

University of Groningen

On the life history of the fringed flounder (*Etropus crossotus*), a small tropical flatfish in the South Atlantic Bight

Reichert, Marcel Josephus Maria

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2002

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Reichert, M. J. M. (2002). *On the life history of the fringed flounder (Etropus crossotus), a small tropical flatfish in the South Atlantic Bight*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

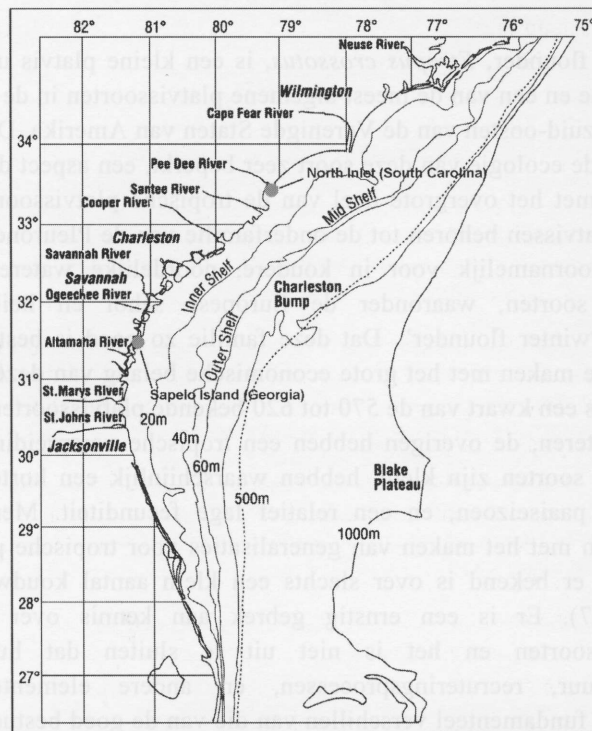
Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

SAMENVATTING

De fringed flounder, *Etropus crossotus*, is een kleine platvis uit de familie van de Bothidae en een van de meest algemene platvissoorten in de subtropische estuaria in het zuid-oosten van de Verenigde Staten van Amerika. Desondanks is de kennis van de ecologie van deze soort zeer beperkt, een aspect dat deze soort gemeen heeft met het overgrote deel van de tropische platvissoorten. De best bestudeerde platvissen behoren tot de onderfamilie van de Pleuronectinae. Deze groep komt voornamelijk voor in koudere, noordelijke wateren en omvat ongeveer 60 soorten, waaronder de Europese schol en heilbot, en de Amerikaanse "winter flounder". Dat deze familie zo goed is bestudeerd heeft voornamelijk te maken met het grote economische belang van deze groep in de visserij. Slechts een kwart van de 570 tot 620 bekende platvissoorten leeft echter in koudere wateren, de overigen hebben een tropische verspreiding. Veel van deze tropische soorten zijn klein, hebben waarschijnlijk een korte levensduur met een lang paaiseizoen, en een relatief lage fecunditeit. Men moet zeer voorzichtig zijn met het maken van generalisaties voor tropische platvissen op basis van wat er bekend is over slechts een klein aantal koudwater soorten (Hensley, 1997). Er is een ernstig gebrek aan kennis over tropisch en subtropische soorten en het is niet uit te sluiten dat hun ecologie, populatiestructuur, recruteringsprocessen, en andere elementen van de levensstrategie fundamenteel verschillen van die van de goed bestudeerde, langlevende noordelijke koudwatersoorten.

De fringed flounder is een tropische soort met een verspreiding van Virginia in de Verenigde Staten tot in Brazilië, en is zeer algemeen in de wateren van de Zuid Atlantische Bocht, een continentaal plat tussen Cape Hatteras in North Carolina en West Palm Beach in Florida (Fig. 1). De fringed flounder is één van de vier *Etropus* soorten die voorkomen langs de zuidoostkust van de Verenigde Staten en de Golf van Mexico. Deze soorten worden o.a. gekarakteriseerd door een maximale lengte van ± 18 cm en een relatief kleine bek (Leslie en Stewart, 1986). De totale lengte van de fringed flounder is over het algemeen niet meer dan 14 cm (max. 17 cm) en het versgewicht is zelden meer dan 40 gram. Anecdotische informatie over de reproductie suggereert een lang paai-seizoen in de ondiepe kustwateren (Moe en Martin, 1965; Tucker, 1981).

Het in deze dissertatie beschreven onderzoek naar aspecten van de ecologie, reproductie en groei van de fringed flounder is uitgevoerd in de Zuid Atlantisch Bocht in het zuid-oosten van de Verenigde Staten (Fig. 1). Dit is het meest noordelijke del van het verspreidingsgebied van de fringed flounder. Het onderzoek heeft zich met name gericht op de rol die estuariene opgroeigebieden spelen in de overlevings-strategie (life history) van de soort. De studie is uitge-



Figuur 1. De Zuid Atlantische Bocht aan de oostkust van de Verenigde Staten met de locaties van North Inlet (South Carolina) en Sapelo Island (Georgia).

voerd in de estuaria en kustwateren van South Carolina, met name in het North Inlet gebied, en in Georgia, rondom Sapelo Island (Fig. 1). Deze twee kustgebieden worden gekenmerkt door een reeks van eilanden ("barrier islands") waarachter zich uitgestrekte, met slijkgras (*Spartina alterniflora*) begroeide estuaria bevinden. De begroeide gedeelten van deze moerasgebieden bestrijken ongeveer 70% van het oppervlakte, terwijl de kreken, droogvallenden oesterbanken en zandbanken de rest uitmaken. De waterbewegingen worden gekarakteriseerd door een getij van tweemaal per dag met een getijdeverschil van één tot drie meter. De stroomsnelheid in de kreken kan oplopen tot meer dan twee meter per seconde en meer dan 40% van het zeewater dat bij hoog water in het gebied is gestroomd heeft bij laag water het estuarium weer verlaten. De saliniteit in de kreken is gewoonlijk tussen 30 en 35 promille, maar kan sterk wisselen. De gemiddelde dagelijkse temperatuur is rond 5°C in januari en februari, en looptop tot 29 - 32°C in juli en augustus. Het continentaal plat ter hoogte van South Carolina en Georgia is breed (120 km) en relatief ondiep (Fig. 1). De waterbewegingen van het gedeelte tot 30 meter diepte staan voornamelijk

onder invloed van wind en getij, en de minimum watertemperatuur van 16°C in maart is beduidend hoger dan die in de estuaria, terwijl de maximum temperatuur van 28°C in augustus en september enkele graden lager is dan in de estuaria.

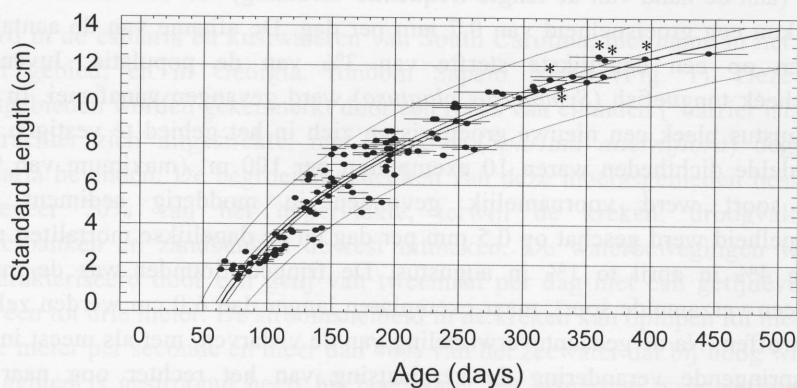
HOOFDSTUK I

Een inleidend onderzoek naar de samenstelling van de platvis gemeenschap in dit gebied werd uitgevoerd van april tot september 1990 in de Duplin River, een kreek nabij Sapelo Island in Georgia. In deze periode werden juvenielen van zeven verschillende soorten platvis verzameld met een boomkornet van één meter breed. De summer flounder (*Paralichthys dentatus*), southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) en de fourspot flounder (*Paralichthys oblongus*) waren relatief zeldzaam in de vangsten en kwamen als jonge vissen in de winter of het vroege voorjaar het gebied binnen. Adulte hogchokers (*Trinectes maculatus*) werden regelmatig gevangen, vooral in de zomer. Juvenielen van deze soort waren echter zeer schaars. Plankton bemonstering en gepubliceerde informatie gaf aan dat de vislarven en juvenielen van deze soort in het voorjaar het zoete water opzoeken en daar opgroeien tot ze bij een lengte van ongeveer zeven centimeter terugkeren naar zee. Jonge bay whiff (*Citharichthys spilopterus*) waren algemeen in de monsters vanaf april. De gemiddelde dichtheid 3.5 exemplaren per 100 m² (maximum van 183). In de loop van het voorjaar en de zomer migreerden de grotere vissen van deze soort naar de diepere delen van de kreek. Aan de hand van de groter wordende gemiddelde lengte (aan de hand van de lengte frequentie verdeling) van de verzamelde bay whiff kon een groeisnelheid van 0,7 mm per dag. De afname van de aantallen duiden op een dagelijkse sterfte van 3% van de populatie. Juvenile blackcheek tonguefish (*Symphurus plagiusa*) werd gevangen vanaf mei. In juli en augustus bleek een nieuwe groep vissen zich in het gebied te vestigen. De gemiddelde dichtheden waren 10 exemplaren per 100 m² (maximum van 98). Deze soort werd voornamelijk gevonden in modderig sediment. De groeisnelheid werd geschat op 0.5 mm per dag en de dagelijkse mortaliteit nam af van 4% in april tot 1% in augustus. De fringed flounder was de meest algemeen verzamelde soort, maar exemplaren langer dan 6.0 cm werden zelden aangetroffen. Na de gedaanteverwisseling van de vislarven, met als meest in het oog springende verandering de verplaatsing van het rechter oog naar de linkerkant van het lichaam, vestigen de juveniele fringed flounders zich in de ondiepe kreek op zanderige bodems. Dit gebeurde gedurende de hele monsterperiode van april tot september. Hierdoor was het onmogelijk op basis van lengte-frequentie verdelingen de groeisnelheid en sterfte van de jonge vissen te schatten. Enkele laboratorium proeven duiden op een groeisnelheid van

ongeveer 0,5 mm-per dag. Experimenten wezen uit dat pionen (*Prionotus spec.*) en blauwe zwemkrabben (*Callinectes sapidus* en *C. similis*) in het veld belangrijke predatoren konden zijn. Estuarine krekken bleken belangrijke opgroeigebieden voor verschillende soorten platvissen te zijn. De meest algemene soorten blijken in ruimte en tijd gescheiden voor te komen: ze gebruiken verschillende delen van de krekken en verschillende tijden van het jaar. Groeiexperimenten met een overdaad aan voedsel wezen op groeisnelheden vergelijkbaar met die op basis van veldgegevens, hetgeen een sterke aanwijzing vormde dat de groei van jonge platvis in de opgroeigebieden niet voedselbeperkt is, maar voornamelijk wordt bepaald door de watertemperatuur.

HOOFDSTUK III

Voortbouwend op deze studie werd het vervolgonderzoek geconcentreerd op de bestudering van de populatiestructuur, groei, voortplanting en andere 'life history' aspecten van de meest algemene soort in de estuaria, de fringed flounder. Hiervoor was kennis van de leeftijdsopbouw van de fringed flounder populaties cruciaal. De leeftijd van individuele vissen kan worden bepaald door de bestudering van de jaarringstructuur in de gehoorstenen (otolieten). De leeftijdsbepaling van de fringed flounder werd bemoeilijkt doordat in de otolieten geen jaarlijkse ringen zichtbaar waren. Een gedetailleerde bestudering van de otolietstructuur toonde de aanwezigheid van dagelijkse ringen aan. Deze werden vervolgens gebruikt voor de leeftijdsbepaling. Adulte fringed flounders



Figuur 2. Leeftijd (in dagen, horizontale as) en standaard lengte (in cm, verticale as) van 104 fringed flounders (waaronder 38 vrouwtjes en 29 mannetjes) verzameld in South Carolina van augustus tot december 1992. De leeftijd is gebaseerd op de structuur van de otolieten. De sterretjes wijzen op additionele gegevens van grotere vissen verzameld in mei 1994. De gestippelde lijnen zijn de 95% betrouwbaarheids intervallen en de horizontale strepen geven de standaard fout in tellingen van de dagelijkse groeiingen in individuele vissen aan.

werden verzameld in de kustwateren van South Carolina in het najaar van 1992, terwijl juvenielen maandelijks werden gevangen in North Inlet van augustus 1992 tot juli 1993. De maximale leeftijd bleek niet meer te zijn dan 14½ maanden, hetgeen betekent dat de soort als eenjarige kan worden beschouwd. De relatie tussen de leeftijd en de lengte verschilde niet tussen mannetjes en vrouwtjes, en kon worden beschreven met behulp van een exponentiële functie (Fig. 2). Bestaande literatuur geeft aan dat de meeste platvissoorten veel ouder worden. Schol en tong kunnen 15 jaar oud worden, terwijl de heilbot meer dan 30 jaar kan leven. In de oostelijk Atlantische Oceaan worden zelfs kleine platvissoorten zoals de dwerg-tong (lengte 13 cm) en de schurftvis (lengte 19 cm) ouder dan 8 jaar (Gibson en Ezzi, 1980; Nottage en Perkins, 1983). Platvissen met een levensverwachting van 2-5 jaar worden beschouwd als zeer kortlevende soorten (Rajaguru, 1992; Minami en Tanaka, 1992). De unieke korte maximum leeftijd van de fringed flounder heeft belangrijke gevolgen voor de leefstrategie ("life history") van de soort, met name wat betreft de reproductie. De aanwezigheid van de jongste juvenielen met een lengte van ongeveer 9 mm wezen op een paaiseizoen gedurende de periode van maart tot oktober. Uit macroscopisch onderzoek van de ovaria van volwassen vrouwtjes bleek dat paairijpheid bereikt wordt bij een lengte van ongeveer 8,5 cm SL. Uit waargenomen en berekende groeisnelheden blijkt dat deze lengte bereikt kan worden binnen één groeiseizoen. Dit resulteerde in de hypothese dat fringed flounders welke geboren worden in het vroege voorjaar, deel nemen aan de reproductie in het najaar van datzelfde jaar.

HOOFDSTUK IV

De hypothese dat fringed flounders die in het vroege voorjaar geboren worden deelnemen aan de reproductie in het daaropvolgende najaar, werd getest door het bestuderen van het paaipatroon, de eiontwikkeling en de eiproductie van fringed flounders die verzameld werden in de kustwateren van South Carolina in het voorjaar, zomer, en najaar van 1998, en het najaar van 1999. Uit bestudering van de ovaria bleek dat vrijwel alle in de herfst gevangen volwassen vissen, uitsluitend onrijpe (previttelogene) eicellen te bevatten. Deze resultaten weerlegden de hypothese dat jonge vrouwtjes in het najaar paaien. Ondanks het feit dat vrouwtjes die geboren worden in het vroege voorjaar een geslachtsrijpe lengte bereiken aan het eind van hun eerste zomer, wordt de reproductie uitgesteld tot na de winter. De meeste volwassen fringed flounder die in het voorjaar en de zomer werden gevangen waren in paairijpe conditie, hetgeen het lange paaiseizoen bevestigde. Paairijpe fringed flounder werden uitsluitend gevangen buiten de estuarine gebieden tot een maximum diepte van ± 30 meter en het paaien vindt waarschijnlijk plaats in deze ondiepe kustwateren. In de

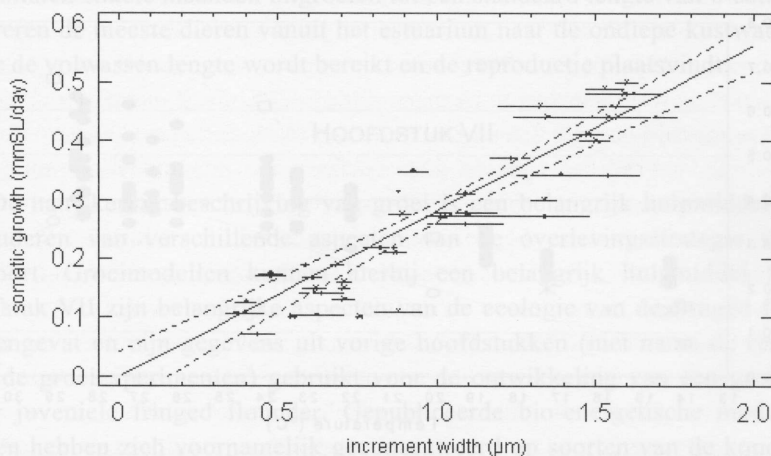
paaiperiode bevatten de ovaria van volwassen vrouwtjes alle stadia van eiontwikkeling. Dit toonde aan dat eieren in groepen, of mogelijk continue rijpen, en waarschijnlijk gedurende het paaiseizoen in meerdere legsels (batches) worden afgezet. Rijpe (gehydrateerde) eieren hadden een diameter van 340 tot 730 μm (gemiddeld 580). Een morfologische vergelijking met de pelagische eieren van de nauwverwante soort *Etropus microstomus* (Scherer en Bourne, 1980), suggereerde dat de eieren van de fringed flounder pelagisch zijn. Per mg weefsel bevatten de rijpe ovaria gemiddeld 12.6 eieren, hetgeen licht afnam met toenemende vislengte. Op basis van het aantal rijpe eieren werd de legselgrootte geschat op 9.000 tot 47.000 eieren, toenemend met de grootte van de vis. Deze eieren maakten ongeveer 8% van het totale aantal ontwikkelende eieren uit, wat resulteerde in een totale seizoensproductie van 112.500 tot 587.500 eitjes per vrouwtje. Het afzetten van meerdere legsels gedurende de paaiperiode is mogelijk een voordelige strategie voor kleine vissen met een beperkte lichaamsruimte voor gonadenontwikkeling (Burt et al., 1988; McEvoy en McEvoy, 1992). Een vrouwtje dat 500.000 eieren legt met een diameter van 0,5 mm per ei produceert ongeveer 32 gram eieren in een seizoen. Dit is ongeveer gelijk aan het gewicht van een fringed flound met een lengte van 12 cm. Geen enkele vissoort die slechts één maal per seizoen paait zal in staat zijn het eigen gewicht aan eieren te produceren. Door het produceren van meerdere legsels, die met het groter worden van de vissen een steeds groter aantal eieren bevatten, zijn fringed flounder vrouwtjes in staat de eigrootte alsmede de totale eiproductie te maximaliseren. Hogere aantallen eieren en grotere eidiаметers worden verondersteld de overlevingskansen van de eieren en larven te verhogen.

Omdat directe metingen aan de ontwikkelingsduur van de eieren en larven ontbraken werden schattingen gebaseerd op de gepubliceerde relatie tussen de temperatuur en eiontwikkeling en op otoliet informatie. Gegeven de overheersende watertemperatuur tussen 18°C en 25°C in de paaiperiode, werd de ontwikkelingstijd van de eieren geschat op een tot twee dagen. Vislarven hebben een zeer hoog predatie risico, welk afneemt met toenemende grootte van de larven. Een snelle groei en toenemende zwemsnelheid zullen de overlevingskansen van de larven vergroten. De lengte van het larvale stadium van de fringed flounder kon worden geschat op basis van zgn. secundaire groeicentra welke aan het begin van de gedaanteverwisseling in de otolieten worden aangelegd. De metamorfose is vrijwel compleet bij een standaard lengte van 9 mm en een versgewicht van ongeveer 0.018 gram. De duur van het larvale stadium was afhankelijk van de temperatuur en nam af van 41 dagen in maart tot 30 dagen in augustus. De beperkte zwemcapaciteit van de larven maakt ze een speelbal van het kustwater. De overheersende stroompatronen zijn het gunstigst voor transport van de eieren en larven naar de estuarine opgroeigebieden tussen april en augustus. Stroompatronen, residentietijd van het water, en de

ontwikkelingsduur van de larven beperkt de verspreiding tijdens deze levensfase. Fringed flounder komt de estuariene opgroeigebieden binnen als jonge (postmetamorfe) juvenielen, waar ze in de ondiepe kreken gunstige omstandigheden vinden voor groei en overleving alvorens bij een lengte van ongeveer 6 cm via de diepere kreken het gebied te verlaten om langs de kust geslachtrijp te worden.

HOOFDSTUK V

Het schatten van de groeisnelheden van juveniele fringed flounders in de opgroeigebieden werd gecompliceerd doordat het volgen van cohorten gedurende het seizoen onmogelijk was. Directe leeftijdsbepaling van individuele vis op basis van otolietinformatie was daarom noodzakelijk. Groeiexperimenten met juveniele fringed flounder werden uitgevoerd om 1) de depositie van de dagelijks ringen in de otolieten te valideren, 2) de groeisnelheid van jonge platvis bij verschillende temperaturen en een overmaat aan voedsel te bepalen en 3) om de relatie tussen de dagelijkse groei van de vissen en de breedte van de dagelijkse ringen in de otolieten vast te stellen. De experimenten werden uitgevoerd met fringed flounder met een standaard lengte tussen 2.3 en 5.3 cm welke gevangen waren in de ondiepe kreken van North Inlet. Voor aanvang van het experiment werden de otolieten gemerkt door de vissen voor 24 uur in een alizarine oplossing in zeewater te houden. Alizarine laat een merk achter in de otoliet. Dit merk kan na het verwijderen en prepareren van de otolieten onder

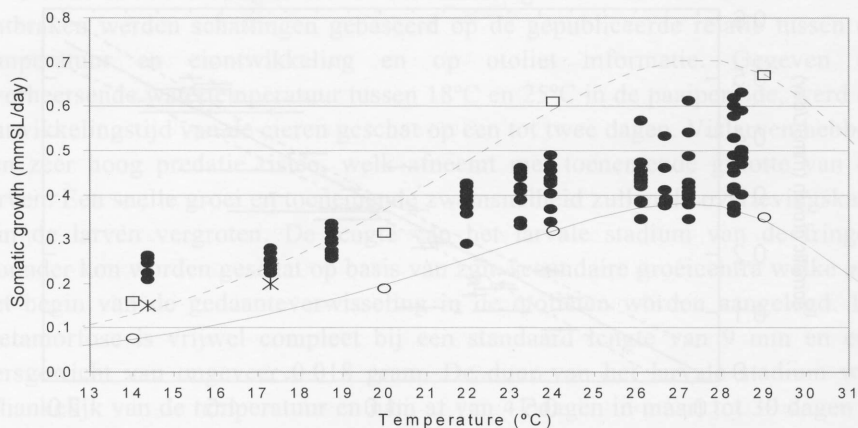


Figuur 3. Relatie tussen de groei (somatic growth mm per dag) en de breedte van dagelijkse groeiringen (increment width in μm) in de otolieten van juveniele fringed flounders. De horizontale strepen geven de standaard fout aan in de metingen van de dagring breedte. De regressie analyse wees op een lineair verband.

ultraviolet licht zichtbaar worden gemaakt. Het groeiexperiment werd uitgevoerd bij vier temperaturen (14, 20, 24 en 29°C) en de vissen werd een overmaat aan voedsel aangeboden. Aan het einde van het experiment werden de otolieten verwijderd. De groei van de juveniele platvis nam toe van 0.1 mm per dag bij 14°C, tot 0.4 mm per dag tussen 24°C, en 29°C. De maximum groeisnelheid was 0.7 mm per dag bij 29°C. De analyse van de otolieten valideerde de dagelijkse depositie van de otolietringen en liet een significante relatie tussen de dagelijkse lichaamsgroei en de breedte van deze dagringen zien (Fig. 3). Deze relatie maakt het mogelijk om de groei van individuele, in het veld gevangen juveniele fringed flounder te schatten door de breedte van de dagringen in de otolieten te meten.

HOOFDSTUK VI

Gepubliceerde informatie suggereerde dat in estuarine opgroei gebieden voedsel voor platvissen altijd in overvloed aanwezig is, en dus niet de groei beperkt. Deze zogenaamde "maximum growth/optimum food" hypothese is echter voornamelijk getest bij soorten uit estuaria aanzienlijk ten noorden van de Zuid Atlantische Bocht, in een beduidend kouder klimaat (zie o.a. Karakiri et al., 1991; Van der Veer en Witte, 1993; Van der Veer et al., 2000). De experimentele schattingen van temperatuurafhankelijke groei en voedselopname, en de mogelijkheid om accuraat de recente groei van in het veld gevangen juveniele fringed flounder te schatten, gaf de mogelijkheid deze hypothese voor een tropische soort in een subtropisch estuarium te testen. Schattingen van

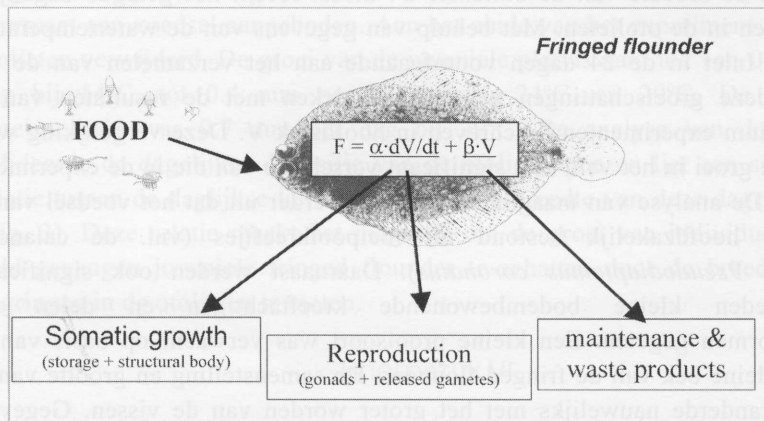


Figuur 4. Groeisnelheid (mm standaard lengte per dag) van juveniele fringed flounder. De open symbolen geven de gemiddelde (\square) en maximale (\circ) experimentele waarden onder overmaat aan voedsel. De regressielijnen zijn gebaseerd op de Arrhenius vergelijking. De dichte symbolen (\bullet) geven de groei gebaseerd op de breedte van de 24 meest recente dagelijkse ringen in de otolieten.

recente groei van juveniele fringed flounder uit North Inlet werden gemaakt op basis van de breedte van de buitenste 24 meest recent neergelegde dagelijkse groeiringen in de otolieten. Met behulp van gegevens van de watertemperatuur in North Inlet in de 24 dagen voorafgaande aan het verzamelen van de vis, konden deze groeischattingen worden vergeleken met de resultaten van de laboratorium experimenten beschreven in hoofdstuk V. Deze vergelijking wees uit dat de groei in het veld niet significant verschilde van die in de experimente (Fig. 4). De analyse van maaginhouden wees verder uit dat het voedsel van *E. crossotus* hoofdzakelijk bestond uit roeipootkreeftjes (vnl. de calanoïde copepode *Pseudodiaptomus coronatus*). Daarnaast werden ook significante hoeveelheden kleine bodembewonende kreeftachtigen en delen van borstelwormen gegeten. Een kleine prooi soort was verwacht op basis van de relatief kleine bek van de fringed flounder. De samenstelling en grootte van de prooi veranderde nauwelijks met het groter worden van de vissen. Gegevens over dichtheden en soortensamenstelling van prooidieren gaven aan dat voedsel voor de fringed flounder van mei tot september in North Inlet maximale dichtheden bereikt en dus gedurende die periode ruime mate voorhanden is. De waargenomen groeisnelheden, alsmede de schattingen van de consumptie en prooi beschikbaarheid in North Inlet wezen uit dat de groei van juveniele fringed flounder niet beperkt wordt door het voedselaanbod, maar voornamelijk wordt bepaald door de watertemperatuur, hetgeen steun gaf aan de "maximum growth/optimum food" hypothese voor deze kortlevende tropische soort. De overvloedige voedselbron, gecombineerd met watertemperaturen tussen 24 en 29°C creëren ideale groeiomstandigheden voor de juveniele platvis, welke dan ook binnen enkele maanden uitgroeien tot een standaard lengte van 6 cm. Hierna migreren de meeste dieren vanuit het estuarium naar de ondiepe kustwateren en waar de volwassen lengte wordt bereikt en de reproductie plaatsvindt.

HOOFDSTUK VII

De nauwkeurig beschrijving van groei is een belangrijk hulpmiddel bij het bestuderen van verschillende aspecten van de overlevingsstrategie van een vissoort. Groeimodellen kunnen hierbij een belangrijk hulpmiddel zijn. In hoofdstuk VII zijn belangrijke aspecten van de ecologie van de fringed flounder samengevat en zijn gegevens uit vorige hoofdstukken (met name de resultaten van de groeiexperimenten) gebruikt voor de ontwikkeling van een groeimodel voor juveniele fringed flounder. Gepubliceerde bio-energetische modellen in vissen hebben zich voornamelijk geconcentreerd op soorten van de koudere, en grotendeels zoete wateren (Kamler, 1992; Jobling, 1994; Van Winkle et al., 1997). Slechts enkele publicaties beschrijven groeimodellen en de consequenties van de model uitkomsten voor de overlevingsstrategie van vissen uit tropische



Figuur 5. Schematisch overzicht van een groeimodel voor juveniele fringed flounder. V = biovolume, t = tijd, voor α en β zie hoofdstuk VII.

en subtropische gebieden (o.a. Houde, 1983; Milton et al., 1994).

Het hier beschreven groeimodel is afgeleid van algemene principes van een gebalanceerd energiebudget en is gebaseerd op bestaande theorie (o.a. Brett en Groves, 1979; Weatherly en Gill, 1987; Kooijman, 2000) en eigen gegevens (hoofdstukken III, V, en VI). Het model concentreert zich op de effecten van temperatuur en voedselopname op de groei van juveniele fringed flounder. Bij het maken van het model is aangenomen dat het opgenomen voedsel wordt gebruikt voor de groei en onderhoud. Onder de groei vallen het toegenomen lichaamsgewicht, inclusief vetreserves, voortplantingsorganen en de afgezette hom en eieren (Fig. 5). De laatste twee compartimenten worden verondersteld bij juvenielen geen rol te spelen. Aangenomen is dat onderhoud bij het gebruik van de opgenomen energie een hogere prioriteit heeft dan groei. Verder werden de volgende aannames gemaakt: 1) voedsel is niet groeibepkend, 2) voedselopname is een oppervlakte gerelateerd proces en is proportioneel tot het oppervlakte van de bekopening, 3) de watertemperatuur bepaalt de snelheid van metabole processen bij vissen en de temperatuursafhankelijke processen kunnen met behulp van de Arrhenius vergelijking worden gecorrigeerd voor de temperatuur (Kooijman, 2000, pagina 57), 4) de lichaamsvorm van de fringed flounder verandert niet gedurende de groei en de verhouding tussen de oppervlakte van bek en de oppervlakte van het lichaam is constant en 5) de samenstelling van het lichaam is uniform en verandert gedurende de groei niet. Het model had tot doel de groei van juvenielen te volgen van het moment van vestiging bij een lengte van 1 cm tot het moment dat de juvenielen de opgroeigebieden verlaten bij een aangenomen lengte van 6 cm.

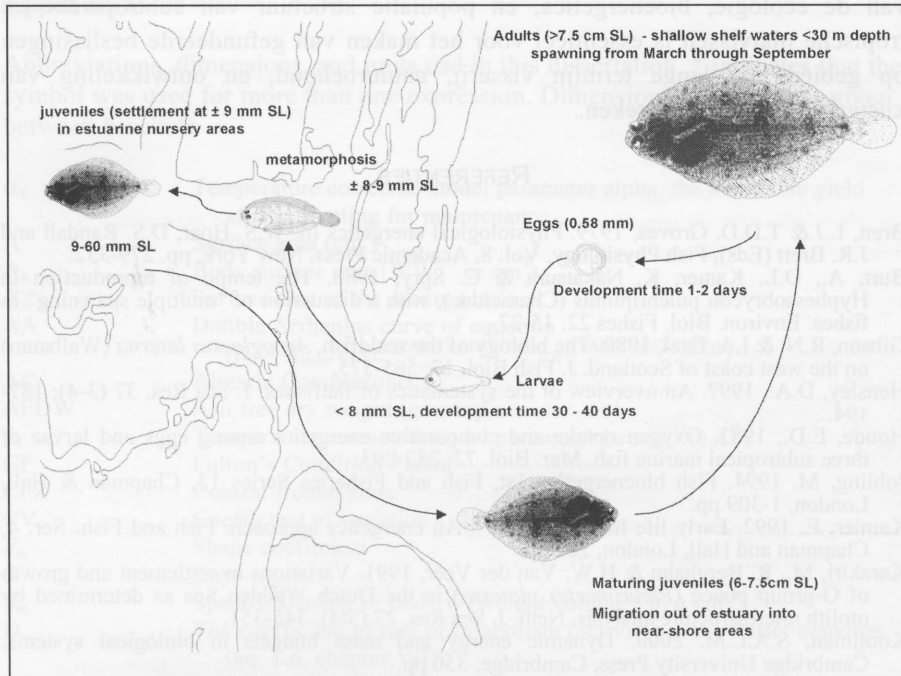
De parameters van het model en de Arrhenius vergelijking werden geschat met behulp van de experimentele gegevens gepresenteerd in hoofdstuk V. De dagelijkse groei van individuele vissen werd beschreven aan de hand van temperatuurgegevens van North Inlet (voor vissen met een lengte minder dan 6 cm) en de South Carolina kuststrook (voor vissen groter dan 6 cm). Een aantal groeitrajecten werd bepaald met de eerste dag van iedere maand als theoretische vestingsdatum. De resultaten wezen uit dat het model de groei van juveniele fringed flounder goed beschrijft, maar die van volwassen vis onderschatte. De tijd die de jonge fringed flounders nodig hebben om 6 cm te bereiken is met 90 tot 100 dagen het kortst van mei tot juli. Voor vissen die zich in september en oktober vestigen wordt deze periode langer tot meer dan 250 dagen. Snelle groei is voor de jonge platvisjes belangrijk omdat met toenemende grootte de mortaliteit door predatie snel afneemt. In North Inlet nemen de dichtheden van de belangrijkste voedselbronnen van de fringed flounder na augustus af. Juvenielen die zich na augustus vestigen zijn gedwongen de winter in het estuarium door te brengen. Ze zijn dan langer kwetsbaar voor predatie en de voedselomstandigheden zijn minder gunstig en de watertemperatuur daalt in de winter regelmatig tot onder de lethale waarde van 5°C. De dagelijkse sterfte van de fringed flounder werd geschat op 2,75% van de populatie. Dit houdt in dat 7% van de juveniele fringed flounder die zich in de optimale periode vestigen overleven tot het stadium dat ze het estuarium verlaten, terwijl in de winter deze overleving tot onder 1% daalt. De model resultaten geven aan dat de optimale period van vestiging in de Zuid Atlantisch Bocht van april tot augustus is. De reproductiegegevens en vangsten van de kleinste fringed flounder in South Carolina en Georgia zijn in overeenstemming met deze resultaten.

De resultaten van het groeimodel waren minder accuraat in de voorspelling van de groei van volwassen fringed flounder. Tijdens het paaien verlaten eieren en worden de vissen. Deze reproductieproducten werden in het model als groei geboekt en dit zou moeten resulteren in een overschatting van de gemodeleerde groei. De gemodeleerde groei blijft echter achter ten opzichte de werkelijke gerealiseerde groei. De huidige relatief eenvoudige structuur van het model is wellicht onvoldoende om de gecompliceerde processen van reproductie te beschrijven en een meeromvattend model is waarschijnlijk noodzakelijk (zie voorbeelden in o.a. Van Winkle et al. 1997 en Kooijman, 2000). Het is ook mogelijk dat één of meer modelaannames incorrect zijn voor de adulte fase. Een van de belangrijkste aannames was dat het voedsel de groei niet beperkt. Echter, zelfs als voedsel in overmaat voorhanden is, worden op een bepaald moment de fysieke limitaties van de vis beperkend voor de voedselopname omdat de vraag naar energie proportioneel toeneemt met het biovolume, terwijl de voedselopname proportioneel toeneemt met de lichaamsoppervlakte. Om aan de toenemende energievraag te voldoen, neemt in veel vissoorten de grootte van de

prooi toe met toenemende grootte van de vis (Weatherly en Gill, 1987; Wootton, 1994). In de fringed flounder werd deze verschuiving in prooi echter niet aangetoond en de beperkte grootte van de bek speelt daarbij waarschijnlijk een belangrijke rol. De kleine bek stelt de juvenielen in staat om effectief gebruik te maken van kleine voedselorganismen die in de zomer overvloedig aanwezig zijn. De relative grootte van de bek verandert echter niet met het groter worden van het dier. Het is aangenomen dat de voedselopname van de volwassen dieren wordt beperkt door de kleine bek, door een toenemende tijd van het vangen en hanteren van voldoende individuele prooidieren. Groeiexperimenten bij verschillende temperaturen met volwassen fringed flounder waarbij de voedselopname nauwkeurig wordt geobserveerd kunnen gegevens verschaffen over de rol van de bekgrootte. Als de bekgrootte inderdaad de voedselopname in volwassen fringed flounder beperkt, heeft dit belangrijke consequenties voor de groei en voortplanting van de soort. Zo zal de opbouw van vetreserves, met name bij hogere temperaturen, een ondergeschikte rol spelen. Bij de fringed flounder zal de afweging van de productie van vetreserves enerzijds, en groei en reproductie anderzijds, vrijwel geheel in het voordeel van groei in juvenielen, en reproductie bij de adulten liggen. Gedurende het lange paaiseizoen waarin door de vrouwtjes meerdere legsels worden geproduceerd, zal de opgenomen energie, naast noodzakelijk onderhoud en mogelijke groei, vrijwel volledig worden gebruikt voor produktie van zo veel mogelijk eieren.

Zou de fringed flounder de eiproductie, en dus de kans dat meer nakomelingen geslachtrijp worden niet kunnen verhogen door opnieuw te paaien in een tweede paaiseizoen? De omstandigheden in de winter laten toe dat opgenomen energie wordt omgezet in somatische groei en de eiproductie neemt toe met de grootte van de vis. Het toegenomen biovolume zal echter ook de onderhoudskosten verhogen. Zonder een aanzienlijke vetreserve is daarom in een volgend paaiseizoen minder energie beschikbaar voor reproductie. Door het bereiken van de maximale voedselopname zal de theoretische eiproductie in een tweede of daaropvolgende paaiseizoen daarom niet toe-, maar afnemen. De "fitness" zal daarom niet worden vergroot met een tweede paaiseizoen, hetgeen heeft geresulteert in een eenjarige levensstrategie in de fringed flounder.

Met de hierboven beschreven informatie kunnen we ons een beeld vormen van de levensstrategie van de fringed flounder in de Zuid Atlantisch Bocht (Fig. 6). Een fringed flounder leeft maximaal 14½ maanden. De adulten, van deze kleine tropisch soort, leven in de ondiepe kustwateren waar ze tussen april en september gedurende één seizoen paaien. Vrouwtjes produceren meerdere legsels waarbij telkens tussen de 9.000 en 47.000 eitjes worden afgezet. De eieren komen, afhankelijk van de temperatuur binnen twee dagen uit. Na 27 tot 46 dagen begint de metamorfose. Tijdens het eistadium en de larvale periode



Figuur 6. Samenvatting van de levenscyclus van de fringed flounder.

vindt kustwaarts transport naar het estuariene opgroeigebieden plaats. Hier wordt de gedaanteverwisseling voltooid en beginnen de juveniele platvis bij een lengte van 9 mm hun demersale levensfase in de ondiepe kreek. In de daaropvolgende maanden vinden ze daar optimale temperaturen voor groei en een rijk voedselaanbod in de vorm van kleine kreeftachtigen en borstelwormen. Afhankelijk van de periode waarin de juvenielen zich vestigen, bereiken de jonge platvis in 14 tot 20 weken een standaard lengte van 6 cm., een lengte die door de eerste voorjaarsrecruten in juli-augustus kan worden bereikt en waarbij de meeste vissen uit de estuaria naar de ondiepe kustwateren migreren. Hier worden ze volwassen en groeien verder tot een lengte van 8-13 cm. De voortplanting begint niet eerder dan in de late winter of het vroege voorjaar van het volgende jaar, op welk moment de grote volwassen dieren die het vorige seizoen paaiden uit de populatie zijn verdwenen.

Onze kennis over de ecologie van kleine tropische platvissoorten begint zich geleidelijk te verdiepen. Veel soorten worden in toenemende mate gevangen door lokale visserij. Populaties van tropische platvissen staan onder zware druk van deze toenemende visserijactiviteiten en lopen gevaar te verdwijnen voordat zelfs maar de meest fundamentele informatie is verzameld. Verder onderzoek

van de ecologie, bioenergetica, en populatie structuur van subtropische en tropische platvissen is essentieel voor het maken van gefundeerde beslissingen op gebied van lange termijn visserij, natuurbehoud, en ontwikkeling van kustgebieden in deze streken.

REFERENTIES

- Brett, L.J. & T.D.D. Groves, 1979. Physiological energetics In: W.S. Hoar, D.S. Randall and J.R. Brett (Eds), *Fish Physiology*, Vol. 8, Academic Press, New York, pp. 279-352.
- Burt, A., D.L. Kamer, K. Nakatsura & C. Spry, 1988. The tempo of reproduction in *Hyphessobrycon pulchripinnis* (Characidae), with a discussion of "multiple spawning" in fishes. *Environ. Biol. Fishes* 22: 15-27.
- Gibson, R.N. & I.A. Ezzi, 1980. The biology of the scadfish, *Arnoglossus laterna* (Walbaum) on the west coast of Scotland. *J. Fish Biol.* 17: 565-575.
- Hensley, D.A., 1997. An overview of the systematics of flatfishes. *J. Sea Res.* 37 (3-4): 187-194.
- Houde, E.D., 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fish. *Mar. Biol.* 72: 283-293.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics* 1st, Fish and Fisheries Series 13, Chapman & Hall, London, 1-309 pp.
- Kamler, E. 1992. Early life history of fish - An energetics approach. *Fish and Fish. Ser.* 4, Chapman and Hall, London, 267 pp.
- Karakiri, M., R. Berghahn & H.W. Van der Veer, 1991. Variations in settlement and growth of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Dutch Wadden Sea as determined by otolith microstructure analysis. *Neth. J. Sea Res.* 27 (3/4): 345-351.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. Cambridge University Press, Cambridge, 350 pp.
- Leslie, A.J. & D.J. Stewart, 1986. Systematics and distributional ecology of *Etropus* (Pisces, Bothidae) on the Atlantic coast of the United States with description of a new species. *Copeia* 1986: 140-156.
- McEvoy, L.A., & J. McEvoy, 1992. Multiple spawning in several commercial fish species and its consequences for fisheries management, cultivation, and experimentation. *J. Fish Biol.* 41 (Suppl.B): 125-136.
- Milton, D.A., S.J.M. Blaber & N.J.F. Rawlinson, 1994. Diet, prey selection and their energetic relationship to reproduction in the tropical herring *Herklotsichthys quadrimaculatus* in Kiribati, Central Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103 (3): 239-250.
- Moe, M.A. & G.E. Martin, 1965. Fishes taken in monthly trawl samples offshore of Pinellas county, Florida, with new additions to the fish fauna of the Tampa Bay area. *Tul. Stud. Zool.* 12: 29-151.
- Nottage, A.S. & E.J. Perkins, 1983. The biology of solenette *Buglossidium luteum*, in the Solway Firth. *J. Fish Biol.* 22: 21-27.
- Scherer, M.D. & D.W. Bourne, 1980. Eggs and early larvae of smallmouth flounder, *Etropus microstomus*. *Fish. Bull.* 77 (3): 708-715.
- Tucker Jr., J.W., 1981. Larval development of *Citharichthys cornutus*, *C. gymnorhinus*, *C. spilopterus* and *Etropus crossotus* (Bothidae), with notes on larval occurrence. *Fish. Bull.* 80 (1): 35-71.
- Van der Veer, H.W., R. Berghahn, R., J.M. Miller & A.D. Rijnsdorp, 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *ICES J. Mar. Sci.* 57(2): 202-215.
- Van der Veer, H.W. & J.I.J. Witte, 1993. The 'maximum growth/optimal food condition' hypothesis: a test for 0-group plaice *Pleuronectes platessa* in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101: 81-90.
- Van Winkle, W., B.J. Shuter, B.D., Holcomb, H.I. Jager, J.A. Tyler & S.Y. Whitaker, 1997. Regulation of energy acquisition and allocation to respiration, growth and reproduction: simulation model and example using rainbow trout. In: R.C. Chambers & E.A. Trippel (Eds), *Early life history and recruitment in fish populations.*, Fish and Fisheries Series 21, Chapman & Hall, London, pp. 103-137.
- Weatherley, A.H. & H.S. Gill, 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press, London, 442 pp.
- Wootton, R.J., 1994. *Ecology of teleost fish*. Chapman & Hall, London, 404 pp.