BIBLIOTHEEK
RIJKSINSTITUUT VOOR
VISSERIJONDERZOEK
RIVO

ZE 87-03

biblC

Sexe verschillen in de verdeling van energie over somatische groei en voortplanting bij Noordzee schol (Pleuropectus platessa L).

januari - augustus 1986

B. Ibelings

refw.
pleuronecte

ZE 87_03

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK
IJMUIDEN

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK

Haringkade 1 — Postbus 68 — IJmuiden — Tel. (02550) 3 16 14

Afdeling: Biologisch Onderzoek Zeevisserij

Rapport: ZE 87-03 biblc

Sexe verschillen in de verdeling van energie over somatische groei en voortplanting bij Noordzee schol (Pleuropectus platessa L).
januari - augustus 1986

Auteur: B. Ibelings

ref(s).
pleuronectes platessa
energy budget

Project. 10.011 - Schol-onderzoek

Projectleider: A.D. Rijnsdorp

Datum van verschijnen: juni 1987.

Inhoud: zie inhoudsopgave.

DIT RAPPORT MAG NIET GECITEERD WORDEN ZONDER TOESTEMMING VAN DE DIRECTEUR VAN HET R.I.V.O.

=ra.86

INHOUD

SAMENVATTING

1. ALGEMENE INLEIDING

2. DE ONTWIKKELING VAN DE TESTES EN GESLACHTSPRODUKTEN BIJ SCHOL.
   2.1. Inleiding
   2.2. Materiaal en methode
   2.3. Resultaten en discussie

3. VOEDSELOPNAME DOOR SCHOL TIJDENS HET PAAISEIZOEN.
   3.1. Inleiding
   3.2. Materiaal en methode
   3.3. Resultaten
   3.4. Discussie

4. HET ENERGIE BUDGET VAN MANNETJES EN VROUWTJES SCHOL.
   4.1. Inleiding
   4.2. Materiaal en methode
   4.3. Resultaten
   4.4. Discussie

NAWOORD

LITERATUUR OPGAVE

FIGUREN EN TABELLEN

SAMENVATTING

In deze studie wordt het energiebudget van mannetjes- en vrouwtjes schol (Pleuronectes platessa L) gepresenteerd. Gebleken is dat vrouwtjes schol gedurende het groeiseizoen een hogere energie produktie heeft. Echter ook de investering door vrouwtjes schol in voortplanting is groter dan bij mannetjes schol.
De afname van de totale energieinhoud van het lichaam van vrouwtjes schol tijdens het paaiseizeon is groter dan bij mannetjes schol. De investering door mannetjes schol in somatische groei neemt sterk af nadat de mannetjes geslachtsrijp geworden zijn, dit in tegenstelling tot vrouwtjes schol.

Het achterblijven van de lengtegroei bij mannetjes schol in vergelijking met vrouwtjes schol wordt verklaard uit:

- Het op jonge leeftijd geslachtsrijp worden van mannetjes schol.
- Verschillen in de verdeling van energie over voortplanting en somatische groei tussen beide sexen.

De leeftijd en lengte waarop schol geslachtsrijp wordt, zal worden geanalyseerd. Hierbij wordt gebruik gemaakt van materiaal dat verzameld werd tijdens 2 rijpheidssurveys in de paaiseizoenen 1985 en 1986.

Het vaststellen van het stadium van geslachtsrijpheid bij mannetjes schol tijdens de rijpheidssurveys bleek moeilijkheden te geven. Hier wordt een methode gepresenteerd om het onderscheid via histologisch onderzoek te geven.

Bij het opstellen van het energiebudget wordt aangenomen dat schol tijdens het paaiseizoen geen voedsel opneemt. In deze studie wordt bekeken of deze aanname correct is.

1. ALGEMENE INLEIDING.

Het is een bekend gegeven dat de lengtegroei van mannetjes bij vele vissoorten achterblijft bij die van vrouwtjes (Love 1970, 1980). Dit geldt zeker ook voor platvis, waaronder schol (Pleuronectes platessa L) (Roff, 1982). Deze achterstand wordt door de auteurs toegeschreven aan het eerder geslachtsrijp worden van de mannetjes vis. De energie die op jonge leeftijd besteed wordt aan voortplanting gaat verloren voor somatische groei van mannetjes vis.
Het achterblijven in groei van mannetjes vis zou echter mede het gevolg kunnen zijn van een verschil in het mechanisme dat de energie verdeling over voortplanting en groei bepaalt. Volgens deze opvatting zou mannetjes schol ook op latere leeftijd minder energie aan somatische groei besteden dan vrouwtjes schol.
Energie wordt verkregen uit de voedselopname tijdens het groeiseizoen (april-december) (Wimpenny, 1949). De energie wordt verdeeld over metabolisme, groei en uitscheiding van afvalstoffen (Marshall Adams et. al., 1982) Onder groei wordt hier verstaan somatische groei, opslag van reservestoffen en groei van gonadenweefsel. Vanaf oktober gaat de groeisnelheid van het lichaam omlaag en komt er energie beschikbaar voor de ontwikkeling van de gonaden (Rijnsdorp, 1983).

Het paaiseizoen start half december en loopt tot eind maart (Wimpenny, 1949). Gedurende deze periode neemt schol geen voedsel op (Todd, 1911).
De vissen zijn dan voor het metabolisme afhankelijk van de opgeslagen reservestoffen, voornamelijk vet en eiwit. Door het onttrekken van deze reserves aan het weefsel stijgt het watergehalte van de vis (Dawson & Grimm, 1980). De conditie van de vissen tijdens het paaiseizoen loopt terug. Na afloop van het paaiseizoen wordt weer voedsel opgenomen. De beschikbare energie wordt in de eerste plaats gebruikt om de conditie te herstellen. Daarna wordt energie geïnvesteerd in somatische groei.
We zien een seizoens-gebonden patroon in de verdeling van energie over somatische groei en voortplanting. Kennis van sexe verschillen in de verdeling van energie kan inzicht geven in de reden(en) van het achterblijven van de lengtegroei bij mannetjes schol.
Gegevens over het energie-budget van vrouwtjes schol zijn verzameld door van Lent (1984) en Maryniak (1985). Onderzoek naar de energie verdeling bij mannetjes schol werd nog niet uitgevoerd. In deze studie wordt het energiebudget van mannetjes schol gepresenteerd. Dit wordt vergeleken met dat van vrouwtjes schol (hoofdstuk 4).

Er werd geconstateerd dat mannetjes schol eerder geslachtsrijp wordt dan vrouwtjes schol. De preciese leeftijd en lengte waarop dit gebeurt is echter niet bekend. Om deze reden werden in het voorjaar van 1985 en 1986 speciale rijpheidssurveys uitgevoerd. Uit het verzamelde materiaal wordt de lengte en leeftijd bepaald waarop schol geslachtsrijp wordt (hoofdstuk 4).
Bij de verwerking van het materiaal van deze surveys werden moeilijkheden ondervonden bij de stadia indeling van scholmannetjes.

Met name het onderscheid tussen juveniele en uitgepaaide mannetjes schol is moeilijk te bepalen. Door middel van histologisch onderzoek werd de ontwikkeling van de geslachtsprodukten en de testes gevolgd. Op deze wijze werd getracht de stadia te onderscheiden (hoofdstuk 2)
In deze studie en vele andere, wordt aangenomen dat schol tijdens het paaiseizoen geen voedsel opneemt. Deze aanname berust op een smalle empirische basis (Todd, 1911). Tijdens de rijpheids surveys werd bekeken of de schol voedsel opgenomen had (aanwezigheid van voedselresten in het maag-darm-kanaal). De resultaten hiervan worden in dit rapport gepresenteerd (hoofdstuk 3).

2. DE ONTWIKKELING VAN DE TESTES EN GESLACHTSPRODUKTEN BIJ SCHOL

2.1 Inleiding

De ontwikkeling van de testes start in oktober. Bij de aanvang van het paaiseizoen hebben de testes een volledig rijp stadium bereikt. Uiterlijk is er een verandering van kleur, omvang en hoeveelheid homvocht waarneembaar. Aan de hand van deze kenmerken wordt een indeling gemaakt in zeven rijpheidsstadia (tabel I).
Aan het eind van het paaiseizoen zijn de testes teruggekeerd naar het stadium van vóór het paaiseizoen. Hierdoor is het onderscheid tussen het uitgepaaide en juveniele stadium moeilijk te maken.

In dezelfde periode ontwikkelen zich de geslachtsprodukten. Door Hiliya (1984) worden de volgende stadia onderscheiden: spermatogonium, primaire spermatocyte, secundaire spermotacyte, spermatide, sperma cel. Bij de teleostei verloopt deze spermatogenese binnen een cyste, dat wil zeggen dat alle delingsprodukten van een spermatogonium in een groep bij elkaar liggen en omgeven zijn door een wand (Huisman et. al. 1979). De wand wordt gevormd door Sertoli-cellen, die een voedingsfunctie vervullen.

Met behulp van histologische preparaten werd de spermatogenese gevolgd. Getracht werd het onderscheid tussen het juveniele stadium en het uitgepaaide stadium door middel van dit histologische onderzoek te bepalen.

2.2 Materiaal en methode

Schol, stadium 1 en 7 van verschillende afmetingen, werd verzameld tijdens de rijpheidssurvey van 1986 in de Zuidelijke Noordzee (figuur 1). Het materiaal werd ingevroren bij -20^{o}C tot aan verdere bewerking.

De schol werd snel ontdooid, waarna de hommetjes werden vrijgeprepareerd. Vervolgens werden de hommetjes gedurende minimaal 48 uur gefixeerd in een oplossing van $CaCl_2$ en formaline (1.09 $CaCl_2$; 10 ml formaline ; 90 ml bidest). De gefixeerde hommetjes werden gedurende 2x25 minuten ontwaterd in 2,2 dimethoxypropaan op een handwarme kookplaat. Het materiaal werd nu overgebracht in chloroform (15 minuten). De hommetjes werden overnacht in vloeibare parafine in de stoof geplaatst (60^{o}C) en vervolgens in blokjes parafine gegoten.
Op een microtoom werden coupes van 7 m gesneden. Deze coupes werden in een strekvloeistof van gelatine op een objectglas gepakt. Vervolgens werden de coupes gekleurd met haemaluin-phloxine:

- parafine oplossen in xylol gedurende 2x5 minuten
- doorvoeren in een alcohol reeks (50%, 70%, 96%) gedurende 5 minuten per stap
- kleuren in haemaluin gedurende 15 minuten
- spoelen in stromend water gedurende 10 minuten
- kleuren in phloxine (1%) gedurende 10 minuten

- 4 maal onderdompelen in aqua-dest
- 4 maal onderdompelen in iedere stap van een alcohol reeks (50%, 70%, 96%)
- doorvoeren in een xylol reeks gedurende 5 minuten per stap. (3 stappen)

Tenslotte werden de coupes ingebed in een druppel entellan, afgesloten met een dekglas en overnacht gedroogd bij kamertemperatuur.

2.3. Resultaten en discussie

Figuur 2 (uit Bruslé 1982) geeft een beeld van de spermatogenese zoals die ten dele in de preparaten waarneembaar is. We verwachten in het juveniele stadium (stadium 1) voornamelijk spermatogonia. De spermatogonia zijn het nl begin van de ontwikkeling van de geslachtsprodukten bij mannetjes. In preparaten van het uitgepaaide stadium (stadium 7) verwachten we voornamelijk leeg bindweefsel, omdat de geslachtsprodukten zijn geloosd.

In vrijwel alle preparaten waren cysten met spermatogonia zichtbaar. Wel zijn de spermatogonia in verschillende stadia van ontwikkeling.
Bij jonge schol zijn de spermatogonia in een vroeg stadium van de ontwikkeling. De spermatogonia hebben zich nog niet gedeeld. Het is mogelijk dat deze vissen nog in hetzelfde paaiseizoen rijp worden.

Een deel van de preparaten vertoonde lege cysten. Lege cysten in het preparaat kunnen wijzen op een schol die is uitgepaaid. Omdat in meerdere preparaten naast lege cysten eveneens cysten met spermatogonia te zien waren gaat het mogelijk om vissen die zich opnieuw ontwikkelen naar een rijp stadium, nadat al gepaaid is.

In andere preparaten was tussen de cysten met vocht gevuld lumen zichtbaar. Dit kan een gevolg zijn van krimp die is opgetreden in de weefsels a.g.v. een slecht verlopen fixatie. De slechte fixatie is te wijten aan het invriezen van het materiaal en het daarop volgende ontdooien. Hierbij kunnen de cellen beschadigd raken.
De kwaliteit van het materiaal is dan ook niet dusdanig dat een kwantificering van de resultaten gerechtvaardigd is. Percentages rijpe schol per lengte stadium kunnen niet gegeven worden.

Samenvattend:
Een preparaat met cysten die gevuld zijn met spermatogonia in een vroeg stadium van de ontwikkeling duidt op testes in het juveniele stadium. Zijn er daarentegen lege cystes waarneembaar en met vocht gevuld binnen tussen de cystes dan duidt dit op testes in het uitgepaaide stadium.

Door problemen met de fixatie is het moeilijk uit het materiaal conclusies te trekken. Te denken valt aan een vervolg studie van vers materiaal verspreid verzamelt over het paaiseizoen. Deze studie zou antwoord moeten geven op vragen als:

- Op welk tijdstip start de spermatogenese?
- Ontwikkelt schol zich tijdens het paaiseizoen meerdere malen tot een rijp stadium?
- Worden spermatogonia die laat in het paaiseizoen nog aanwezig zijn geresorbeerd, of blijven de spermatogonia gedurende het groeiseizoen aanwezig?

3. VOEDSELOPNAME DOOR SCHOL TIJDENS HET PAAISEIZOEN

3.1. Inleiding

Zoals gesteld is berust de aanname dat schol tijdens het paaiseizoen geen voedsel opneemt op een smalle empirische basis (Todd, 1911). Hier wordt nagegaan of deze aanname juist is. Indien er een relatie is tussen het vasten en het deelnemen aan de paai wordt verwacht dat juveniele en uitgepaaide schol wel voedsel opneemt i.t.t. geslachtsrijpe schol. Tijdens de rijpheids reizen in 1985 en 1986 werden dan ook juveniele, paairijpe en uitgepaaide schol onderzocht op aanwezigheid van voedsel in het maag-darm kanaal.

Tevens wordt bekeken of de lengte van de vissen en de intensiteit van de paaiactiviteit ter plaatse van de vangst invloed heeft op de mate waarin schol voedsel opneemt tijdens het paaiseizoen. Hetzelfde wordt bekeken voor de afstand van de vangstplaats tot de kust.

3.2 Materiaal en methode

Schol werd verzameld tijdens de twee rijpheidssurveys in het begin van 1985 en 1986 (de piek van het paaiseizoen). De survey werd uitgevoerd in de Zuidelijke Noordzee. Gevist werd met een boomkor van 6 m. De 40 stations waren verdeeld over 5 raaien loodrecht op de kust (figuur 1). De afstand tot de kust bedroeg 3, 6, 12, 24, 36, 48, 60, 72, 84 en 96 mijl.

Van de schol werd de lengte, de sexe, het stadium van geslachts-rijpheid en het al of niet gevuld zijn van het maag- darmkanaal genoteerd.

Significantie werd bepaald d.m.v. de X^2-toets.

3.3 Resultaten

Het percentage geslachtsrijpe schol dat tijdens de paaiseizoenen van 1985 en 1986 voedsel heeft opgenomen ligt significant lager dan het percentage bij juveniele en uitgepaaide schol. Dit geldt voor zowel mannetjes als vrouwtjes schol (Tabel II). Bij mannetjes schol liggen de percentages in 1986 wat lager dan in 1985. Het percentage geslachtsrijpe vrouwtjes dat voedsel heeft opgenomen ligt in 1985 significeerd lager ($P < 0.05$) dan bij mannetjes. Voor een vergelijking tussen verschillende jaren is echter onvoldoende materiaal beschikbaar. De trend in 1985 en 1986 is zeker vergelijkbaar.

Heeft de lengte van de vissen invloed op het al of niet gevuld zijn van het maag-darmkanaal? Tabel III geeft de percentages uitgesplitst naar lengteklasse. Het betreft gegevens van de rijpheidssurvey uit 1986. Bij de junveniel mannetjes zijn het met name grotere vissen die voedsel hebben opgenomen. Een vergelijkbare trend zien we bij vrouwtjes schol. Voor rijpe en uitgepaaide schol zijn geen verschillen aan te geven door het ontbreken van kleinere lengteklassen.

De paaiplaatsen van de schol worden gegeven door Harding et. al. (1978) (figuur 3). Er wordt een waardering van I t/m V toegekend aan de intensiteit van de paaiactiviteit, uitgedrukt in het aantal eieren per m^2. Enige relatie tussen de paaiintensiteit en de percentages schol die voedsel hebben opgenomen werd echter niet aangetoond (tabel IV). Opvallend is het hoge percentage juveniele schol met gevuld maag- darmkanaal in gebieden met waardering IV. Of hier biologische betekenis aan toegekend moet worden is onbekend.

Tabel V geeft de percentages schol met gevuld maag-darmkanaal in relatie tot de afstand tot de kust van de plaats waar de vis gevangen werd. Indien we geslachtsrijpe en juveniele schol vergelijken die op gelijke afstand uit de kust is gevangen zien we dat de percentages geslachtsrijpe schol die voedsel hebben opgenomen significeert lager ($P<0.05$) zijn dan die bij juveniele schol.

Juveniele mannetjes die vlak onder de kust werden gevangen vertonen een lager percentage met gevuld maag-darmkanaal dan juveniele mannetjes die verder uit de kust gevangen werden.

3.4 Discussie

Afgezien van het stadium van geslachtsrijpheid liggen de percentages schol met gevuld maagdarmkanaal tijdens het paaiseizoen lager dan buiten het paaiseizoen. Tijdens het groeiseizoen is het percentage schol met gevuld maag-darmkanaal vaak wel 100% (mondelijke mededeling Rijnsdorp). De aanname dat schol tijdens het paaiseizoen minder voedsel opneemt is dus correct.

Dit geldt in sterkere mate voor geslachtsrijpe schol. Het al of niet deelnemen aan de voortplanting heeft invloed op de opname van voedsel in die periode.
De vraag is echter of deze verschillen in voedselopname niet veroorzaakt worden, door andere factoren zoals de lengte afhankelijke verdeling van schol over de Noordzee. De jonge schol leeft vlak onder de kust. Oudere en dus grotere schol leeft in dieper water, verder uit de kust. Het zou mogelijk zijn dat een groter voedselaanbod in de kustwateren verantwoordelijk is voor het hogere percentage gevuld maag-darmkanaal bij juveniele schol.
In paragraaf 3.3 kunnen we lezen dat dit niet het geval is. Ook bij geslachtsrijpe en juveniele schol die op gelijke afstand uit de kust wordt gevangen, wordt door de juveniele schol vaker voedsel opgenomen tijdens het paaiseizoen dan door geslachtsrijpe schol.

Juveniele mannetjes die vlak onder de kust werden gevangen hebben minder vaak voedsel opgenomen dan juveniele mannetjes die verder uit de kust werden gevangen. Dit kan een gevolg zijn van een verschil in lengte of van de lage temperatuur van het zeewater vlak onder de kust. Tijdens de winters van 1985 en 1986 waren de temperaturen van het zeewater lager dan gemiddeld.

Schol die deelneemt aan de voortplanting neemt dus niet of nauwelijks voedsel op. Dit is ook voor andere vissoorten beschreven, o.a. spiering (Osmerus mordax L.) (Foltz & Norden, 1977); snoek (Esox Lucius L.) (Mann, 1975), Love (1980) geeft nog enige soorten. Waarom vasten deze vissen tijdens het paaiseizoen? In de literatuur worden enkele suggesties gedaan, kortere daglengte tijdens de wintermaanden beperkt de mogelijkheden voor predatoren om prooi te vangen.
(Mann, 1975). De lage temperatuur van het zeewater tijdens de wintermaanden kan ook invloed hebben. De spijsverteringsprocesssen van de koudbloedige vissen verlopen slechts langzaam. Hierdoor zou evt. opgenomen voedsel slechts weinig energie leveren (Foltz & Noorden, 1977). Een andere mogelijkheid doet zich met name bij vrouwtjes voor. De gezwollen kuit kan druk uitoefenen op het spijsverteringsstelsel en daardoor het functioneren van de spijsvertering verhinderen (Love, 1980).
Een recente theorie is de volgende:
Opname van voedsel heeft direkt een verhoging van het metabolisme tot gevolg. Voor de afbraak van voedsel, het transport en assimilatie van de stofwisselingsprodukten is zuurstof nodig. De bovengrens aan het metabolisme wordt gesteld door de zuurstof opnamecapaciteit. Dat opname van voedsel zuurstof kost wordt het specifiek dynamisch effect van het voedsel genoemd (specifiek dynamic action, SDA).
De grootte van de SDA is naast de hoeveelheid voedsel afhankelijk van de samenstelling van het voedsel (Fonds & Rijnsdorp, 1986). Naast de SDA kost ook het zoeken en opnemen van voedsel zuurstof. Mogelijk zijn deze zuurstofkosten voor schol tijdens het paaiseizoen te hoog. Schol heeft een betrekkelijk kleine zuurstofopname capaciteit (mond mededeling Rijnsdorp). De schol heeft mogelijkheid alle beschikbare zuurstof nodig voor de paaiactiviteiten. Het zou in dat geval gunstiger zijn de opgeslagen reservestoffen te verbruiken dan zuurstof te verliezen aan SDA en voedselopname.

4. HET ENERGIEBUDGET VAN MANNETJES EN VROUWTJES SCHOL

4.1. Inleiding

In het eerst hoofdstuk werd al ingegaan op de constatering dat de lengtegroei van mannetjes schol achterblijft bij die van vrouwtjes schol. Hiervoor werden twee mogelijke oorzaken gegeven:

1) Mannetjes schol wordt eerder geslachtsrijp dan vrouwtjes schol. De achterstand in somatische groei is het gevolg van het op jongere leeftijd investeren van energie in de voortplanting.

2) De achterstand in somatische groei is niet uitsluitend het

gevolg van de vroege geslachtsrijpheid. Mannetjes schol besteed ook op lagere leeftijd minder energie aan voortplanting doordat:

a) De totale hoeveelheid energie die mannetjes te besteden hebben kleiner is dan die van vrouwtjes schol;
b) Van de beschikbare hoeveelheid energie wordt door mannetjes schol een kleiner deel besteed aan somatische groei. M.a.w. de verdeling van energie over voortplanting en groei zou verschillen voor beide sexen. In deze studie wordt het energie budget van beide sexen vergeleken.

Tevens wordt de lengte en leeftijd waarop schol geslachtsrijp wordt geanalyseerd.

4.2. Materiaal en methode

Lengte en leeftijd waarop schol geslachtsrijp wordt.
Uit de marktbemonstering werden gegevens verkregen over groei en rijpheid van schol. Daarnaast werd, met name voor de jongste leeftijdsklassen, gebruik gemaakt van gegevens die verzameld werden tijdens de rijpheidssurveys van 1985 en 1986. In de marktbemonstering komt nl. alleen de snelst groeiende jonge vis terecht.

De leeftijd waarop 50% van de schol geslachtsrijp wordt, werd bepaald uit de GM regressie van de logit getransformeerde percentages rijpe schol (logit $P = \frac{1}{2} \ln(p/(1-p))$.

Bepaling energieinhoud

De methode die gevolgd werd bij de bepaling van de energie inhoud van de vissen is gedeeltelijk dezelfde als bij van Lent (1984). Tabel VI geeft een overzicht van de gebruikte vismonsters die werden verkregen via de boomkor vissers. Tabel VI geeft tevens een overzicht van de monstergegevens van materiaal uit 1984, dat in deze studie verwerkt werd.

Uit de vismonsters van 1986 werden de mannetjes geselecteerd, waarna lengte, gewicht en stadium van geslachtsrijpheid werden genoteerd. De vis werd ingevroren tot verdere analyse. Na het ontdooien werden mengmonsters samengesteld per rijpheidsstadium uit schol afkomstig uit één monster. Indien mogelijk bestond een mengmonster uit 10 vissen, echter nooit minder dan 3 vissen. Ook werden meerdere mengmonsters uit dezelfde groep samengesteld als er 20 of meer vissen beschikbaar waren.
De mengmonsters werden vermalen tot "gehakt". Hieruit werden 3 deel-monsters genomen. Deze werden gewogen tot op 2 decimalen nauwkeurig en gedroogd bij 60°C tot constant gewicht. Vervolgens werd het drooggewicht bepaald tot op 3 decimalen nauwkeurig.

In tegenstelling tot van Lent (1984) en Maryniak (1985) werd geen gebruik gemaakt van een bomcalorimeter om de energie inhoud van de vissen te bepalen. Van de gedroogde schol werd het vet- en eiwit gehalte bepaald. Door het toekennen van een calorische waarde aan

vet en eiwit (resp. 9.45 en 5.65 kcal g^{-1}) kan de energiewaarde van de vis berekend worden. Door o.a. Fonds (1986) wordt naast de waarde van 5.65 voor eiwit een waarde van 4.73 kcal g^{-1} opgegeven. Deze laatste waarde is gecorrigeerd voor energie die verloren gaat via de uitscheidingsprodukten, m.n. ammonia. Om te kunnen vergelijken met resultaten verkregen via de bomcaloriemeter wordt in deze studie de waarde 5.65 kcal g^{-1} gehanteerd. De twee methodes geven overeenkomstige resultaten (Dawsons & Grimm, ,1980) (Fonds in voorbereiding). Dat blijkt ook uit deze studie, zie paragraaf 4.4. -asgewicht. Dat deze methode correct is wordt o.m. aangetoond door Dawson & Grimm (1980).
Het asgehalte werd bepaald door een deelmonster te verassen gedurende 12 uur bij 600°C. Na afkoeling in een exsiccator werd het gewicht bepaald tot op 3 decimalen nauwkeurig.

Berekening energiebudget

De percentages vet en eiwit werden d.m.v. de conditiefactor ($CF=W/l^3 \cdot 10^5$) omgerekend naar absolute waarden voor een standaard vis van 30 cm en 4 jaar. Deze mogelijkheid wordt o.a. gegeven door Iles (1974). Op deze wijze wordt het gebruik van percentages vermeden. Veranderingen in het percentage vet of eiwit duiden nl. niet noodzakerlijkerwijs op veranderingen in de absolute hoeveeheid vet of eiwit.
De energie inhoud van een vis wordt vervolgens berekend door vermenigvuldiging van de hoeveelheid vet en eiwit met resp. 9.45 en 5.65 kcal g.
De beschikbare hoeveelheid energie, d.w.z. de netto produktie tijdens het groeiseizoen (= netto zomerproduktie) wordt verdeeld over winter metabolisme, somatische groei en voortplanting. Dit energiebudget werd op de volgende wijze berekend: Er werd een groeicurve van schol opgesteld, gebruik makend van von Bertalanffy's groei vergelijking en de gemiddelde lengte van schol voor iedere leeftijd. De gemiddelde lengte werd verkregen uit materiaal van de rijpheidssurveys en de marktbemonstering. Met de parameters uit de groeicurve (tabel VII a) kan de lengte van schol voor iedere leeftijd berekend worden (tabel VIII). De lengte werd omgerekend naar gewicht d.m.v. de conditiefactoren uit de marktbemonstering (tabel VII b). Hierbij werd onderscheid gemaakt in juveniele/geslachtsrijpe schol en het rijpheids stadium (paairijpheid/uitgepaaid). De overgang van het juveniele naar het geslachtsrijpe stadium werd bepaald uit de percentages rijpe schol voor iedere leeftijd (tabel IX).

De energie inhoud van schol kan berekend worden uit het gewicht van de vis, met gebruikmaking van het percentage drooggewicht (Tabel VII d) en de in deze studie bepaalde energiewaarden (Tabel VII c). De netto zomerproduktie werd berekend uit het verschil in energie inhoud van twee opeenvolgende jaren (energie inhoud in december - energieinhoud in februari) (Tabel VIII).
De energie besteed aan somatische groei werd berekend uit het verschil in energieinhoud in februari van twee opeenvolgende jaren (Tabel VIII).
De energie besteed aan wintermetabolisme + voortplanting werd

berekend uit het verschil in energie inhoud in februari en december van één paaiseizoen (energie inhoud in februari -energie inhoud in december)(Tabel VIII).

4.3. Resultaten

Lengte en leeftijd waarop schol geslachtsrijp wordt

De leeftijd waarop 50% van de schol geslachtsrijp wordt werd bepaald op 4.3 jaar voor vrouwtjes schol en 2.2 jaar voor mannetjes schol (figuur 4). Rijnsdorp en van Leeuwen (1985) bepalen de leeftijd waarop 50% van de schol geslachtsrijp wordt op resp. 4.3 jaar en 1.8 jaar.
De lengte waarop 50% van de vrouwtjes schol geslachtsrijp wordt varieerd tussen 31.2 cm in 1976 en 34.4 cm in 1982 (Rijnsdorp en van Leeuwen 1985).

Gehaltes droge stof, vet en eiwit

De hoogste gehaltes aan droge stof, vet en eiwit worden in december bereikt, bij de aanvang van het paaiseizoen. Tabel X geeft de percentages water, vet, eiwit en as per stadium van geslachtsrijpheid gedurende het paaiseizoen. In tabel XI is de verandering van het drooggewicht, eiwitgewicht en vetgewicht uitgezet voor standaardvis van 30 cm en 4 jaar. De gehaltes nemen af naarmate het paaiseizoen vordert. De laagste waarden worden eind maart, het eind van het paaiseizoen bereikt. Opvallend is de sterke afname van het eiwitgehalte bij vrouwtjes schol. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de afgifte van de eieren door de vrouwtjes schol.

Het energiebudget

Als gevolg van de daling van het vet en eiwitgehalte van schol gedurende het paaiseizoen daalt de energiewaarde van de vis (Tabel XI).
Figuur 5 geeft een beeld van de verdeling van de beschikbare energie over voortplanting en groei. De netto zomerproduktie van mannetjes schol bereikt eerder de maximale waarde dan die van vrouwtjes schol. Het maximum ligt echter een factor 3 à 4 lager. De netto-zomerproduktie van geslachtsrijpe vrouwtjes ligt dus hoger dan die van geslachtsrijpe mannetjes. Dit geldt echter niet voor juveniele schol. De netto-zomerproduktie van de (juveniele) mannetjes ligt gedurende de eerste twee jaar hoger dan die van de vrouwtjes (vnl door iets grotere gemiddelde lengten in eerste levensjaren).
Het aandeel van de netto-zomerproduktie dat aan voortplanting en wintermetabolisme besteed wordt, neemt toe bij het ouder worden van de vissen (overeenkomstig met Craig, 1977). Uiteindelijk wordt vrijwel de gehele netto-zomerproduktie besteed aan voortplanting en wintermetabolisme.

Het aandeel van de netto-zomerproduktie dat aan somatische groei besteed wordt vertoont een tegenovergesteld patroon. Bij mannetjes

schol neemt het aandeel dat aan somatische groei besteed wordt sterk af vanaf het tweede jaar, wanneer het grootste deel van de mannetjes geslachtsrijp wordt. Door vrouwtjes schol wordt gedurende een langere periode energie besteed aan somatische groei. De afname van dit aandeel in de besteding van energie is ook na het geslachtsrijp worden minder sterk dan bij mannetjes schol.

4.4. Discussie

Lengte en leeftijd waarop schol geslachtsrijp wordt.

Volgens Calow & Townsend (1981) wordt de fitness van een organisme uiteindelijk gezien als het voorplantingssucces gedurende het leven (life time reproductive output). De natuurlijke selectie grijpt aan op het voortplantingssuccess van de individuele vis.
Afhankelijk van de milieu omstandigheden zal er een bepaalde lengte en leeftijd zijn waarop een vis voor de eerste maal geslachtsrijp moet worden om het voortplantingssucces te maximaliseren.

Vele auteurs menen dat vissen geslachtsrijp worden bij het bereiken van een bepaalde lengte, onafhankelijkheid van de leeftijd (zie Love, 1970; 1980). Volgens Stearns & Crandall (1984) is het niet de lengte noch de leeftijd van een vis die bepaalt wanneer de vis geslachtsrijp wordt. Bij de veranderende milieu omstandigheden wordt het "programma" dat bepaald bij welke lengte/leeftijd een vis geslachtsrijp wordt aangepast. Dit "programma" maakt een grote fenotypische plasticteit mogelijk.

Veranderingen in het water-, vet en eiwitgehalte.

Tijdens het paaiseizoen verandert het aandeel van o.m. vet eiwit en water in de samenstelling van het lichaan van de vis. De opgebouwde vet- en eiwitreserves worden verbruikt. Deze reserves zijn voornamelijk opgeslagen in spierweefsel en in mindere mate in de lever (Dawson & Grimm, 1980). In eerste instantie worden de vetreserves verbruikt. Het vetgehalte van de vis daalt (Fonds in voorbereiding).
Pas na het uitputten van de vetreserves worden eiwitreserves verbruikt. Zowel mannetjes- als vrouwtjes schol gebruiken de vetreserves als brandstof voor het metabolisme in de periode waarin geen voedsel wordt opgenomen. Daarnaast gebruiken de vrouwtjes de vetreserves voor de rijping van de ovaria. Transport naar de testes is er echter nauwelijks (Love, 1980). Toch is de afname van het vetgehalte bij mannetjes schol iets groter dan bij vrouwtjes schol. Mogelijk is dit een gevolg van actief paaigedrag door de mannetjes.

Het totale energieverbruik door vrouwtjes is groter dan bij mannetjes (Diana & Mackay, 1979). In deze studie wordt dit bevestigd. Vrouwtjes investeren een groter deel van de lichaams-eiwitten in reproductie. Een groot deel hiervan wordt direct gebruikt voor de rijping van de eieren (Dawson & Grimm, 1980).

Het verbruik van de energiereserves heeft een uitputting van het

lichaam tot gevolg. Deze uitputting van het lichaam is bij vrouwtjes schol groter dan bij mannetjes schol. Het herstel na afloop van de paai duurt bij vrouwtjes dan ook langer (Love, 1980). Overigens zijn de veranderingen in het lichaam afhankelijk van het soort voedsel dat werd opgenomen (Fonds in voorbereiding). Mogelijk wordt selectief voedsel opgenomen om vetten met een hoog percentage verzadigde vetzuren als energiebron te kunnen gebruiken. (Love, 1970).

Er bestaat een interne relatie tussen het vet- en watergehalte van een vis, met name voor vette vis zoals haring (Clupea hurengus L.), (Love, 1970). Het onttrekken van vet (en eiwit) aan het weefsel leidt tot een toename van de hoeveelheid water in de weefsels. Op deze wijze blijft het gewicht van de vis op peil. De conditie kan echter wel sterk dalen. Bij langdurig vasten kan het watergehalte van de vis extreem oplopen. Het "record" staat op naam van Hippoglossoides plafessoides L. Aan het eind van het paaiseizoen bestond het lichaam voor 96,18% uit water (Love, 1970). Een hoog waterpercentage aan het eind van het paaiseizoen wijst erop dat de betreffende soort energie in voortplanting investeert ten koste van de eigen lichaamsweefsels. Bij schol is een dergelijk hoog waterpercentage als bij Hippoglossoides platessoides nooit gevonden. De afname van de conditie van schol blijft beperkt. Dit kan verklaren waarom schol tot op hoge leeftijd aan de voortplanting blijft deelnemen (Roff, 1982).
Bovenstaande geldt met name voor vrouwtjes platvis omdat de stijging van het watergehalte bij mannetjes platvis nooit zo extreem is.

Verdeling van energie over voortplanting en somatische groei.

Rijnsdorp et. al. 1983 presenteren de verdeling van energie over voortplanting en groei van vrouwtjes schol in het paaiseizoen. Het energie budget komt goeddeels overeen met het hier gepresenteerde energiebudget van vrouwtjes schol in het paaiseizoen 1986. Een vergelijking tussen van Lent (1984), Maryniak (1985) en deze studie laat zien dat bepaling van de energie-inhoud met de bomcalorimeter ca. 7-10% lager uitvalt dan bepaling volgens de chemische methode. Dit is overeenkomstig de resultaten van Fonds (in voorbereiding).

Het op jonge leeftijd geslachtsrijp worden van mannetjes vis wordt vaak gegeven als verklaring voor de geringere lengte bij de mannetjes van deze vissoorten. Deze vroegere geslachtsrijpheid van mannetjes is mogelijk doordat de gonaden minder plaats innemen dan bij vrouwtjes. Vrouwtjes kunnen op jonge leeftijd niet geslachtsrijp worden doordat er in de buikholte nog geen plaats is voor de gezwollen rijpe kuit. Bovendien moeten de vrouwtjes een grotere hoeveelheid reservestoffen opslaan om de ovaria te laten rijpen. Het lichaam van een jong vrouwtje is nog niet in staat voldoende reserves aan te leggen.

De energie die door de mannetjes op jonge leeftijd wordt geïnvesteerd in de voortplanting gaat verloren voor somatische groei. We zien in deze studie inderdaad dat mannetjes schol, nadat

ze op jonge leeftijd geslachtsrijp geworden zijn, minder energie aan somatische groei besteden. Vrouwtjes schol daarentegen investeert gedurende een groter aantal jaren energie in somatisch groei. Ook nadat de vrouwtjes geslachtsrijp geworden zijn.

Wat is de reden van dit verschil in de verdeling van energie over voortplanting en somatische groei? Kan het achterblijven in lengte van mannetjes schol geheel verklaard worden uit het op jonge leeftijd geslachtsrijp worden? Volgens Roff (1982) wordt hiermee de achterstand in lengte slechts ten dele verklaard.
Om te kunnen groeien moet een vis voedsel verzamelen. Dit betekent dat de vis een verhoogd predatie risico loopt. Vanzelfsprekend geldt dit voor beide sexen. Voor vrouwtjes zijn er echter grotere voordelen verbonden aan groei. De fecunditeit neemt exponentieel toe met de lengte van het lichaam. (Rijnsdorp et al, 1983). Een groter lichaam betekent nl. meer ruimte voor de kuit en een betere mogelijkheid tot opslag van reservestoffen. Een vrouwtje dat groeit verhoogt op deze wijze haar "lifetime reproductive output". Via natuurlijke selectie zullen dus vrouwtjes bevoordeeld worden met een hoge netto-zomer-produktie.

Voor mannetjes schol ligt dit anders. Op een lengte waarbij een succesvolle voortplanting mogelijk is zal verdere groei nauwelijks leiden tot een verhoging van de produktie. De surplusenergie kan vanaf dat moment geheel besteed worden aan voortplanting. Omdat ook voor de rijping van de gonaden minder energie nodig is dan bij vrouwtjes schol, kan de netto-zomerproduktie laag blijven. De mannetjes hoeven minder te foerageren en hebben dus minder kans op predatie.

Men zou het als volgt kunnen samenvatten:
Vrouwtjes schol zal door toedoen van natuurlijke selectie haar groei maximaliseren. Mannetjes schol daarentegen zal zijn groei optimaliseren. Het verschil in lengte tussen beide sexen zou dus verklaard kunnen worden uit een verschil in strategie tussen mannetjes en vrouwtjes schol. Om deze hypothese te toetsen zal onderzoek naar consumptie van schol tijdens het groeiseizoen noodzakelijk zijn.

Tegen de hypothese lijkt het volgende te pleiten:
Indien mannetjes schol tijdens het groeiseizoen mindere kans loopt op predatie dan vrouwtjes schol zou men verwachten dat mannetjes een hogere leeftijd bereiken. Het omgekeerde is echter het geval. Dit hoeft echter niet in tegenspraak te zijn met de hypothese. Mogelijk lopen de mannetjes schol alleen tijdens het paaiseizoen een hoger predatie risico als gevolg van het actieve paaigedrag. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen waarom er grote verschillen bestaan tussen het energiebudget van beide sexen.

NAWOORD

Op deze plaats wil ik Adriaan Rijnsdorp bedanken voor de dagelijkse hulp en begeleiding tijdens het onderzoek. Paul van Banning wil ik bedanken voor hulp bij het vervaardigen van de histologische preparaten, dr. Richter voor hulp bij de interpretatie van datgene wat in de preparaten te zien was.

LITERATUUR OPGAVE

Bligh E.G., Dyer W.J., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol 37 : 911-917.

Bruslé S., 1982. Ultrastructure of testis organization and resting cells in Liza aurata Risso 1810, (Teleostei, Muqilidae). Uit Richter C.J.J., Goos H.J.T., Proc. of the Internat. Symp. on Reprod. Phys. of Fish : 193-196.

Calow P., Townsend C.R., 1981. Resource utilization in growth. Uit Townsend C.R., Calow P., Physiological ecology on evolutionary approach to resource use : 220-244. Blackwell scientific publications London.

Craig J.F., 1977. The body composition of adult perch, perca fluviatilis in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction. J. Anim. Ecol. 46 : 617-632.

Dawson A.S., Grimm A.S., 1980. Quantitative changes in protein, lipid and energy content of the carcass, ovaries and liver of adult female plaice. Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol. 10 : 493-504.

Diana J.S., Mackay W.C., 1979. Timing and magnitude of energy disposition and loss in the body, liver and gonads of Northern pike (Esox lucius). J. Fish Res. Board Can. 36 : 481-489.

Foltz J.W., Norden C.R., 1977. Seasonal changes in food consumption and energy content of smelt (Osmerus mordax) in Lake Michigan. Trans. Am. Fish. Soc. vol. 106, no. 3 : 230-239.

Fonds M., Rijnsdorp A.D., 1985. Eten en groeien symposium biologische raad. Als een vis in het water.

Fonds M. (in voorbereiding). The body composition and caloric value of plaice (Pleuronectes platessa L.) in pelation to the condition of the fish.

Iles T.D., 1974. Allocation of resources to gonad and soma in Atlantic herring (Clupea Nurengus L.) Academic press Inc. London.

Harding D., Nichols J.H., Tungate D.S., 1978. The spawning of the plaice (Pleuronectes platessa L.) in the southern North sea and English channel. Rapp. P. v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 172 : 102-113.

Hibiya T., 1982. An atlas of fish histology, normal and pathological features. Gastav Fischer Verlag, Stuttgart, 147 pp.

Huisman E.A., Richter C.J.J., Hogendoorn H., 1979. College dictaat visteelt LH Wageningen.

Lent van, 1984. Fecunditeit en energiebepalingen bij scholpopulaties (Pleuronectes platesse L.) in de Noordzee. Rapport RIVO ZE 84-03.

Love R.M., 1970. The chemical biology of fishes. Academic Press Inc., London 517 p.

Love R.M., 1980. The chemical biology of fishes II. Academic Press Inc., London.

Mann R.H.K., 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike Esox lucius (L) in two rivers in southern England. J. Fish Biol. 8 : 179-197.

Marshall Adams S., McLean R.B., Parotta J.A., 1982. Energy partitioning in largemouth bass under conditions of seasonally fluctuating prey availability. Trans Am. Fish. Soc. 111 : 549-558.

Maryniak E., 1985. De energieverdeling van individuele scholvrouwtjes (Pleuronectes platessa L.) over lichaamsgroei en voortplanting. Rapport RIVO RE 85-02.

Roff D.A., 1982. Reproductive strategies in flatfish, a first synthesis. Can J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1686-1698.

Roff D.A., 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 1395-1403.

Rijnsdorp A.D., Lent van F., Groeneveld K., 1983. Fecundity and the energetics of reproduction and growth of North sea plaice (Pleuronectes platessa L.). Rapport ICES CM 1983. 6 : 31.

Rijnsdorp A.D., van Leeuwen P.J., 1985. Annual variability in age and length of first maturity of North sea plaice (Pleuronectes platessa L.). Rapport ICES CM 1985/ 6 : 56.

Stearns S.C., Crandall R.E., 1984. Plasticity for age and size at sexual maturity, a life history response to unavoidable stress. Uit: Potts G.W., Wootton R.J. Fish reproduction, Strategies and toctics, Academic Press London, pp 13-33.

Todd R.A., 1911. Report on the food of plaice. Fish Invest Ser II, vol. 11, no. 3.

Wimpenny R.S., 1949. The plaice. The Buckland lectures, Edward Arnold & Co, London, 145 pp.

Table I. Description of the maturity stages used.

Sex		Males (Testis)
Stage code		
1	juvenile	very small
2	ripening	bigger, grey coloured
3	ripe	big and white; milt can be expelled under strong pressure
4	ripe	as 3; can be expelled under slight pressure
5		milt brownish, can be expelled under strong pressure
6	spent	small form of a half moon; brown coloured
7	spent	shrunken; often going back to stage 1
Sex		**Females (Ovaries)**
Stage code		
1	juvenile	lumen transparent, grey coloured
2	ripening	orange coloured oocytes visible
3		as 2 but with a few ripe transparent eggs
4	ripe	ovary completely filled with transparent eggs
5	spawning	eggs partly shed
6	nearly spent	ovary contains only a small amount of ripe eggs
7	spent	ovary small, flabbish and bloodshot; back to stage 2

Tabel II. Percentage schol met gevuld maag-darmkanaal per rijpheids-stadium tijdens het paaiseizoen.

	1985			1986		
	vol	totaal	%	vol	totaal	%
juveniel	231	678	34.1	61	301	24.1
rijp	120	1025	11.7	27	575	4.7
uitgepaaid	30	89	33.7	8	46	17.4
juveniel	126	321	39.3	205	84.9	24.1
rijp	4	261	1.5	5	166	3.0
uitgepaaid	11	27	40.7	10	25	40.0

Tabel III. Percentage schol met gevuld maag-darmkanaal per stadium van geslachtsrijpheid tijdens het paaiseizoen 1986, uitgesplitst per lengteklasse.

	mannetjes				vrouwtjes		
	vol	totaal	%		vol	totaal	%
juveniel				juveniel			
10-15 cm	4	89	4.5	10-15 cm	14	76	18.4
15-20 cm	8	96	8.3	15-20 cm	16	81	19.7
20-25 cm	26	119	21.8	20-25 cm	42	146	28.8
25-30 cm	15	50	30.0	25-30 cm	106	258	41.0
30-35> cm	2	2	100	30-35> cm	34	127	26.8
rijp				rijp			
10-15 cm	-	-	-	10-15 cm	-	-	-
15-20 cm	0	34	0	15-20 cm	-	-	-
20-25 cm	15	191	7.9	20-25 cm	0	9	0
25-30 cm	4	190	2.1	25-30 cm	1	23	4.3
30-35> cm	5	190	2.6	30-35> cm	2	130	1.5
uitgepaaid				uitgepaaid			
10-15 cm	-	-	-	10-15 cm	-	-	-
15-20 cm	1	2	50.0	15-20 cm	-	-	-
20-25 cm	1	8	12.5	20-25 cm	0	1	0
25-30 cm	5	28	17.9	25-30 cm	0	2	0
30-35> cm	2	8	25.0	30-35> cm	5	23	21.7

Tabel IV. Percentage dieren met gevuld maag-darmkanaal per rijpheidsstadium tijdens het paaiseizoen, afhankelijk van de paai-intensiteit ter plaatse (zie figuur 3).

	mannetjes				vrouwtjes		
1985	vol	totaal	%		vol	totaal	%
juveniel				juveniel			
I	390	710	54.9	I	304	745	40.8
II	10	23	43.5	II	13	42	40.0
III	31	127	24.4	III	73	237	30.8
IV	16	19	84.2	IV	14	86	16.3
V	0	1	0	V	7	13	53.8
rijp				rijp			
I	44	421	10.5	I	2	150	1.3
II	39	76	51.3	II	0	7	0
III	10	86	11.6	III	1	51	2.0
IV	8	133	6.0	IV	1	46	2.2
V	1	31	3.2	V	0	6	0
uitgepaaid				uitgepaaid			
I	13	30	43.3	I	3	4	75.0
II	4	10	40.0	II	1	1	100
III	9	26	34.6	III	5	12	41.7
IV	3	19	15.8	IV	0	7	0
V	1	4	25.0	V	0	3	0
1986	vol	totaal	%		vol	totaal	%
juveniel				juveniel			
I	35	251	13.9	I	75	367	20.4
II	3	13	23.1	II	8	43	18.6
III	4	33	12.1	III	19	70	27.1
IV	14	23	60.9	IV	89	144	61.8
V	0	3	0	V	1	12	8.3
rijp				rijp			
I	17	273	6.2	I	2	81	2.5
II	3	141	2.1	II	1	14	7.1
III	3	112	2.7	III	1	41	2.4
IV	3	106	2.8	IV	1	23	4.3
V	0	39	0	V	0	11	0
uitgepaaid				uitgepaaid			
I	2	14	14.2	I	5	9	55.5
II	0	2	0	II	0	2	0
III	3	16	18.8	III	2	3	66.7
IV	2	15	13.3	IV	3	14	21.4
V	0	3	0	V	0	1	0

Tabel V. Percentage schol met gevuld maag-darmkanaal per rijpheidsstadium tijdens het paaiseizoen, in relatie tot de afstand uit de kust.

	mannetjes									
juv	vol	totaal	%	rijp	vol	totaal	%	uitgep	vol	totaal	%
3 mijl	13	60	21.7		0	8	0				
6	10	69	14.5		0	12	0				
12	3	37	8.1		2	35	5.7				
24	4	22	18.2		4	109	3.7				
36	5	52	9.6		6	111	5.4		2	8	25.0
48	4	21	19.0		10	181	5.5		2	13	15.4
60	7	15	46.7		1	43	2.3		2	5	40.0
72	3	11	27.3		0	41	0		1	12	8.3
84	3	5	50.0		0	55	0		0	1	0
96	1	1	100		2	46	4.3		1	6	16.7

	vrouwtjes									
juv	vol	totaal	%	rijp	vol	totaal	%	uitgep.	vol	totaal	%
3 mijl	12	52	23.0						1	1	100
6	26	85	30.6								
12	10	43	23.3		1	10	10.0				
24	15	48	31.3		1	19	5.3		1	1	100
36	23	107	21.5		1	27	3.7		3	5	60
48	12	77	15.6		1	46	2.2		2	2	100
60	26	55	47.2		0	18	0		2	2	100
72	19	53	35.8		1	17	5.9		1	7	14.3
84	16	50	32.0		0	15	0		0	4	0
96	40	67	59.7		0	6	0		0	3	0

Tabel VI. Monstergegevens voor de energiebepalingen paaiseizoen 1984 - 1986

datum	schip	positie	aantal vissen per mengmonster; (aantal mengmonsters)									
			mannetjes					vrouwtjes				
			1	2	3/4	5/6	7	1	2	5	6/7	
09-12-83	GO26	5240N240E							5			
16-12-83	GO26	5230N240E							10			
22-12-83	KW36	Flamb.	2		10			2	10(2)			
13-01-84	GO38							10	10(2)	2		
-01-84	UK		10		10	10		10				
13-02-84	KW145	Flamb.			10	10		10			10	
27-02-84	UK99	DB									6	
09-03-84	GO38	5240N353E						3			10(2)	
12-03-84	KW36							10			10(2)	

			mannetjes						
			1	2	3	4	5	6	7
29-11-85	TH10	5220N310E		10(2)	10(2)				
02-12-85	KW35	5440N050E	10(2)	10(2)	10(2)				
17-12-85	UK69	5430N630E	10	10(2)	10(2)	10			
19-02-86	GO28	5210N330E	10			10(2)	10(2)	10	
24-02-86	UK70	5540N430E				10(2)	10		
04-03-86	YM115	5400N130E					4		
04-03-86	KW145	5400N150E					4	5	10(2)
07-03-86	KW145	5415N1-E	6			6	4	6	4
14-03-86	SL3	5230N3-E				8	10	10(2)	10
10-03-86	UK69	5410N410E				6	10	10(2)	10
03-03-86	UK19	5410N410E	5			7	10	6	1

Tabel VII. Gegevens gebruikt bij de berekening van het energiebudget.

Tabel VIIa. Parameters groeicurve von Bertalanffy

Linf	k	T_o
40.69335	0.34285	0.01
52.67788	0.21812	0.01

Tabel VIIb. Conditiefactoren uit de marktbemonstering 1977-1983

	december (paairijpe schol)	februari (uitgepaaide schol)
juveniel	901.77	896.90
geslachtsrijp	957.76	881.69
juveniel	960.27	927.27
geslachtsrijp	1078.76	823.12

Tabel VIIc. Energiewaarden schol (KJ g^{-1} drooggewicht)

	december	februari
juveniel	21.62	20.50
geslachtsrijp	22.80	20.66
juveniel	22.24	21.65
geslachtsrijp	23.07	20.89

Tabel VIId. Percentage drooggewicht schol

	december	februari
juveniel	23.97	22.11
geslachtsrijp	25.74	22.39
juveniel	25.53	23.13
geslachtsrijp	25.57	21.23

Tabel VIII. Energiebudget mannetjes en vrouwtjes schol paaiseizoen 1986.

	leeftijd	lengte (cm)	gewicht dec (g)	gewicht febr (g)	nettozomer produktie (kJ)	somatische groei (kJ)	wintermetabol + voortplanting (kJ)
	1	11.71	14.524	14.390	353.455	266.392	10.467
	2	20.12	75.746	72.427	708.944	465.280	87.062
	3	26.09	183.321	173.265	762.231	340.864	243.664
	4	30.33	266.708	246.139	445.212	373.636	421.367
	5	33.34	354.439	326.748	996.864	308.757	571.576
♂	6	35.47	427.406	393.395	1024.590	243.486	608.107
	7	36.99	484.741	446.240	1034.685	184.365	780.604
	8	38.06	528.035	486.096	1042.238	139.225	850.320
	9	38.83	560.737	516.200	1042.195	101.013	902.983
	10	39.37	584.458	538.037	1042.461	72.763	941.182
	11	39.75	601.545	553.767	1042.830	54.515	968.198
	12	40.03	614.347	565.552	1042.895	37.432	989.315
	1	10.23	10.280	9.927	298.978	245.742	8.589
	2	18.55	61.393	59.102	591.868	438.473	53.236
	3	25.24	155.834	147.843	908.918	506.128	153.395
	4	30.61	285.913	256.718	1398.290	393.955	402.790
	5	34.94	450.490	359.586	1944.567	466.454	1004.335
♀	6	38.42	607.952	470.171	2353.065	454.281	1478.113
	7	41.24	754.975	576.064	2668.816	441.730	1898.784
	8	43.46	885.511	675.666	2903.388	387.965	2227.086
	9	45.26	1000.158	763.145	3104.998	338.209	2515.423
	10	46.72	1100.103	839.405	3266.647	286.746	2766.784
	11	47.89	1184.839	904.061	3399.603	240.760	2979.901
	12	48.83	1255.987	958.348	3505.510	198.867	31658.843

Tabel IX Percentage geslachtsrijpe schol per leeftijdsgroep voor de rijpheidssurveys 1985/1986.

			1985				
leeftijd (jaren)	1	2	3	4	5	6	7
N/hr	140	3903	1954	1571	431	145	93
percentage rijp	1.4	63.2	67.0	93.7	100	100	100
N/hr	131	2367	2360	1248	292	253	200
percentage rijp	0	1.9	5.2	27.8	89.5	100	100

			1986				
leeftijd (jaren)	1	2	3	4	5	6	7
N/hr	5830	5004	3615	917	898	178	83
percentage rijp	8.6	37.6	77.2	99.7	100	100	100
N/hr	5247	3707	3440	502	342	56	150
percentage rijp	0	0.8	9.9	32.9	72.4	78.5	100

Tabel X Lichaamssamenstelling schol paaiseizoen 1984/1986

paaiseizoen 1984		stadium van geslachtsrijpheid	periode	water %	vet %	eiwit %	as %
		1	dec	76.83±0.31	9.06±1.74	77.62±0.41	13.32
		3/4	dec	74.60±0.70	14.85±2.64	70.70±0.98	14.45± 0.39
	♂	1	febr	75.82±0.64	12.42±1.31	72.33±1.04	15.25±0.32
		3/4	febr	76.30±0.65	14.57±3.80	71.45±0.74	13.98±0.08
		5/6	febr	76.38±1.61	10.42±2.69	73.78±2.02	15.80±0.56
		5/6	mrt	77.54±0.15	9.67±2.98	72.66±1.34	17.67±0.71
		1	dec	74.47±0.06	12.36±3.14	75.20±1.12	12.44±0.64
		2	dec	74.43±0.74	15.84±1.49	71.54±1.08	12.62±1.38
		1	febr	76.01±1.32	13.24±1.87	71.91±0.54	14.85±0.92
	♀	2	febr	75.97±0.28	15.00±0.99	72.56±0.12	12.44±0.40
		5	febr	77.06±1.01	12.42±0.67	70.21±3.16	17.37±0.28
		6/7	febr	78.98±1.29	11.34±2.05	70.46±0.89	18.20±1.56
		1	mrt	76.87±0.74	10.65±1.37	72.92±1.14	16.43±0.32
		6/7	mrt	78.77±0.52	11.23±2.85	69.58±1.16	19.19±0.95
paaiseizoen 1986							
		1	dec	76.03±0.63	12.93±1.38	69.86±2.08	17.21±1.38
		2	dec	74.15±0.47	18.08±3.07	66.14±2.02	15.78±2.19
		3	dec	74.92±0.52	17.88±1.66	67.50±0.69	14.62±0.98
		4	dec	73.71±0.49	18.82±1.12	64.16±1.64	17.02±1.17
	♂	1	febr	77.45±0.31	13.08±1.04	71.77±0.89	15.15±0.41
		4	febr	76.65±0.38	13.32±0.21	69.12±0.54	17.57±0.33
		5	febr	77.43±0.13	12.15±0.64	71.17±0.88	16.69±1.52
		6	febr	77.61±0.01	10.51±0.01	69.82±0.40	19.68±0.41
		1	mrt	77.89±0.27	9.41±0.74	70.97±0.13	19.62±1.14
		4	mrt	77.04±0.60	13.04±0.63	69.24±2.40	17.72±2.61
		5	mrt	77.60±0.84	11.22±0.87	72.55±3.36	18.73±1.05
		6	mrt	77.45±0.60	9.59±0.68	72.35±1.61	17.70±1.40
		7	mrt	77.28±0.86	8.71±1.13	73.64±1.44	17.65±0.63

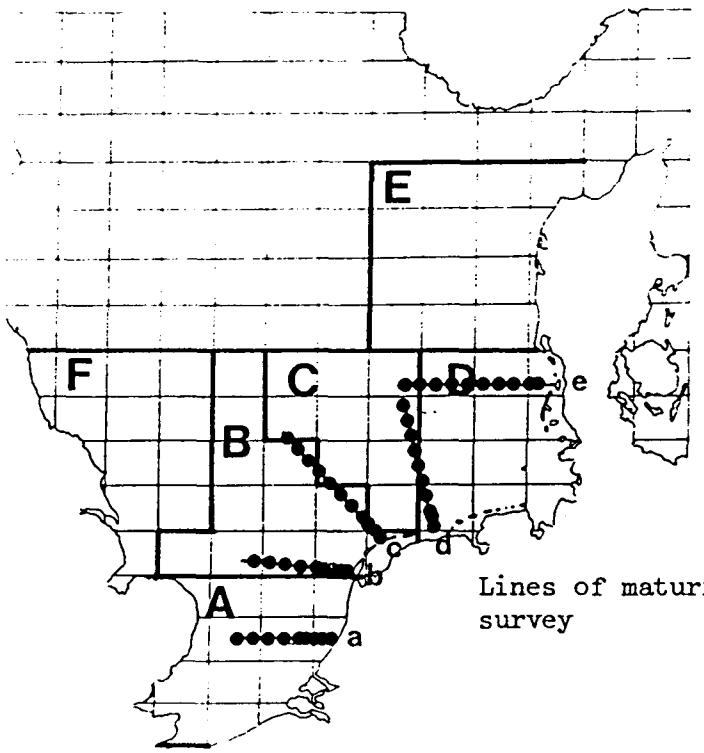
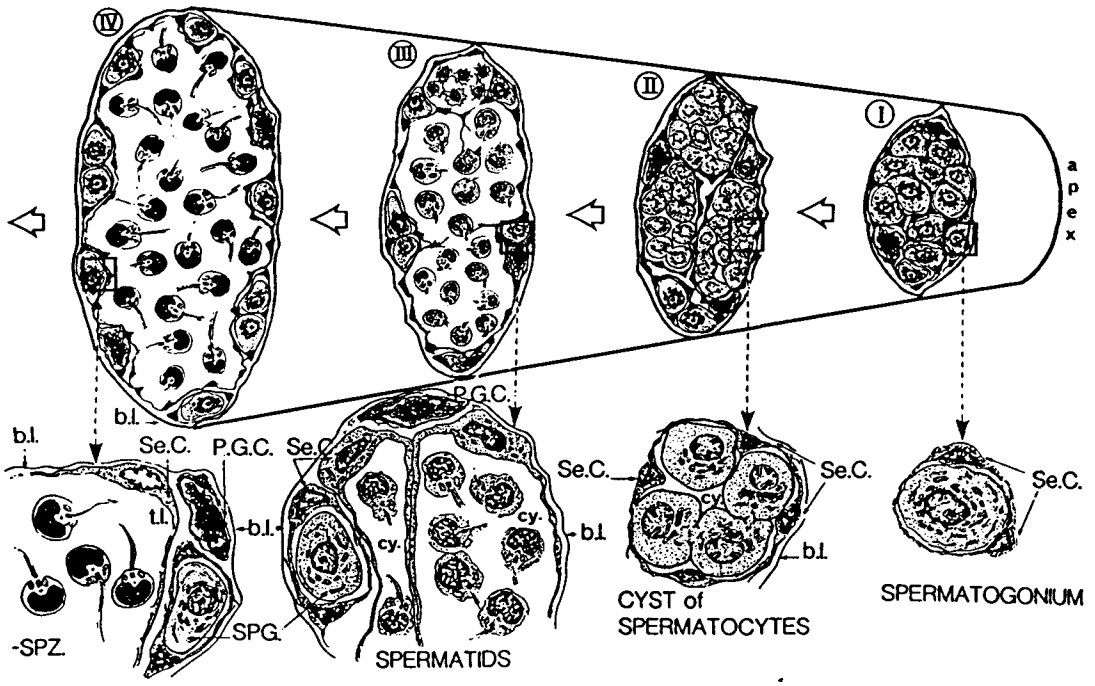


Figure 1.

Map of survey area of maturity survey and the lines fished; and the geographical areas as used in this study:

A: Southern Bight
B: Transition Area
C: German Bight West
D: German Bight East
E: Fisher Bank
F: Flamborough Head



ORGANIZATION OF A SEMINIFEROUS TUBULE

b.l. = basal lamina; cy. = cyst; PGC. = Primordial Germ Cell; Se.C. = Sertoli Cell; SPG. = Spermatogonium; SPZ. = spermatozoa; t.l. = tubule lumen.

Fig 2. De ontwikkeling van de testis naar Bruslé 1982.

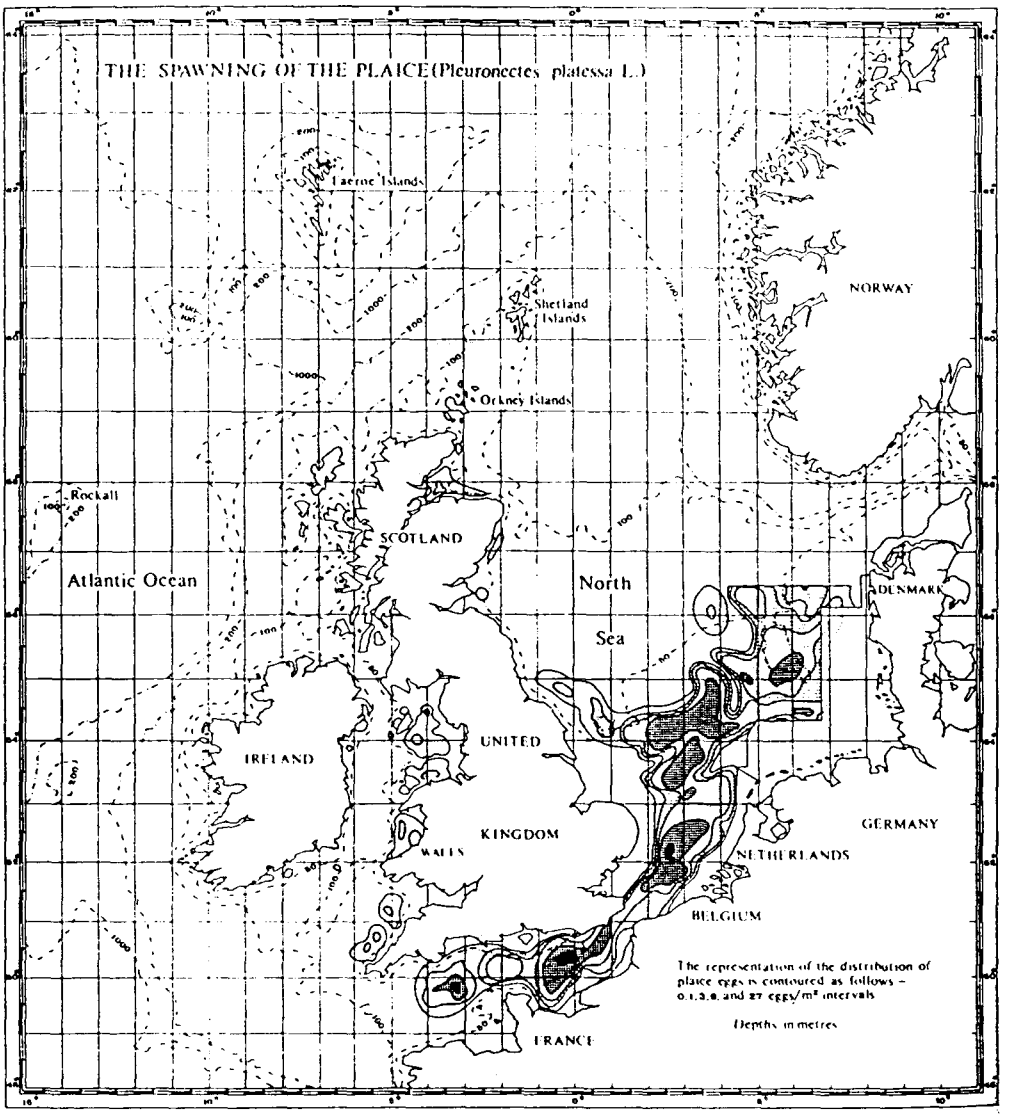


Figure 101. The spawning grounds of the plaice illustrated by the distribution of stage I eggs.

Figuur 3. De paaigebieden van schol in de Noordzee naar Harding et al. 1978.

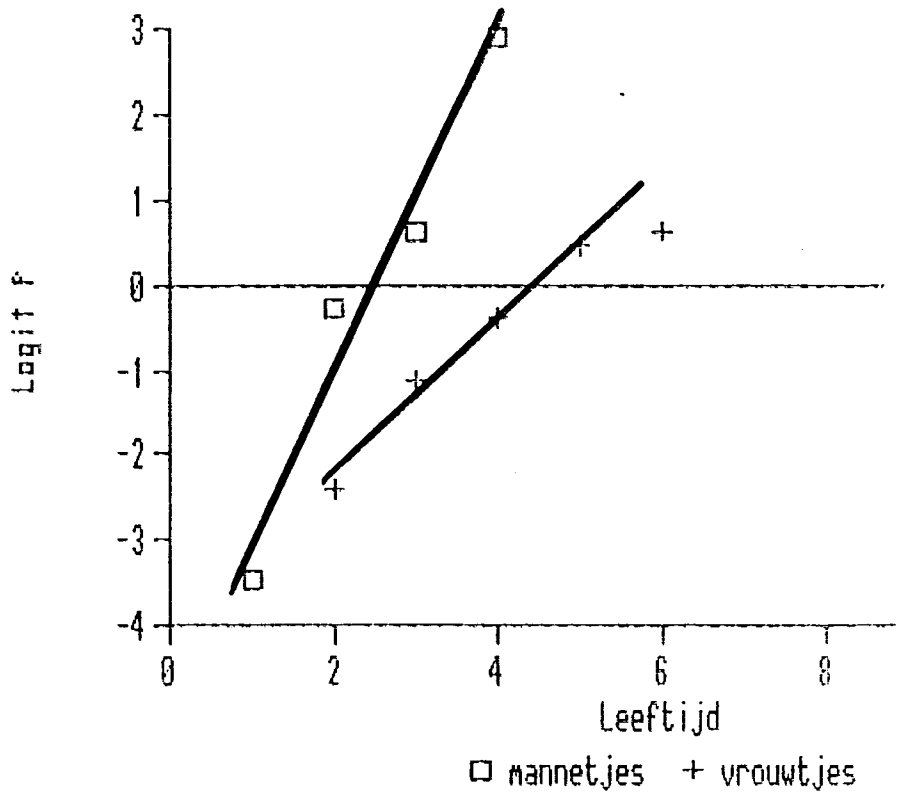
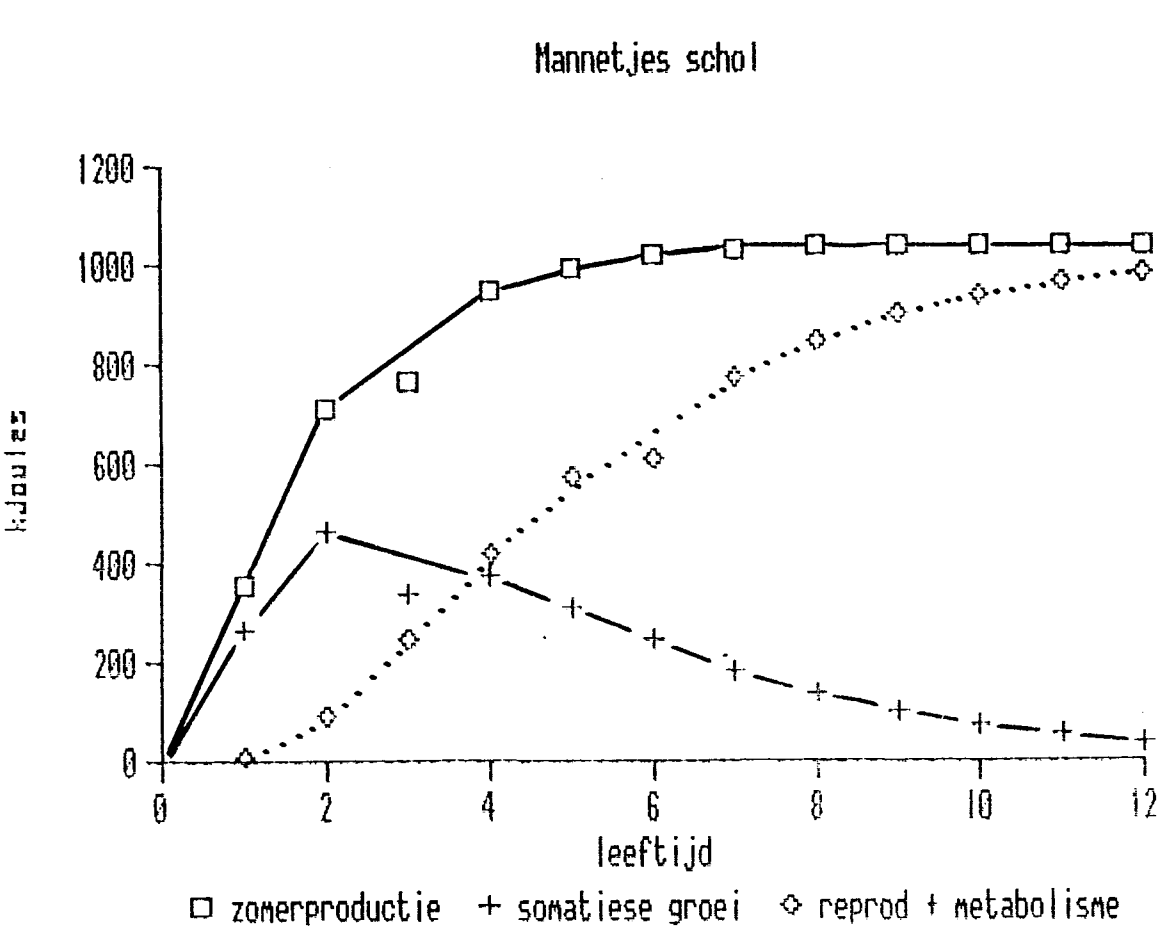


Fig 4. De relatie tussen het percentage volwassen schol en de leeftijd. Het percentage volwassen schol is getransformeerd: Logit P = $\frac{1}{2}\ln(p/1-p)$.



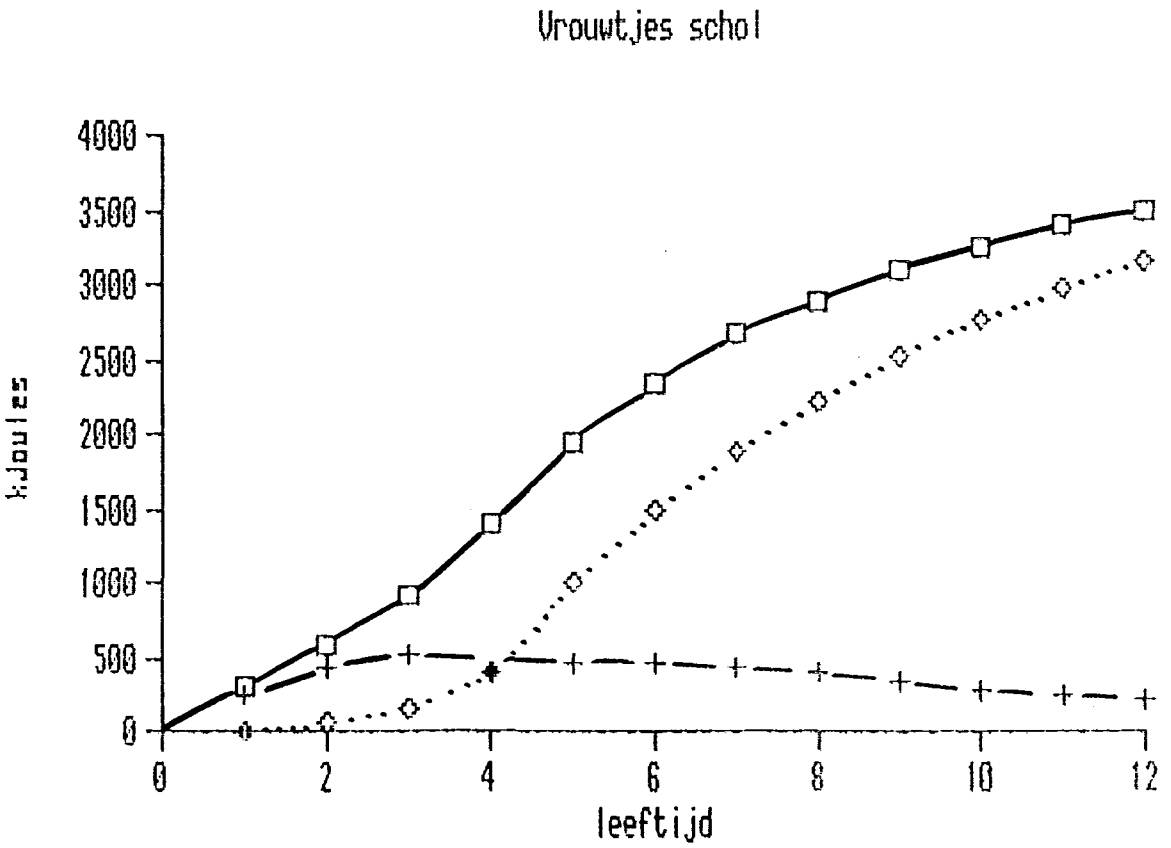


Fig 5. De energieverdeling van mannetjes en vrouwtjes schol over lichaamsgroei en voortplanting.