

University of Groningen

On the growth of larval plaice in the North Sea

Hovenkamp, Frans

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:

1991

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

Citation for published version (APA):

Hovenkamp, F. (1991). *On the growth of larval plaice in the North Sea*. 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.

Chapter VI

Samenvatting en conclusies

Schol is een commercieel belangrijke platvissoort die algemeen voorkomt in de Noordzee en de daaraan grenzende gebieden. De paaigebieden van de schol bevinden zich op open zee, waar de eieren gedurende de wintermaanden worden afgezet. De eieren zijn ca 1.5 tot 2 mm in doorsnee, zweven vrij rond in het water, en komen na ca 15 tot 20 dagen uit. De larven zwemmen de eerste weken nog als een normale vis; daarna ondergaan ze een gedaanteverwisseling (metamorfose) waarbij de ogen beide aan een kant van het lichaam komen te liggen, en de larve de zo typische platvisvorm aanneemt. Omstreeks deze tijd trekken de ca 12 mm lange metamorfoserende larven richting kust. Door selectief gebruik te maken van de vloedstroming trekken ze de getijdegebieden in en vestigen ze zich op de wadplaten. Omstreeks juni is deze vestiging voltooid en de jonge schollen groeien nu in ca 3 jaar op tot volwassenheid, waarbij ze naar steeds dieper water trekken tot ze zich uiteindelijk bij het paaibestand voegen.

Een schol kan tussen de 25.000 en 500.000 eieren per jaar afzetten. Hiervan komt uiteraard maar zeer weinig tot wasdom, en de sterfte is vooral gedurende de ei en larvale stadia zeer hoog. Van de eieren komt ca 50 to 85 % niet uit, en ongeveer halverwege de metamorfose kan de totale sterfte al zijn opgelopen tot ca 99.9 %. Deze decimering betekenen dat een kleine verandering in de sterfte zeer grote gevolgen kan hebben. Hoewel het ogenschijnlijk weinig uitmaakt of er een sterfte is van 99.98 of 99.92 % betekent dit wel dat er in het laatste geval 0.08 % overblijft i.p.v. 0.02 %, ofwel 4 maal zoveel.

Een belangrijke variable gedurende deze periode is de groei van de larven. Stel dat het percentage sterfte per dag gelijk blijft, maar dat de duur van het larvale stadium van 50 naar 75 dagen toeneemt, dan zal er bij een dagelijkse sterfte van 5 % van de totale hoeveelheid larven i.p.v. ca 8.2 % nog maar 2.45 % overblijven. De groei van vissen is doorgaans sterk gekoppeld aan de temperatuur, en in het algemeen zou men dus verwachten dat tijdens koude jaren met langzame groei er meer sterfte zal zijn. Bij schol echter blijkt juist het omgekeerde het geval te zijn, en er moeten dus mechanismen zijn die juist tegengesteld werken en die het effect van langzame groei weer teniet doen.

Dit proefschrift gaat over de groei van larvale schol op open zee, en over de mogelijke invloed van de temperatuur daar op. Een belangrijke rol werd daarbij gespeeld door de otolieten (gehoorsteentjes), waarin dagelijks gevormde, microscopisch kleine groeiafzettingen te zien zijn. Het aantal afzettingen levert een indicatie op van de leeftijd, en de breedte ervan houdt verband met de groei van de larven. Voor deze studie werden deze groeiingen geanalyseerd met behulp van door een lichtmikroskoop gemaakte fotos.

Verder werd gepoogd de groei te meten aan de hand van de verhouding tussen het RNA en het DNA. Het DNA is de drager van de erfelijke eigenschappen van een organisme, en in de cel aanwezig in een konstante verhouding tot het gewicht van het organisme. Het RNA wordt gebruikt als een tussenstap in de vorming van eiwitten. De verhouding tussen RNA en DNA wordt dan ook wel gebruikt als een maat voor de groei van een organisme. De relatieve hoeveelheden RNA en DNA werden bepaald d.m.v. fluorometrische analyse.

Bij het berekenen van groei of grootte uit de otolieten gaat men in het algemeen uit van een vast verband tussen de grootte van de otoliet en de grootte van de larvale vis. De groei van de otolieten hoeft echter niet gelijk op te gaan met die van de larve. Het is gebleken dat bij verhongering van vislarven de groei van de otolieten vaak nog enkele dagen doorgaat, terwijl de larve zelf niet meer groeit. Hoewel dit een betrouwbare leeftijdsbepaling in de hand werkt betekent het dat bij een larve die enige tijd gehongerd heeft de otoliet groter zal zijn ten opzichte van de lichaamsgrootte dan bij een gezond groeiende larve. Er kan dus een ont koppeling optreden tussen de groei van de larve en de groei van de otoliet. De gevolgen van een dergelijke ont koppeling voor het schatten van de groei worden in **hoofdstuk II** besproken.

Er wordt verslag gedaan van de groei van 2 groepen schol larven die op 8-9 maart en 22 maart 1988 verzameld werden. Hoewel het meeste werk op zee werd gedaan, werden gedurende de winter van 1986-1987 ook schollarven gekweekt in het laboratorium. De larven werden gekweekt bij een overmaat aan voedsel en temperaturen van 6 en 9 °C, wat resulteerde in langzame en snellere groei. Er werd inderdaad een verband gevonden tussen lichaamsgroei en otolietgroei. Verder waren de snel groeiende larven niet alleen groter bij dezelfde leeftijd, maar ook groter bij het zelfde stadium van ontwikkeling.

De groei in zee werd geanalyseerd aan de hand van dagelijkse groeiingen in de otolieten en de RNA/DNA verhouding, en de resultaten van beide methodes werden met elkaar vergeleken.

Op zee bleken de larven van de eerst gevangen groep langzamer gegroeid te zijn dan de tweede groep, wat kon worden afgeleid uit verschillende relaties tussen leeftijd, grootte en stadium, die in overeenstemming waren met de in het laboratorium gevonden resultaten. De otolieten van de langzaam gegroeide larven waren relatief groter dan die van de snel gegroeide larven. Nauwkeuriger analyse van de otolieten wees er op dat de vroegere otolietgroei gelijk was geweest voor beide groepen, maar dat de groei tijdens de laatste 5

dagen voor dat ze gevangen werden. Deze resultaten werden gesteund door de RNA/DNA verhoudingen van de otolieten van larven van 8-9 maart ca 2 weken oud. De RNA/DNA verhoudingen waren lager bij de langzaam gegroeide larven. Deze werden naar het veld uitgehongerd. In 3 weken zaaijzen er op de larven van 8-9 maart 1988 hebben gehad. De consequenties van deze honger zijn, en het kan dan ook van belang zijn, men dus kan stellen dat niet alleen de otolietgroei kan veranderen in de groei van de otoliet, maar ook de verandering in de lichaamsgroei.

Hoofdstuk III behandelt de methoden die gebruikt zijn, waarbij de methoden gebruikt zijn voor deze jaren varieerde de winter van 1986-1987 in gewicht, de groei van de otolieten met de temperatuur. De leeftijd van de otolieten met de temperatuur, maar in tegenstelling tot de grootte waarbij gemetamorfosen vaak voorkomend leek voornamelijk af te hangen van de leeftijd. In dit geval bereken als het gewicht van de otolieten.

De verhoudingen tussen de otolieten en de lichaamsgrootte conform de verwachting. Hoewel de otolieten in 1988 waren de otolieten groter dan in 1986-1987 tijdens de vroegere stadia langzaam gegroeide sneller. Naar aanleiding hiervan kan de negatieve invloed hebben op de groei van de latere stadia van de otolieten sterfte gedurende de eerste jaren van de otoliet juist in koude jaren sterke.

Hoewel de jaarklas sterkte van de otolieten de gebeurtenissen tijdens deze periode hangen uiteraard samen met de deels een actief proces. De otolieten groeien tijdens welke de schollarven groeien.

Hoofdstuk IV heeft betrekking op de groei van de otolieten van half januari tot begin juni 1988.

dagen voor dat ze gevangen werden langzamer was geweest in de larven van 8-9 maart. Deze resultaten werden gesteund door de analyse van de RNA/DNA verhouding, die bij de larven van 8-9 maart ca 2 was, in tegenstelling tot ca 3 bij de larven van 22 maart. RNA/DNA verhoudingen werden ook bepaald bij in het Marsdiep gevangen immigrerende larven. Deze werden naar het laboratorium getransporteerd en gedurende enkele weken uitgehongerd. In 3 weken zakte de RNA/DNA verhouding van ca 3 tot 1. De resultaten wijzen er op de larven van 8-9 maart van een korte periode van voedselschaarste te lijden hebben gehad. De consequenties van dergelijke periodes voor de sterfte kunnen aanzienlijk zijn, en het kan dan ook van belang zijn om ze achteraf te kunnen reconstrueren. Hoewel men dus kan stellen dat niet alle veranderingen in lichaamsgroei evenredig tot uitdrukking komen in de otolietgroei kan men deze redenering echter ook omdraaien: als er een verandering in de groei van de otolieten wordt gevonden moet er wel degelijk een verandering in lichaamsgroei hebben plaatsgevonden.

Hoofdstuk III behandelt de groei van schollarven gedurende de jaren 1987, 1988 en 1989, waarbij de methoden gebruikt zijn die in hoofdstuk II werden geïntroduceerd. Gedurende deze jaren varieerde de winter temperatuur van het zeewater van ca 4.5 tot 8 °C. De groei in gewicht, de groei van de otolieten, en de RNA/DNA ratio liep sterk op met de temperatuur. De leeftijd waarop gemetamorfoseerd werd liep sterk terug bij een stijgende temperatuur, maar in tegenstelling tot de verwachting werd geen verband gevonden tussen de grootte waarbij gemetamorfoseerd werd en de temperatuur. De grootte bij metamorfose leek voornamelijk af te hangen van de door de larve ondergane cumulatieve temperatuur, in dit geval bereken als het product van leeftijd en temperatuur.

De verhoudingen tussen de otolietgrootte en de lichaamsgrootte bleken echter niet conform de verwachting. Hoewel de larven in 1989 ogenschijnlijk sneller gegroeid waren dan in 1988 waren de otolieten relatief groter. Nauwkeuriger analyse leerde dat otolietgroei tijdens de vroegere stadia langzamer was geweest in 1989 maar tijdens de latere stadia juist sneller. Naar aanleiding hiervan wordt de hypothese gesteld dat hoge temperaturen een negatieve invloed hebben op de groei van de jongste stadia, maar een positieve invloed op de groei van de latere stadia. Dit zou belangrijke consequenties kunnen hebben voor de sterfte gedurende de eerste stadia, en deels een verklaring kunnen bieden voor het feit dat juist in koude jaren sterke jaarklassen zijn ontstaan.

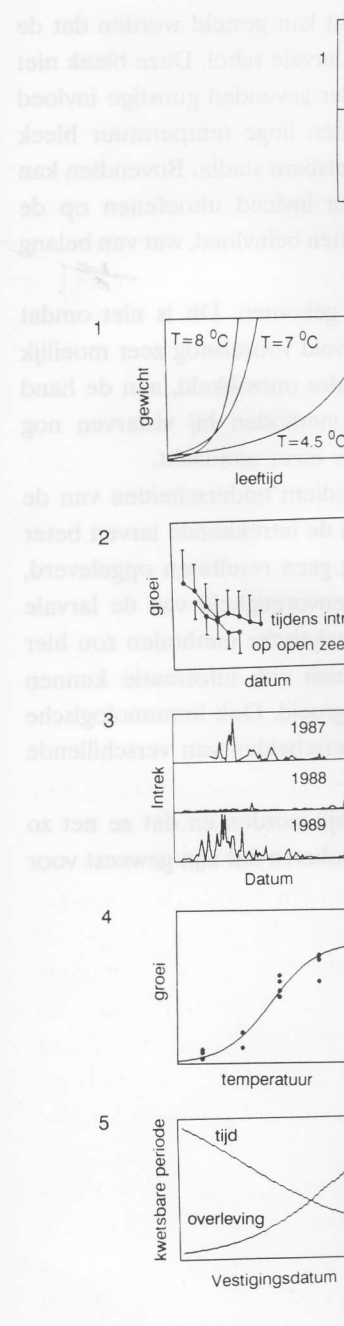
Hoewel de jaarklas sterkte voor een belangrijk deel op open zee wordt bepaald zullen ook de gebeurtenissen tijdens de intrek en vestiging een rol spelen. De gebeurtenissen tijdens deze periode hangen uiteraard samen met die op open zee. De intrek in de Waddenzee is deels een actief proces. De groei en ontwikkeling zullen gevolgen hebben voor de periode tijdens welke de schollarven de getijdegebieden kunnen intrekken en zich aldaar vestigen.

Hoofdstuk IV heeft betrekking op deze periode van intrek. In 1987, 1988 en 1989 zijn van half januari tot begin juni bijna dagelijks schollarven verzameld in het Marsdiep. Aan de

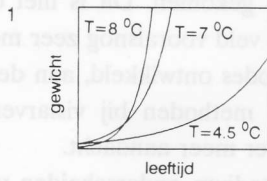
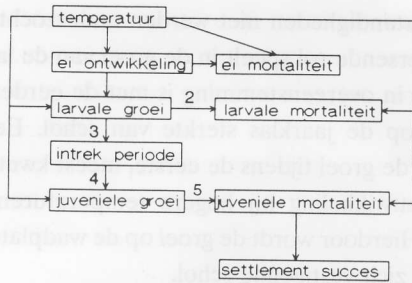
hand van de otolieten werden de leeftijd en de groei van de larven berekend. In alle drie de jaren waren er schollarven aanwezig in sterk wisselende aantallen van februari tot mei. In 1987 en 1989 werden de grootste aantallen verzameld gedurende de periode eind februari - begin maart, maar in 1988 werden de grootste aantallen verzameld tijdens een korte periode in mei. De berekende uitkomstdata van de larven werden gecombineerd met gegevens van het RIVO (Rijks Instituut voor Visserij Onderzoek) over de productie van schol-eieren. In 1987 waren de meeste larven vermoedelijk afkomstig uit het westelijk kanaal, in 1988 en 1989 daarentegen vermoedelijk uit de zuidelijke bocht, of uit de wat noordelijker gelegen gebieden. De vestiging van de schollarven in de Waddenzee werd gevolgd op een dichtbij het Marsdiep gelegen wadplaat, de Schanserwaard. Om het succes van de vestiging te onderzoeken werd de lengte van de juvenielen, die de resultante is van zowel intrek als groei, vergeleken met de berekende lengte, gebaseerd op een eenvoudig groeimodel. Het bleek dat vestiging eigenlijk alleen maar in het einde van het seizoen succesvol verliep. Op grond van enkele berekeningen wordt gesteld dat, zelfs met een lage dagelijkse sterfte, de groei in het begin van het seizoen als gevolg van de lage temperatuur zo langzaam is dat de overlevingskansen van de zich vestigende larven zeer gering zijn. De temperatuurverschillen tussen de jaren bleken hierbij van ondergeschikt belang ten opzichte van de vestigingsdatum. De "timing" van intrek lijkt dus van eminent belang. Door een lage zeewatertemperatuur en langzame groei op zee kan deze beïnvloed worden met als gevolg een latere en succesvollere vestiging.

In hoofdstuk IV worden gegevens over de terugberekende groei van de intrekende larven en de op zee gevangen larven met elkaar gecombineerd. De vroegere groei werd met elkaar vergeleken, en het bleek dat de bij intrek gevangen larven in het algemeen sneller waren gegroeid dan de op zee gevangen larven. Het kan zijn dat predatoren een voorkeur hebben voor langzaam groeiende en eventueel verzwakte larven (grootte selectieve sterfte), maar het kan ook simpelweg het gevolg zijn van een langere levensduur met een bijbehorende grotere sterftekans (groei-afhankelijke sterfte). Op grond van de verhouding van verschillende groeiklassen tussen intrekende en pelagische larven wordt beargumenteerd dat de opgetreden selectie het gevolg kan zijn geweest van variatie in groeisnelheid alleen, en dat selectieve predatie niet noodzakelijk is om de gevonden verschillen te verklaren.

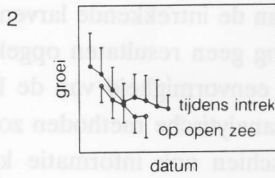
Het probleem van de aantalsregulatie van vissen is te ingewikkeld om door een enkel proces opgelost te kunnen worden, en zo'n oplossing wordt hier dan ook niet aangedragen. Predatie, transport, voedsel en temperatuur spelen allen een rol, en zullen daarbij vaak onderling afhankelijk zijn. Een schema van enkele mogelijke processen die hierbij betrokken zijn is te vinden op pagina 95. Voor dit proefschrift werd voornamelijk de groei onderzocht.



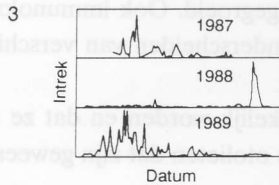
Schematische weergave van enkele processen die betrokken zijn bij de groei van schollarven.



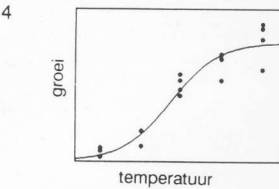
De groei van de larven is sterk afhankelijk van de temperatuur. Bij een lage, maar ook bij een te hoge temperatuur groeien de larven langzamer. De temperatuur waarbij de groei optimaal is neemt toe naarmate de larven zich ontwikkelen. Bij een hoge temperatuur is de initiële groei van de larven langzaam maar ontwikkelen ze zich snel.



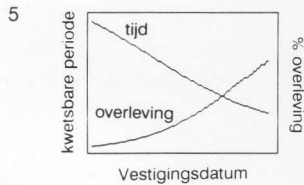
De sterfte tijdens het larvale stadium is groot. Hoe langzamer de larven groeien, des te langer staan ze bloot aan sterfte door bijvoorbeeld predatie. De snelle groeiers hebben dus een grotere overlevingskans. Dit uit zich in een snellere terugberekende groei bij later gevangen larven.



Van februari tot mei trekken de larven de waddenzee in. Er zijn meerdere intrekgolven mogelijk, van bijvoorbeeld larven van verschillende paaigronden. De ontwikkeling van de larven speelt een belangrijke rol in de "timing" van de intrek, maar ook zeestromingen en wind kunnen van belang zijn.



Ook de groei van de juvenilele schol op de wadplaten is afhankelijk van de temperatuur.



Als de larven laat intrekken is de temperatuur hoger, en groeien de juvenielen sneller tot een minder kwetsbare grootte. Naarmate de duur van de kwetsbare periode afneemt neemt de overlevingskans toe. Hierdoor kunnen de laat intrekende larven zich met meer succes vestigen. In het algemeen zal dit gebeuren als de larven zich op zee langzaam ontwikkelen door een lage temperatuur.

Schematische weergave van enkele processen betrokken bij het bepalen van de jaarklas sterkte van schol.

Hoewel de voedsel omstandigheden niet werden onderzocht kan gesteld worden dat de temperatuur een overheersende rol speelt in de groei van de larvale schol. Deze bleek niet altijd positief te zijn, wat in overeenstemming is met de eerder gevonden gunstige invloed van lage temperaturen op de jaarklas sterkte van schol. Een hoge temperatuur bleek negatief in te werken op de groei tijdens de eerste, meest kwetsbare stadia. Bovendien kan de gevonden snellere ontwikkeling bij hogere temperaturen invloed uitoefenen op de periode van immigratie. Hierdoor wordt de groei op de wadplaten beïnvloed, wat van belang is voor de sterfte van de zich vestigende schol.

Predatie is in dit proefschrift slechts zijdelings ter sprake gekomen. Dit is niet omdat predatie niet belangrijk zou zijn, maar omdat het zich in het veld vooralsnog zeer moeilijk laat onderzoeken. Recent zijn hiervoor echter nieuwe methodes ontwikkeld, aan de hand van immunologische technieken. In de praktijk zijn deze methoden bij vislarven nog nauwelijks toegepast, maar ze verdienen in de toekomst zeker meer aandacht.

Een ander interessant probleem biedt het in een vroeg stadium onderscheiden van de verschillende paaibestanden, om bijvoorbeeld de afkomst van de intrekende larven beter vast te kunnen stellen. Enzym onderzoek heeft bij schol nog geen resultaten opgeleverd, terwijl ook otoliet morfologie niet bruikbaar lijkt door de eenvormigheid van de larvale otolieten. Element analyse van de otolieten m.b.v. röntgen analytische methoden zou hier mogelijktoewijst toegepast kunnen worden, en daarbij misschien ook informatie kunnen verschaffen over de temperatuur waarbij elk individu is opgegroeid. Ook immunologische methodes zouden goede mogelijkheden bieden voor het onderscheiden van verschillende populaties

Het is te hopen dat deze technieken makkelijker toegankelijk worden en dat ze net zo vruchtbaar zullen worden voor toekomstig onderzoek als de otolieten dat zijn geweest voor het onderzoek naar groei van vislarven.

9151/91