rustademhaling als % van de actieve ademhaling, bepaald uit de laagste - en de hoogste gemeten waarden resp.



Figuur 6. De relatie tussen temperatuur en zuurstofverbruik logaritmisch uitgezet.

A: de laagste gemeten rust waarden t.o.v. de hoogste gemeten actieve waarden (T in $^{\circ}\text{C}$).

$$\text{Rust: } \log R_{\text{I}} = 1,086 + 0,037 T ; \log R_{\text{II}} = 1,246 + 0,038 T$$

$$\text{Arbeid: } \log R_{\text{I}} = 1,659 + 0,027 T ; \log R_{\text{II}} (10-20) = 1,819 + 0,033 T$$

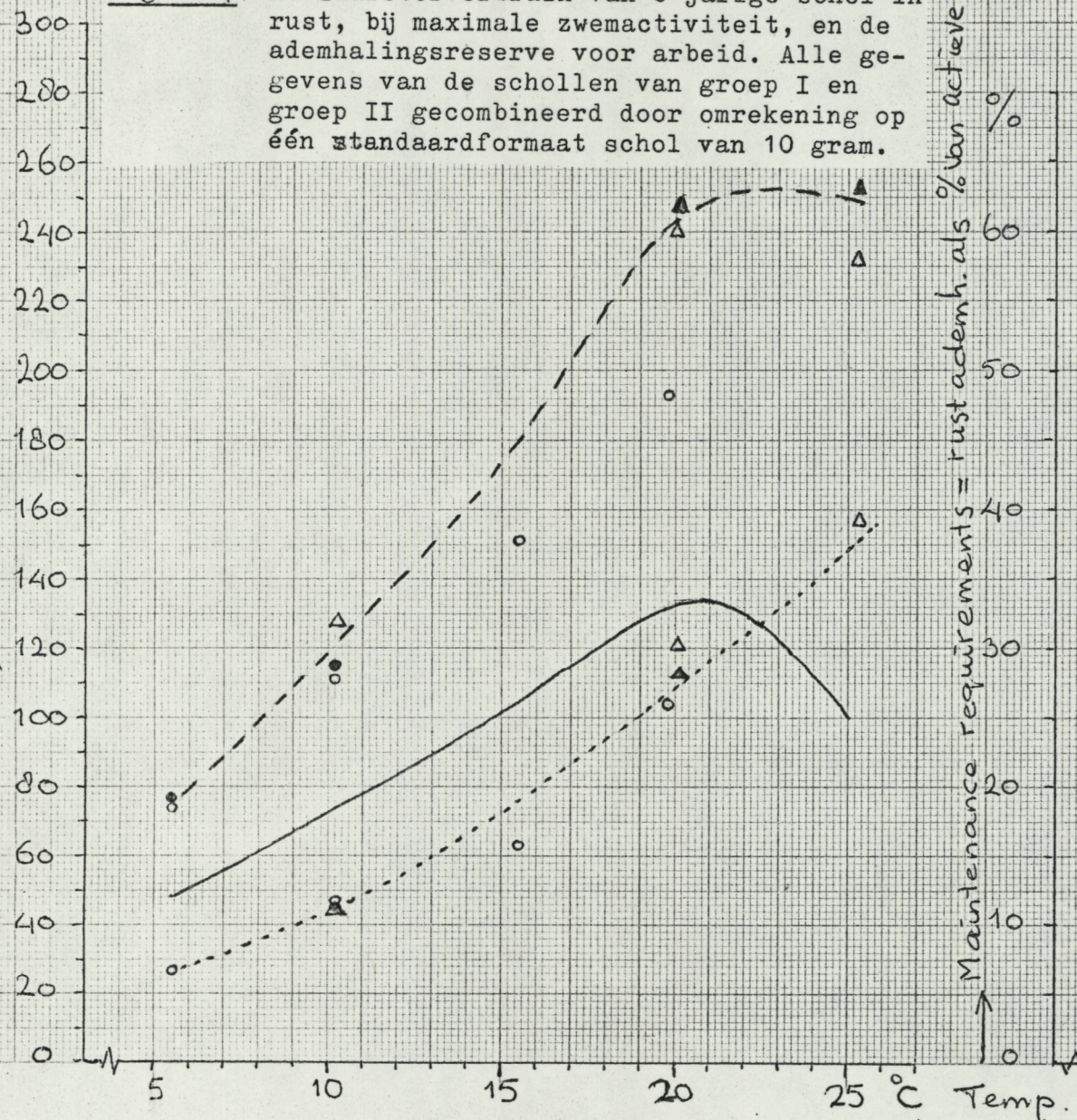
B: de gemiddelden van alle gemeten waarden met weglating van extreem hoge (rust) of extreem lage (arbeid) waarden.

$$\text{Rust: } \log R_{\text{I}} = 1,097 + 0,038 T ; \log R_{\text{II}} = 1,324 + 0,036 T$$

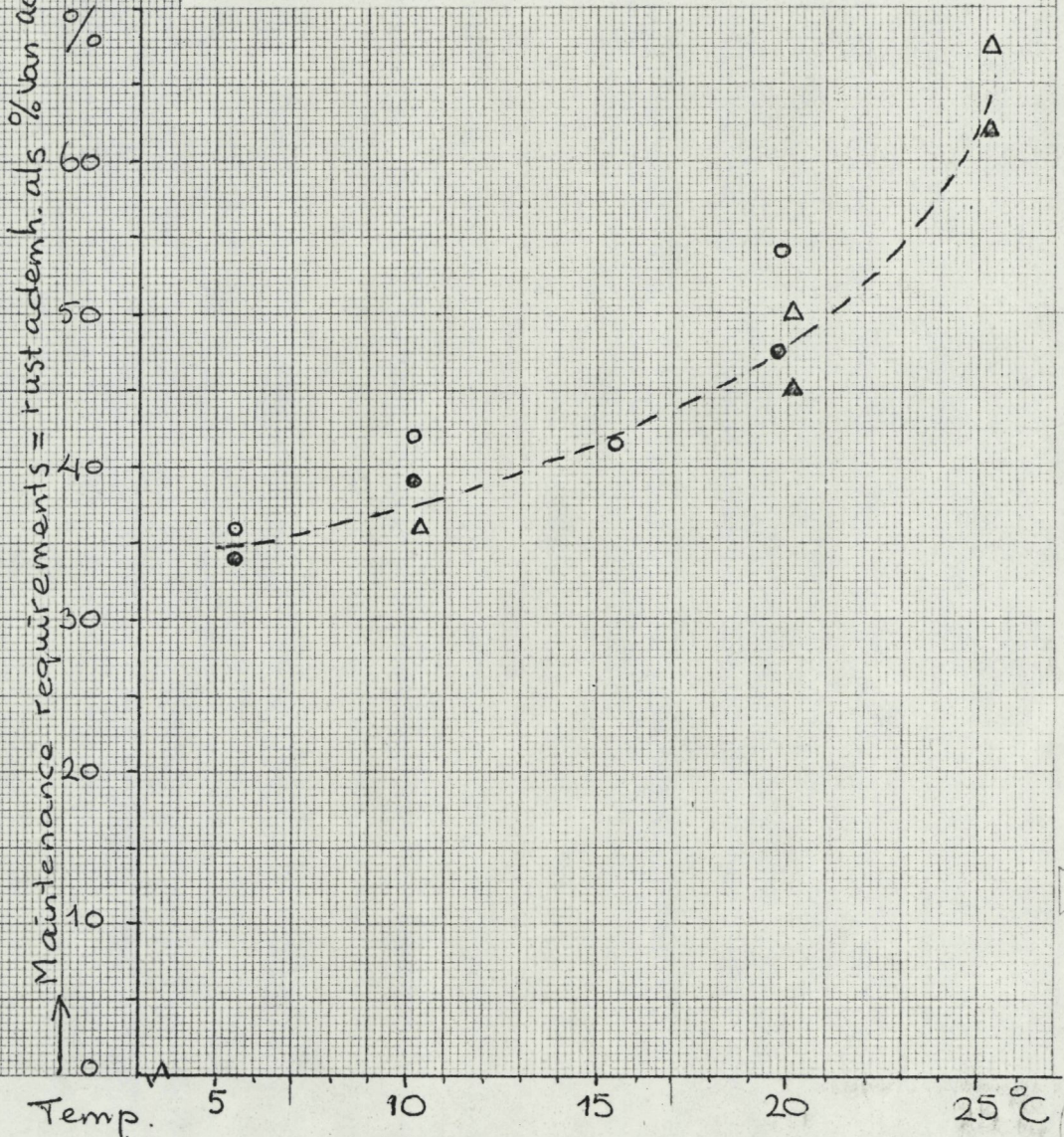
$$\text{Arbeid: } \log R_{\text{I}} = 1,608 + 0,029 T ; \log R_{\text{II}} = 1,938 + 0,021 T$$

O₂ consumptie in mg/kgat O₂/uur / standaard schol van 10 gram

Figuur 7. A: Zuurstofverbruik van 0 jarige schol in rust, bij maximale zwemactiviteit, en de ademhalingsreserve voor arbeid. Alle gegevens van de schollen van groep I en groep II gecombineerd door omrekening op één standaardformaat schol van 10 gram.



B: Hetzelfde, maar dan de "maintenance costs", d.i. het zuurstofverbruik in rust uitgedrukt als % van het maximale zuurstofverbruik.



○ = groep I; Δ = groep II; Open symbolen = totaal gemiddeld;
 gesloten symbolen = met weglating van hoogste (rust) en laagste (actief) waarde