RIVO

ZE 84-03

FECUNDITEIT- EN ENERGIEBEPALINGEN BIJ SCHOLPOPULATIES *(PLEURONECTES PLATESSA* L) IN DE NOORDZEE.

Frances van Lent

ZE 84-03

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK
IJMUIDEN

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK

Haringkade 1 – Postbus 68 – IJmuiden – Tel. (02550) 1 91 31

Afdeling: BIOLOGISCH ONDERZOEK ZOUTWATERVISSERIJ

Rapport: ZE 84-03

FECUNDITEIT- EN ENERGIEBEPALINGEN BIJ SCHOLPOPULATIES *(PLEURONECTES PLATESSA* L) IN DE NOORDZEE.

Auteur: Frances van Lent

Project: 1-7071 - Scholonderzoek.

Projectleider: Drs. A.D. Rijnsdorp

Datum van verschijnen: Maart 1984.

Inhoud:

SAMENVATTING.
I INLEIDING.
II MATERIAAL EN METHODEN.
III RESULTATEN.
IV DISCUSSIE.
V LITERATUUR.
TABELLEN.
FIGUREN.

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

/MV

2293631

FECUNDITEIT- EN ENERGIEBEPALINGEN BIJ SCHOLPOPULATIES *(PLEURONECTES PLATESSA* L.) IN DE NOORDZEE.

SAMENVATTING.

Tijdens het paaiseizoen 1982/1983 is, met behulp van fecunditeitsschattingen en directe energetische bepalingen, een energiebudget opgesteld met betrekking tot reproductie en metabolisme van Noordzee schol *(Pleuronectes platessa* L.). Geografische verschillen in fecunditeit tussen (sub)populaties komen uit dit onderzoek niet naar voren. Ten opzichte van ± 1950 is een sterke toename in fecunditeit opgetreden.

Voor geen van de sexen in de verschillende rijpheidsstadia is een significante correlatie gevonden tussen het aantal cal/gr drooggewicht in verband met leeftijd, lengte, gewicht en conditiefactor, met uitzondering van de vrouwtjes stadium 2/3.

Een vrouwtje in stadium 2/3 (dus vlak voor het paaien) met een gewicht van 726 gram bevat gemiddeld 941 Kcal. Als het is uitgepaaid (stadium 7), weegt het nog gemiddeld 558 gram, overeenkomend met 565 Kcal en heeft zij gemiddeld 165 duizend eieren geproduceerd met een totale energiewaarde van 241 Kcal.

Zij verliest in totaal gemiddeld 40 % van het oorspronkelijk drooggewicht (376 Kcal), waarvan 26 % (241 Kcal) voor rekening van de eiproductie komt en de rest voor het metabolisme (14 %).

I INLEIDING.

Het paaiseizoen van de verschillende subpopulaties schol *(Pleuronectes platessa)* in de Noordzee loopt van ongeveer half december tot begin april. In december begint de migratie naar de paaigronden. De populatie uit het DWK (Diepwaterkanaal) vertoont een vroegere start van het paaiseizoen dan de populaties uit de noordelijker gelegen gebieden van de zuidelijke Noordzee. Over het algemeen trekken de oudere mannetjes en vrouwtjes eerder naar de paaigronden dan de jongere. De vrouwtjes worden geslachtsrijp in het derde of vierde levensjaar, de mannetjes eerder. De paairijpe vrouwtjes zetten hun eieren gespreid af over het paaiseizoen (WIMPENNY, 1953).

Er is een relatief laag niveau van natuurlijke mortaliteit (relatief lange levensduur), zodat de reproductie van een cohort enkele jaren overspant. (GARROD & KNIGHTS, 1979).

De schol vertoont een uitgesproken wisseling van groei- en paaiseizoenen. Gedurende ongeveer acht maanden van het jaar (april - december) wordt voedsel opgenomen. In deze periode wordt een deel van de opgenomen energie in somatische groei gestoken, maar naarmate het voortplantingsseizoen (december - maart) nadert, wordt een steeds groter deel van de opgenomen energie in de opbouw van de gonaden gestoken. Tijdens het paaiseizoen wordt geen voedsel opgenomen en vindt er geen groei plaats.

Ook nadat de periode van vasten is begonnen, wordt nog in de aanmaak van het reproductieve weefsel geïnvesteerd (Mondelinge informatie RIJNSDORP, RIVO). LOVE (1970) veronderstelt dat de opbouw van de gonaden en de energiekosten van het metabolisme bij niet-vette vis, c.q. schol, tijdens het vasten ten koste gaan van de eiwitten in het somatische weefsel. Een deel van het somatische bindweefsel wordt dan vervangen door water. DAWSON & GRIMM (1980) geven aan dat de energiereserves bij *P. platessa*, te weten lipiden en proteinen, hoofdzakelijk worden opgeslagen in het somatische weefsel. De lever zou daarbij nauwelijks een rol van betekenis spelen. Een groot deel van de energiereserves opgebouwd tijdens de periode van voedselopname, gaat tijdens de reproductieperiode volgens de auteurs naar het reproductieve weefsel, de rest wordt gebruikt voor metabolische activiteit. MACKINNON (1972) kan bij de lange schar *(Hippoglossoides platessoides)*, die een identieke cyclus heeft als *P. platessa*, geen significante seizoenscyclus ten aanzien van de reservestoffen in het gewicht van de lever ontdekken. Dit duidt eveneens op een opslag van reservestoffen in het somatische weefsel. Ook MACKINNON stelt dat bij het onttrekken van deze reservestoffen aan het somatische weefsel voor de reproductie, een groot deel van dit weefsel wordt "opgevuld" met water.

De hoeveelheid energie die in de reproductie wordt gestoken, verandert met het gewicht van de vis en dus met de leeftijd bij *H. platessoides:* Bij grotere en oudere dieren is deze hoeveelheid energie relatief groter (MACKINNON, 1972). Tevens neemt bij grotere vrouwtjes *(P. platessa* en *H. platessoides)* het gewicht van de ovaria naar verhouding sneller toe, dan uit de toename van de fecunditeit (Definitie fecunditeit: het totaal aantal eieren dat een vrouwtje in stadium 2 (zie tabel I) bevat) kan worden verklaard. De toename in het gewicht van de eieren dekt dus niet de toename van het gewicht van de gonaden (WOODHEAD, 1979).

Onderzoek heeft uitgewezen (OSAE & DE VEEN, 1972) dat over de jaren 1948 - 1972 karakteristieke verschillen in groeisnelheid zijn opgetreden bij vier verschillende subpopulaties, te weten Diepwaterkanaal (DWK), Overgangsgebied (OG), Flamborough (Flamb.) en Duitse Bocht (DB). Bij populaties uit de Duitse Bocht en het Diepwaterkanaal zijn veranderingen in de lengte/leeftijd relatie opgetreden in de loop van 1948 - 1972. In de jongere leeftijdsgroepen is een toename in de gemiddelde lengte bij eenzelfde leeftijd opgetreden, terwijl de gemiddelde lengte in de oudere leeftijdsgroepen enigszins is afgenomen.

In mijn onderzoek, dat plaats vond gedurende het paaiseizoen 1982/1983, wordt voor Noordzee schol een energiebudget opgesteld met betrekking tot reproductie en metabolisme. Nagegaan wordt of hierbij onderscheid kan worden gemaakt tussen vrouwtjes van verschillende lengte, gewicht, leeftijd en conditiefactor.
Informatie omtrent het energiebudget is noodzakelijk in het kader van het lopende onderzoek naar eventuele veranderingen in de verdeling van energiekosten over reproductie, groei en metabolisme in 1982/1983 ten opzichte van $\pm$ 1900 en $\pm$ 1950.

Bij het opstellen van het energiebudget is gebruik gemaakt van fecunditeitsgegevens en directe calorische bepalingen van rijpe eieren en van het lichaam van de vrouwtjes in verschillende rijpheidsstadia (zie hoofdstuk II - Materiaal en methoden). Ook de calorische waarden van de lichamen van de mannetjes in verschillende stadia zijn onderzocht.

Om tot een zo nauwkeurig mogelijke schatting te komen van de fecunditeit (onder andere nodig voor een schatting van de energie-investering in de reproductie) wordt eerst de relatie tussen fecunditeit en lengte, lengte^3 en gewicht onderzocht. Verder zijn fecunditeitsgegevens van omstreeks 1950 vergeleken met gegevens van 1981/1982 en 1982/1983. Deze gegevens (1982/1983) worden tezamen met de bevindingen van OAE & DE VEEN (1972), zie eerder DAWSON & GRIMM (1980); MACKINNON (1972) en de calorische waardebepalingen uit dit onderzoek, in verband gebracht met een eventuele verandering in de verdeling van energiekosten over reproductie en lichaam ten opzichte van $\pm$ 1950.

Bij zowel de fecunditeit- als de calorische waardebepalingen zijn onderling individuen en subpopulaties vergeleken.

Op grond van de huidige gegevens wordt een eventuele geografische variatie in fecunditeit tussen verschillende populaties uit de Noordzee opnieuw bekeken.

II MATERIAAL EN METHODEN.

Fecunditeit:

Van half december tot half januari werd uit marktmonsters afkomstig van de visafslagen Urk, IJmuiden en Stellendam ovaria van vrouwtjes schol in rijpheidsstadium 2 (zie tabel I) verzameld, omdat men er zeker van kan zijn dat in dit stadium nog geen eieren zijn afgezet. De marktmonsters waren afkomstig uit vijf verschillende gebieden in de Noordzee, namelijk: Diepwaterkanaal (DWK), Overgangsgebied (OG), Flamborough (Flamb.), Duitse Bocht west (DB(w)) en Duitse Bocht oost (DB(o)) (Zie figuur 1). Een monster bestaat uit ongeveer 70 vissen, verdeeld over vier groottesorte-

ringen (De kleinste sortering schol (28 - 32 cm) is slecht in de monsters vertegenwoordigd). In totaal zijn de kuiten van 155 volwassen vrouwtjes onderzocht (zie tabel II). Van elk vrouwtje werden lengte en gewicht genoteerd. De otolieten werden verzameld voor de leeftijdsbepaling. Beide kuiten werden, voorzien van het visnummer, in een oplossing van ± 70 % ehtanol of methanol geconserveerd. Bij verdere verwerking zijn de kuiten afzonderlijk behandeld. De kuit wordt afgedroogd en gewogen op 0,01 gram nauwkeurig. Hierna wordt uit een gedeelte van de kuit een segmentje gesneden.

In een oriënterende fase is bij een aantal kuiten onderzocht of er een systematisch verschil aanwezig is in het aantal eieren van segmentjes van verschillende plaatsen uit de kuit. Op grond van deze resultaten (zie tabel III) is geconcludeerd dat er geen systematisch verschil aanwezig is in het totaal aantal eieren dat segmentjes uit verschillende posities in de kuit aangeven.

Uit elke kuit wordt één segmentje gesneden (figuur 2), het totaal aantal eieren per vrouwtje werd berekend op basis van twee segmentjes, één uit elk van beide kuiten. De segmentjes werden op 0,01 gram nauwkeurig gewogen. Daarna werden de eieren met behulp van een aantal zeefjes uitgespoeld (maaswijdte zeefjes: 300 µ en 1120 µ). Op de grovere zeef blijft het bindweefsel en dergelijke achter. De eieren passeren het eerste zeefje, maar worden opgevangen door het fijnere zeefje. Vervolgens werd het monster eieren met een zogenaamd "nat" eitelapparaat en een Philips PW 4232 counter geteld. (Zie figuur 3). De nauwkeurigheid van het eitelapparaat is vantevoren bepaald door een aantal eieren met de hand te tellen. De afwijking van het apparaat bleek verwaarloosbaar klein te zijn (< 5 %; zie tabel IV).

Het aantal eieren per kuit is berekend uit het aantal eieren dat een segmentje bevat en het gewicht van dat segmentje ten opzichte van het totale gewicht van de kuit. Voor een schatting van het totale aantal eieren per individu is het aantal berekende eieren per kuit bij elkaar opgeteld. Tussen beide kuiten van één individu (meestal ongelijk van gewicht) bleek geen systematisch verschil in het aantal eieren ten opzichte van het gewicht te bestaan. De zwaardere kuit bevat dus per eenheid van gewicht niet meer eieren (zie figuur 4).

Verwerking gegevens:

Onder de absolute fecunditeit F wordt verstaan het aantal eieren, aanwezig in de ovaria, dat gedurende het eerstvolgende paaiseizoen wordt afgezet. De relatieve fecunditeit (RF) wordt gegeven door het aantal eieren per eenheid (10 gram) van het visgewicht

$$(RF = \frac{\text{Fecunditeit}}{\text{Gewicht (g)}} \times 10).$$

(1) De relatie tussen lengte en fecunditeit:

$F = aL^b$ L = lengte; a en b = constanten.

(2) De relatie tussen gewicht en fecunditeit:

$F = a + bW$ W = Gewicht.

(3) De relatie tussen lengte^3 en fecunditeit:

$F = a + bL^3$

De in de grafieken gepresenteerde regressielijnen zijn G(eometric) M(ean) regressievergelijkingen.

De conditiefactor wordt gedefinieerd als:

$$C = \frac{\text{Gewicht (gram)}}{\text{lengte}^3} \times 10^5$$

Calorische waardebepalingen:

Van half december tot half maart werden van de visafslagen IJmuiden, Urk en Stellendam, dichte (ongestripte) monsters schol betrokken (zie tabel V). Deze monsters bestonden uit alle groottesorteringen en waren afkomstig uit de gebieden DWK, Flamb., DB(o) of OG (zie figuur 5). Aan boord werd de vis op ijs bewaard totdat ze kon worden verwerkt.
Uit alle monsters werd een selectie gemaakt van de aanwezige vrouwtjes (rijpheidsstadia 1, 2/3 en 7) en mannetjes (rijpheidsstadia 1, 3/4 en 6). Voor stadia zie tabel I. In totaal werden 57 mannetjes en 109 vrouwtjes bemonsterd (zie tabel V).

Binnen één monster werd geprobeerd een zo groot mogelijke variatie in de afmetingen per stadium (♀ en ♂) te bereiken. Van elk individu werd de lengte, het gewicht, het geslacht en het rijpheidsstadium genoteerd. Leeftijdsbepaling geschiedde aan de hand van de otolieten. Vervolgens werden de uitgezochte dieren ingevroren (variabele tijden) totdat ze verder konden worden behandeld. Na het ontdooien werden de vissen afgespoeld en gewogen op 0,1 gram nauwkeurig. Hierna werd de vis eerst grof gemalen (machinaal) en daarna fijn tot "gehakt". Achtergebleven graten, huid, etc. werden na elke individuele vermaling homogeen door het "gehakt" vermengd. Afzonderlijke bepalingen van de achtergebleven graten en dergelijke, leverden geen afwijkingen in de uiteindelijke calorische waarde van de rest groter dan 10 % (Bijvoorbeeld serie: lichaam: 5,39 Kcal; 5,38 Kcal; 5,22 Kcal en huid: 5,01 Kcal). Door omstandigheden is een deel van de controleproeven mislukt.

Na elke individuele vermaling werd het apparaat schoongemaakt, zodat er geen resten van de vorige vis in het volgende monster terecht kwamen. Bij mengmonsters werd het apparaat tussendoor niet schoongemaakt.
Uit het verkregen "gehakt" werd een monster genomen in gewicht uiteenlopend van ± 35 tot ± 55 gram. Dit monster werd direct gewogen op 0,01 gram nauwkeurig. Vervolgens werd het monster in een droogstoof geplaatst bij een temperatuur van 70 °C (gedurende een tijd variërend van één tot ± 2,5 weken). Geen van de monsters is uit de stoof gehaald vóór het bereiken van een constant gewicht. Voor verdere verwerking werden de monsters eerst in een exsiccator geplaatst om af te koelen. Na afkoeling werden de monsters één voor één behandeld. Het drooggewicht werd bepaald op 0,01 gram nauwkeurig en daarna werd het monster met behulp van een soort "koffiemaler" tot zeer fijn poeder gemalen. Van een deel van dit poeder werd direct een compacte pil gemaakt, die zo vlug mogelijk werd gewogen om ongewenste opname van vocht tegen te gaan. Het gewicht van deze pillen lag tussen de 1,0 en 2,0 mg. Twee pillen van één monster gaven een verschil te zien van minder dan 2 % in de uiteindelijke calorische waarde.

Het calorische gehalte van de pil werd bepaald met behulp van een Parr 1421 semimicro-bomb caloriemeter en een Parr 1107 zuurstof bom. Verder werd gebruik gemaakt van een Parr 45C7 fuse-wire.

Door middel van benzoëenzuur werd de effectieve warmtecapaciteit van de caloriemeter (e) bepaald op 506,5. Deze waarde werd gevonden door middel van eigen waarnemingen en een groot aantal waarnemingen van KERSTING (1973). Hiervoor werd f (fusewirecoëfficient) gesteld op 5,75 (2,5 cm draad verbrand). De temperatuurwaarden werden direct door een printer op papier overgebracht en met behulp van deze waarden werd de netto temperatuurstijging van het water, veroorzaakt door de complete verbranding van de pil, berekend. De energieverandering Q (in cal.) wordt dan gegeven door:

Δ Tc (°C) x e (cal/°C).

Om tot een gemiddelde calorischewaarde per ei te komen, is de volgende procedure gevolgd:

1. Berekening: gemiddeld drooggewicht per ei,
2. Berekening gemiddelde calorische waarde per gram drooggewicht ei (Alleen bij de bepaling van de calorische waarden van de eieren werd een pilgewicht gebruikt dat soms lager lag dan 1,0 mg).

1. Van 9 verschillende vrouwtjes in stadium 5 (zie tabel VI) werden rijpe eieren verzameld. Van elk vrouwtje werd lengte, gewicht en na het aflezen van de otolieten, de leeftijd genoteerd. De eieren werden bewaard in een 4 % formol-zeewater oplossing. Van ieder individu werden 500 eieren geteld, gewogen en in een stoof bij 70 °C gedroogd (variabele tijden) tot een constant gewicht. Na in de exsiccator te zijn afgekoeld, kon het drooggewicht van de eieren worden bepaald op 0,0001 gram nauwkeurig.
2. Van 10 individuele vrouwtjes werden ook rijpe eieren verzameld (zie tabel VI), maar deze werden ingevroren. Lengte, gewicht, etc. werden genoteerd. Na de eieren te hebben ontdooid, werden ze gespoeld met behulp van zeefjes en werd een bepaalde hoeveelheid afgewogen. Deze hoeveelheid werd tot constant gewicht gedroogd in een vriesdroger. Van 15 andere vrouwtjes werden van de rijpe eieren mengmonsters gemaakt (zie tabel VI), maar verder werd dezelfde procedure gevolgd als hierboven beschreven. Na het bereiken van een constant gewicht, werden de monsters gewogen en werd van elk monster een pil gemaakt, waarvan dan weer de calori-inhoud kon worden bepaald.

Uit deze bepalingen (1 en 2) werd het gemiddelde aantal caloriën per ei berekend. Door gebruik te maken van de fecunditeitsgegevens kan men ook een schatting geven van de energie-inhoud van de totale hoeveelheid eieren van een individu.

III RESULTATEN.

Fecunditeit:

Om een voorspelling te kunnen doen over de fecunditeit van een ♀ schol (en van een populatie), zijn drie mogelijke relaties onderzocht (zie onder andere SIMPSON, 1951) tussen fecunditeit en een andere, direct meetbare grootheid (lengte en gewicht). (zie tabel VII en VIII).

De relatie tussen de fecunditeit en het gewicht bleek in praktisch alle gevallen de hoogste correlatiecoëfficiënt te bezitten (zie tabel VII en VIII). Verdere behandeling van de fecunditeitsgegevens

gebeurt daarom aan de hand van deze relatie. Tevens wordt ze gebruikt voor berekeningen in verband met de calorische waardebepalingen. De relatie tussen gewicht en fecunditeit voor alle onderzochte individuen is weergegeven in figuur 6 (1982/1983).

Een vergelijking van de grafiek voor de totale Noordzee van 1982/1983 met die van 1981/1982 (GROENEVELD, 1982) en 1947/1949 (SIMPSON, 1951) laat een duidelijk verschil zien tussen 1982/1983 en 1981/1982 enerzijds en 1947/1949 anderzijds. Het verschil tussen 1982/1983 is gering (figuur 6).
Tussen de verschillende Noordzee-gebieden (gegevens 1982/1983, figuur 7) kunnen op grond van de standaardeviaties geen duidelijke verschillen worden aangetoond (zie tabel VII).

De relatieve fecunditeit geeft een verband te zien met de conditiefactor, waarbij de correlatiecoëfficiënt 0,40 bedraagt ($N = 155$, $P < 0,05$) (figuur 8, geen G.M. regressie). De correlatiecoëfficiënt uit het onderzoek in 1981/1982 bedroeg 0,48 ($N = 102$, $P < 0,05$).

Calorische waardebepaling:

De invloed van bepaalde factoren op de calorische waarden van de mannetjes en vrouwtjes in verschillende stadia is onderzocht.
De factoren zijn: leeftijd, lengte, gewicht, conditiefactor, vanggebieden en de tijd van het jaar.
De vrouwtjes stadium 1 en de mannetjes worden apart behandeld.
Het gewicht heeft statistisch gezien, een kleine, maar significante invloed op het aantal cal/gr drooggewicht van de vrouwtjes stadium 2/3 (correlatiecoëfficiënt 0,378; $N = 34$, $P < 0,05$).
De correlatiecoëfficiënt tussen de conditiefactor en het aantal cal/gr drooggewicht van de vrouwtjes stadium 2/3 bedraagt 0,551 ($N = 34$, $P < 0,05$). Dit is een significante correlatie (zie verder figuur 9). Verdere significante correlaties zijn wat betreft leeftijd, lengte, gewicht en conditiefactor niet gevonden (zie tabel X).

Vanggebieden:

Tussen de vanggebieden bestaan op grond van de standaarddeviaties geen significante verschillen wat betreft de gemiddelde calorische waarden per gram drooggewicht, het gemiddelde percentage drooggewicht en de gemiddelde conditiefactor van vrouwtjes in dezelfde stadia. Hetzelfde geldt voor de mannetjes (tabel IX b, c + d).

Tijd van het jaar:

Gemiddelde conditiefactor:

Over alle gebieden varieert de gemiddelde conditiefactor van de vrouwtjes stadium 2/3 over de maanden december t/m maart, tussen de 1129 $\pm$ 18 (december) en 1039 $\pm$ 84 (januari) (figuur 10a). Gezien de standaarddeviaties verschillen de gemiddelde conditiefactoren per maand (december t/m maart) nauwelijks (tabel IX d).
De conditiefactoren van de vrouwtjes stadium 7 varieert tussen 775 $\pm$ 103 (januari) en 828 $\pm$ 65 (maart). Ook bij de vrouwtjes stadium 2/3 bestaat er tussen de maanden nauwelijks een verschil in de gemiddelde conditiefactor (figuur 10a en tabel IX d). De totale gemiddelde conditiefactor van alle vrouwtjes stadium 2/3 over de maanden december t/m maart bedraagt 1066 $\pm$ 98; die van de vrouwtjes stadium 7 819 $\pm$ 69.

Gemiddeld percentage drooggewicht:

Het gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes in stadium 2/3 varieert tussen 27,09 ± 0,79 (maart) en 22,63 ± 0,10 (februari) (zie figuur 10 b). Het verschil tussen de gemiddelde waarde in februari en de gemiddelde waarde in maart is groot (zie tabel IXe). Bij de vrouwtjes stadium 7 varieert het gemiddelde percentage drooggewicht tussen 21,54 ± 1,12 (februari) en 22,93 ± 1,16 (januari) (zie figuur 10 b). De standaarddeviatie van het totaal van het gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes stadium 2/3 (24,82 ± 2,14) en het totaal van het gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes stadium 7 (21,80 ± 1,55) overlappen elkaar, maar de gemiddelde waarde van maart bij de vrouwtjes stadium 2/3 zorgt voor een erg ruime standaarddeviatie. Deze waarde is erg hoog en gebaseerd op vier waarnemingen, alle uit één trek (zie later discussie). In ieder geval ligt het totale gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes stadium 7 duidelijk lager dan bij de vrouwtjes stadium 2/3 (zie figuur 10 b).

Gemiddelde aantal cal/gr drooggewicht:

Het gemiddelde aantal cal/gr drooggewicht bedraagt bij de vrouwtjes stadium 2/3 in december 5378 ± 259 en in januari 5127 ± 246 (figuur 10 c). De standaarddeviaties zijn dermate groot, dat er tussen de gemiddelde waarden in calorieën per gram drooggewicht van de verschillende maanden geen duidelijke verschillen zijn aan te geven (zie tabel IX f).

Bij de vrouwtjes stadium 7 varieert de waarde tussen 4491 ± 210 (januari) en 4654 ± 204 (februari). Ook hier zijn gezien de standaardeviaties de verschillen niet significant (zie figuur 10 c). Het totale gemiddelde aantal calorieën per gram drooggewicht van de vrouwtjes stadium 2/3 is 5230 ± 271 en van de vrouwtjes stadium 7 4633 ± 271 (zie tabel IX c). De waarde van de vrouwtjes 7 is beduidend lager dan die van de vrouwtjes stadium 2/3.

In de loop van het paaiseizoen verliezen de vrouwtjes stadium 7 ten opzichte van de vrouwtjes stadium 2/3 gemiddeld 11,42 % aan calorieën per gram, 12,17 % aan drooggewicht en dalen ze 23,19 % in conditiefactor.

Vrouwtjes stadium 1:

Ook voor de vrouwtjes stadium 1 zijn tussen het aantal calorieën per gram drooggewicht en respectievelijk het gewicht, de lengte, de leeftijd en de conditiefactor geen significante correlaties gevonden (zie tabel X c).

Over de verschillende maanden gezien, ligt de gemiddelde calorische waarde per gram drooggewicht van de vrouwtjes stadium 1 tussen de waarden van de vrouwtjes stadium 2/3 en stadium 7 in (zie figuur 10 c). Het seizoensbeeld met betrekking tot het gemiddelde percentage drooggewicht is onduidelijk (zie figuur 10 b + c), maar het totaal gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes stadium 1 ligt tussen die van de vrouwtjes stadium 2/3 en stadium 7 in (zie tabel IX b).

Mannetjes:

Van de mannetjes zijn voornamelijk mengmonsters gemaakt. Tussen het aantal calorieën per gram drooggewicht en achtereenvolgens het ge-

wicht, de lengte, de leeftijd en de conditiefactor zijn voor de mannetjes stadium 3/4 geen significante correlaties gevonden (zie tabel X d). Er zijn geen individuele gegevens beschikbaar van de mannetjes stadium 6. Door twijfels over een juiste bepaling van juveniele mannetjes (stadium 1) zijn deze gegevens buiten beschouwing gelaten.

De mannetjes stadium 6 hebben een totaal gemiddeld aantal calorieën per gram drooggewicht (4790 ± 197) dat duidelijk lager ligt dan dat van de mannetjes stadium 3/4 (4996 ± 201), maar de standaarddeviaties overlappen elkaar en van een eventueel verschil is weinig te zeggen (zie tabel IX c). De waarden per maand geven weinig houvast (zie figuur 10 e), te meer daar er geen waarden van mannetjes stadium 3/4 in februari en/of maart zijn. De totaal gemiddelde percentages drooggewicht van de mannetjes stadium 3/4 en 6 vertonen hetzelfde beeld als dat van de totaal gemiddelde aantallen calorieën per gram drooggewicht. Ook hier geven de waarden per maand geen duidelijk beeld (zie tabel IX b + figuur 10 d).

Energiebudget:

Het gemiddelde drooggewicht van de eieren bedroeg 0,25 mg/ei en de gemiddelde calorische waarde 5839 cal/gr. Dit tezamen geeft een gemiddelde calorie-inhoud per ei van 1,46 cal (zie tabel VI).
Om een schatting van de energie-investering in de eieren te maken, werd de volgende procedure gevolgd: Uit de vergelijking voor de GM-regressie tussen fecunditeit en gewicht (figuur 6) van de totale Noordzee voor 1982/1983, werd het gemiddelde aantal eieren berekend voor het gemiddelde bemonsterde vrouwtje stadium 2/3 van 726 gram (tabel IX a). Deze vergelijking werd gekozen, omdat het gewicht uitgezet tegen de fecunditeit de hoogste correlatiecoëfficiënt vertoonde, namelijk 0,92 (tabel XIII).
Uit de formule F = -27,42 + 0,265 (± 0,017) kon worden afgeleid dat het gemiddelde aantal eieren voor een vrouwtje in stadium 2/3 van 726 gram 164970 (± 12342) bedraagt. Dit geeft een gemiddelde energie-inhoud voor het totale eierenpakket van 240708 cal.

Het gemiddelde drooggewicht van het betreffende vrouwtje bedraagt 180 gram (zie tabel IX b), hetgeen overeenkomt met een gemiddeld aantal calorieën van 941400 (zie tabel IX c). De vrouwtjes in stadium 7 hebben in verhouding tot de vrouwtjes stadium 2/3 een totaal gemiddeld gewicht van 726 x 0,7681 (totaal gemiddelde conditiefactor vrouwtjes stadium 7/totaal gemiddelde conditiefactor vrouwtjes stadium 2/3) = 558 gram (tabel IX d). Dit geeft een totaal gemiddeld drooggewicht van 122 gram (zie tabel IX b). Het totaal aantal gemiddelde calorieën van een vrouwtje stadium 7 bedraagt dan 565226 (zie tabel IX c). Voor berekening zie ook tabel XI.
De afname in energiegehalte van een vrouwtje stadium 2/3 (nog geen eieren afgezet) naar een vrouwtje stadium 7 (uitgepaaid) in de loop van het paaiseizoen bedraagt dus gemiddeld 40 %.

Door verschillende waarden voor het uitgangsgewicht van een vrouwtje te gebruiken in bovenstaande procedure, werd het aandeel van de reproductie (eiproductie) en wintermetabolisme berekend in het totaal verlies gedurende het paaiseizoen in relatie met het gewicht (figuur 11), waaruit blijkt dat naarmate een vrouwtje groter en in de regel ook ouder wordt, het percentueel gezien meer energie aan de eieren verliest gedurende het paaiseizoen, dan een

kleiner vrouwtje (zie figuur 11). Van het totale verlies (energie-inhoud vrouwtjes stadium 2/3 - energie-inhoud vrouwtje stadium 7) steekt een vrouwtje van 250 gram 44 % in haar eieren, terwijl een vrouwtje van 2000 gram 70 % in haar eieren investeert.

IV DISCUSSIE

BAGENAL concludeerde uit z'n onderzoek een geografische variatie in de fecunditeit tussen verschillende (sub)populaties uit de Noordzee (zie figuur 13). Deze verschillen konden in het huidige onderzoek niet worden bevestigd. Een zekere variatie tussen de monsters bestaat wel. Zo vertonen de gebieden DB(o) en DB(w)2 onderling het grootste verschil, terwijl de gebieden geografisch gezien dicht bij elkaar liggen. Zo ook geven de monsters DB(w)1 en DB(w)2, die qua vangplaats zeer dicht bij elkaar liggen, maar op verschillende data zijn bemonsterd (zie figuur 1), een aanzienlijk verschil (figuur 7). De verschillen tussen monsters binnen eenzelfde geografisch gebied zijn groter dan die tussen verschillende geografische gebieden.

De regressielijnen die in 1981/1982 (GROENEVELD, 1982) voor de gebieden DWK en Flamborough zijn opgesteld, leveren onderling ook geen significant onderscheid (zie figuur 12). Worden de resultaten van de gebieden uit 1982/1983 vergeleken met die van 1981/1982, dan komen hieruit ook geen duidelijke verschillen naar voren (zie figuur 12). De verschillen tussen de resultaten verkregen in 1981/1982 en 1982/1983 en die uit 1947/1949 (SIMPSON, 1951) zijn wel groot (zie figuur 12). Zowel de regressielijn van het DWK als die van Flamborough liggen nu aanzienlijk hoger dan in de periode na de tweede wereldoorlog (zie figuur 12). Eenzelfde beeld vertonen de regressielijnen van de relatie fecunditeit - gewicht voor de totale Noordzee uit 1981/1982, 1982/1983 en 1947/1949 (zie figuur 6). De conclusie lijkt gerechtvaardigd dat een vrouwtje van een bepaalde lengte en gewicht in 1982/1983 gemiddeld een aanzienlijk hogere fecunditeit heeft dan een vrouwtje van dezelfde lengte en gewicht uit de periode 1947/1949. Het is tevens sneller tot die lengte of dat gewicht gegroeid en bovendien wordt de schol tegenwoordig eerder paairijp (OSAE & DE VEEN, 1972 en mondelinge informatie RIJNSDORP). De fecunditeit is dus gedurende die periode op twee manieren verhoogd. BAGENAL (1966) verbond populatiedichtheid (en daaraan gekoppeld het voedselaanbod) aan fecunditeit. Naarmate de dichtheid af zou nemen, zou de fecunditeit groter zijn. De fecunditeit kan dan eventueel handelen als een dichtheidsafhankelijk populatie reguleringsmechanisme.

Bij het onderzoek naar de energieverliezen gedurende het paaiseizoen en de energie-investering in de eieren, is er vanuitgegaan dat een vrouwtje in stadium 2/3 het maximum in haar energieniveau heeft bereikt, omdat zij dan net met vasten is begonnen en nog geen eieren heeft afgezet. Het zou echter ook kunnen zijn dat sommige vrouwtjes en mannetjes nog niet aan hun voedselstop zijn begonnen. Dan zouden de berekende energiewaarden van de vrouwtjes stadium 2/3, en dus ook die van de vrouwtjes stadium 1, mannetjes stadium 1 en mannetjes stadium 3/4, te laag zijn. Bij het snijden van de bemonsterde vissen is echter zelden een vol maag/darmkanaal gezien en dan alleen nog vanaf begin maart. Tevens bestaat de indruk dat het voornamelijk vissen in stadium 1 betrof.

Bij de berekening van de calorische waarden is niet gecorrigeerd voor de calciuminhoud (endotherme verbranding) en de NH_2-inhoud. Individuele verschillen in energieverliezen ten gevolge van verschillen in gedrag worden in deze verhandeling buiten beschouwing gelaten (bijvoorbeeld energieverlies ten gevolge van migratie van en naar paaigronden), tevens wordt er vanuit gegaan dat een representatief gedeelte van de Noordzee populaties is bemonsterd.

Bij geen van de mannetjes en vrouwtjes in de verschillende stadia is een relatie tussen leeftijd en lengte en het aantal cal/gr drooggewicht vastgesteld. Bij de vrouwtjes stadium 2/3 is tussen het gewicht en het aantal cal/gr drooggewicht vastgesteld. Bij de vrouwtjes stadium 2/3 is tussen het gewicht en het aantal cal/gr drooggewicht, wel een statistisch significante correlatie gevonden. Bij de vrouwtjes stadium 7, de vrouwtjes stadium 1 en de mannetjes stadium 3/4 niet (zie hiervoor hoofdstuk III - Calorische waardebepaling, Vrouwtjes stadium 1 en Mannetjes). Een hypothese is dat de volle kuiten van de vrouwtjes stadium 2/3 verantwoordelijk zijn voor de significante correlatie tussen het aantal cal/gr drooggewicht en het totale lichaamsgewicht bij de vrouwtjes stadium 2/3. Uit gegevens van DAWSON & GRIMM (1980) blijkt dat het drooggewicht van de ovaria (lengte vrouwtjes gestandaardiseerd op $\pm$ 35 cm) in de zomer 0,8 gr bedraagt en vlak voor het paaien 40 gr, waarvan 85 % bestaat uit eiwit (onttrokken aan het somatische gedeelte). Bij de relatie tussen de conditiefactor en het aantal cal/gr drooggewicht van de mannetjes en vrouwtjes in de verschillende stadia, wordt ook alleen bij de vrouwtjes in stadium 2/3 een significante correlatie gevonden (zie hoofdstuk III - Calorische waardebepaling, Vrouwtjes stadium 1 en Mannetjes). Dit versterkt het vermoeden dat de volle kuiten ook bij deze correlatie van belang zijn (Conditiefactor = gewicht/ lengte^3). Nader onderzoek naar deze hypothese is nodig.

De verwachting is, dat vissen (in eenzelfde stadia) die later in het paaiseizoen worden gevangen (februari, maart) een gemiddeld lager percentage drooggewicht, conditiefactor en calorische waarde zullen hebben dan vissen die aan het begin van het vasten zijn bemonsterd. Immers: behalve de investering in de reproductie, die doorgaat na het begin van de voedselstop en die voornamelijk ten koste gaat van reservestoffen in het somatische weefsel, kost ook het metabolisme energie. Dit blijkt echter meestal niet uit de gevonden gemiddelde maandwaarden (zie figuur 10 b + c). De standaarddeviaties zijn echter (over het algemeen) zo groot, dat een uitspraak over het verloop in de maanden nauwelijks verantwoord is. De grafiek met betrekking tot het gemiddeld percentage drooggewicht van de mannetjes laat het verwachte verschijnsel wel meer of minder zien (zie figuur 10 d). Hetzelfde geldt voor de vrouwtjes stadium 1 uit figuur 10 b + c) en de vrouwtjes stadium 7 uit figuur 10 b. Tevens, en dat geldt voor meerdere resultaten (zie verder), is het aantal waarnemingen van sommige gebieden en over sommige maanden te gering om op grond van deze gegevens een algemene conclusie te trekken over het seizoensverloop (zie tabel IX e + f). Het gemiddelde percentage drooggewicht van de vrouwtjes stadium 2/3 in maart is erg hoog ten opzichte van het percentage van de andere maanden. Een sluitende verklaring is er niet, het enige wat er van valt te zeggen is dat het percentage in maart is gebaseerd op vier waarnemingen, allen uit één trek (voedselvoorwaarden?)

(zie tabel IX e), waarbij de dieren zich nog zeer laat in het paaiseizoen in stadium 2/3 bevinden. Ook hier zal een intensievere en in de tijd gespreide bemonstering uitkomst moeten bieden.

Gerekend over alle vrouwtjes bedraagt het totaal gemiddelde aantal caloriën per gram drooggewicht 4957 ± 383. Dit komt zeer nauw overeen met de waarde die MACKINNON (1972) vond bij lange schar *(Hippoglossoides platessoides)*, van 5000 cal/gr ± 8 %.

Het gemiddelde aantal cal/gr drooggewicht eieren bedraagt bij schol 5839 ± 85. Dit is betrekkelijk hoog in vergelijking met wat WOOTTON (1979) geeft voor rijpe eieren en ovaria van 50 vissoorten (waarvan 35 zoetwatersoorten), namelijk 5612 cal/gr drooggewicht. Voor de hier gevonden waarde 5839 ± 85 moet in zoverre een voorbehoud worden gemaakt, dat de eieren waarvan de calorische waarde is bepaald, alle uit één gebied afkomstig waren en praktisch op dezelfde datum verzameld zijn (zie tabel VI). Tussen de calorische waarden van eieren in het begin van het seizoen en eieren laat in het seizoen kan echter een verschil bestaan. Oudere vrouwtjes schol worden verondersteld eerder in het seizoen te paaien dan jongere vrouwtjes (van dezelfde paaigronden)(gegevens RIVO). De calorische waarde van eieren die een vrouwtje aan het begin van het paaien los laat zou anders kunnen zijn dan die ze aan het eind van haar paaiperiode loslaat. Wijfjesschol zet de eieren namelijk niet allemaal tegelijk af. Ook zijn de eieren van de oudere vrouwtjes gemiddeld groter in diameter, wat een grotere dooier betekent en dus een hogere calorische waarde (BAGENAL, 1971; WOODHEAD, 1979). Volgens deze auteurs zou de voedselsituatie voorafgaande aan het paaiseizoen niet alleen invloed hebben op de fecunditeit, maar ook op de afmeting van de dooier en daarmede de overlevingskans van de eieren. BAGENAL (1971) constateert een seizoensafname in het gemiddelde eivolume van 4,0 mm^3 (december) naar 3,5 mm^3 (april). De eivolumes op zich kunnen variëren van 2,40 mm^3 tot 5,58 mm^3. Tussen eieren uit verschillende gebieden kunnen ook verschillen in calorische waarde verwacht worden, omdat schol van de Duitse Bocht later in het seizoen paait dan bijvoorbeeld schol van het DWK (informatie RIVO).

DAWSON & GRIMM (1980) stellen dat een vrouwtje dat in mei 406 Kcal vertegenwoordigt in de maanden daarop 560 Kcal assimileert. Dit geeft een totaal in december, wanneer het vrouwtje begint met vasten, van 966 Kcal. DAWSON & GRIMM (1980) gingen er van uit dat een bepaald vrouwtje in mei 330 gram woog en een lengte had van 32,6 cm. Een jaar later zou het 465 gram wegen en inmiddels gegroeid zijn tot een lengte van 35,9 cm. Over een geheel jaar gerekend, neemt de energetische waarde van het somatische deel echter slechts 167 Kcal (= 17,29 %) toe en deze groei moet in hoofdzaak de maanden waarvoor hebben plaats gevonden. Van de 966 Kcal aanwezig als het paaiseizoen begint, worden 234 Kcal in de eiproductie (= 24 %) gebruikt en 159 Kcal in het metabolisme tijdens de voedselstop (= 16 %). In totaal verliest het vrouwtje aan eieren en metabolisme 41 %.
Een vrouwtje stadium 7 heeft ten opzichte van een vrouwtje in stadium 2/3 een totaal gemiddelde energie-inhoud die 40 % lager ligt. Van het gemiddelde totaal aantal caloriën aanwezig in een vrouwtje stadium 2/3 in december, verliest het gemiddeld 26 % aan eieren. De overige 14 % zou dus aan het metabolisme te wijten moeten zijn.

De resultaten van dit onderzoek komen derhalve zeer goed overeen met de gegevens van DAWSON & GRIMM.
MACKINNON (1972) stelt dat een vrouwtje van lange schar *(Hippoglossoides platessoides)* met een lengte van 35 cm in mei gemiddeld een calorische energie-inhoud heeft van 275 Kcal. Gedurende het voedselseizoen (mei t/m november) worden gemiddeld 163 Kcal geassimileerd, terwijl de lengte toeneemt tot 37 cm en het gewicht toeneemt met 18 %, hetgeen het totaal in december op 438 Kcal brengt. De reproductie tijdens het paaiseizoen (december t/m april) kost 41 Kcal (9,36 %) en het metabolisme 72 Kcal (16,44 %). In totaal verliest het vrouwtje aan reproductie en metabolisme gedurende het paaiseizoen gemiddeld 113 Kcal (= 25,8 %).
In vergelijking met schol *(Pleuronectes platessa)* steekt de lange schar *(H. platessoides)* dus veel minder energie in haar eiproductie, terwijl de kosten van het metabolisme tijdens het paaiseizoen ongeveer dezelfde zijn. Schol heeft tevens duidelijk een hogere fecunditeit. DAWSON & GRIMM noemen als een waarschijnlijke oorzaak hiervoor de veel lagere temperaturen bij Novia Scotia ($\pm$ 3 °C).
Ook MACKINNON (1972) vindt hogere energiekosten voor reproductie in grotere (zwaardere en oudere) vrouwtjes dan bij kleinere (jongere en lichtere) vrouwtjes. Hij stelt dat dit bij de oudere vrouwtjes ten koste gaat van energie-investering in groei wat tot grote verzwakking tijdens en vlak na het paaiseizoen kan leiden.
Uit het voorgaande blijkt dat met behulp van fecunditeitsgegevens en gewichtscyclus van een vrouwelijke schol een analyse gemaakt kan worden van de energiekosten van - en de energieverdeling over - reproductie en metabolisme tijdens het paaiseizoen.
Gebleken is, dat zwaardere (oudere) vrouwtjes meer energie in hun reproductie steken dan lichtere (jongere) vrouwtjes. In een sterk beviste populatie krijgt de schol steeds minder kans ouder en dus zwaarder te worden, dan in een minder intensief geëxploiteerde populatie. Visserijgegevens (RIVO) tonen aan dat vrouwtjes ouder dan 6 à 7 jaar nu veel minder frequent in de vangsten voorkomen dan vroeger het geval was. Minder oudere (en dus zwaardere) vrouwtjes in de totale populatie betekent een vermindering van de totale gemiddelde energie die door de populatie als totaal in de reproductie wordt gestoken. Een hypothese kan zijn dat, om deze verliezen op te vangen, de Noordzee populaties hierop hebben gereageerd door sneller te gaan groeien, waardoor het mogelijk wordt eerder met de reproductie te beginnen en sneller energie in de reproductie te steken, zoals de geconstateerde groeiversnelling bij schol tussen 1948-1972 (OSAE & DE VEEN, 1972) aangeeft.
De populatie fecunditeit en mogelijk de relatie tussen stock en recruitment zou hiermee veranderd kunnen zijn. De fecunditeit van een vrouwtje van eenzelfde gewicht is in de loop der jaren echter ook verhoogd (zie figuur 6). Wat dit heeft betekend voor de energiehuishouding is nog een vraag. Nader onderzoek is ook nodig naar het energiebudget van de mannetjes, waarbij eveneens tussen 1948-1972 een groeiversnelling is geconstateerd (OSAE & DE VEEN, 1972).

V. LITERATUUR

Allen, S.A., 1974 - Chemical Analysis of Ecological materials. Blackw. & Publ. Oxford.

Bagenal, T.B., 1966 - The Ecological and Geographical aspects of the Fecundity of the Plaice. J. mar. biol. Ass. UK. 46: 161-186.

Bagenal, T.B., 1971 - The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the productioncycle. J. Fish. Biol. 3: 207-219.

Bannister, R.C.A., 1978 - Changes in plaice stocks and plaice fisheries in the North Sea. Rapp. P.-v.Rén. Cons. int. Explor. Mer 172: 86-101.

Dawson, A.S. & A.S. Grimm, 1980 - Quantitative seasonal changes in the protein, lipid and energy content of the carcass, ovaries and liver of adult female plaice, *Pleuronectes platessa L.* J. Fish. Biol. 16: 493-504.

Garrod, D.J. & B.J. Knights, 1979 - Fish Stocks: their Life-History Characteristics and Response to Exploitation. Symp. zool. Soc. Lond. 44: 361-382.

Groeneveld, K., 1982 - Onderzoek naar fecunditeit van schol in de Noordzee. RIVO ZE 82-05.

Kersting, K., 1972 - A Nitrogen Correction for Caloric Values. Limnology and Oceanography 17(4): 643-644.

Love, R.M., 1970 - The Chemical Biology of Fishes. Academy Press London and New York.

MacKinnon, J.C., 1972 - Summer Storage of Energy and its Use for Winter Metabolism and Gonad Maturation in American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*). J. Fish. Res. Board Can., 29(12).

Mackinnon, J.C., 1973 - Analysis of Energy Flow and Production in an Unexploited Marine Flatfish Population. J. Fish. Res. Board. Can. 33(1): .

Nikolskii, G.V., 1969 - Theory of Fish Population Dynamics. Oliver & Boyd Edinburgh.

Osae, R.O.A. & J.F. de Veen, 1972 - Changes in growth parameters of two plaice subpopulations in the North Sea. Int. Counc. Expl. Sea. CM 1972/F:9.

Simpson, A.C., 1951 - The fecundity of the Plaice. Fishery Inves., Lond., ser.2, 17(5), 27pp.

Tyler, A.V. & R.S. Dunn, 1976 - Ration, Growth and Measures of Somatic and organ Condition in Relation to Meal Frequency in Winter Flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, with Hypotheses Regarding Population Homeostasis. J. Fish. Res. Board Can., 33(1).

Veen, J.F. de, 1976 - On changes in some biological parameters in the North Sea sole (*Solea solea L.*). J. Cons. int. Expl. Mer, 37(1): 60-90.

Wimpenny, R.S., 1953 - The plaice.
Arnold & Co, London. 145 pp.

Winberg, G.G., 1971 - Methods for the Estimation of Production of Aquatic Animals.
Academic Press London and New York.

Woodhead, A.D., 1979 - Senescens in Fishes.
Symp. zool. Soc. Lond. 44: 179-205.

Wootton, R.J., 1979 - Energy costs, of Egg production and Environmental Determinants of Fecundity in Teleost Fishes.
Symp. zool. Soc. Lond. 44: 133-159.

TABEL I - Rijpheidsstadia schol ♀

Stadium 1: - Jeugdstadium. Lumen doorzichtig grijs gekleurd.

Stadium 2: - Lumen ondoorzichtig. Oranje gekleurd. Eieren reeds te zien.

Stadium 3: - Ovarium reeds meer ontwikkeld. Enkele doorzichtige eieren te zien.

Stadium 4: - Geslachtsrijp. Vol doorzichtige eieren (glasachtig).

Stadium 5: - Paaiende. Deel van de eieren reeds kwijt.

Stadium 6: - Bijna uitgepaaid. Sporadisch enkele eieren aanwezig.

Stadium 7: - Uitgepaaid. Ovarium krimpt. Terug naar stadium 2.

Rijpheidsstadia schol ♂

Stadium 1: - Hom bijna niet te zien.

Stadium 2: - Grijs getinte hom.

Stadium 3: - Dik wit homvocht bij stevige druk te zien.

Stadium 4: - Bij lichte druk spuit homvocht naar buiten.

Stadium 5: - Bruinachtig homvocht bij stevige druk te zien.

Stadium 6: - Uitgepaaid. Hom half maanvormig en bruin.

Stadium 7: - Hom erg ineengeschrompeld en in vele gevallen overgegaan naar stadium 1.

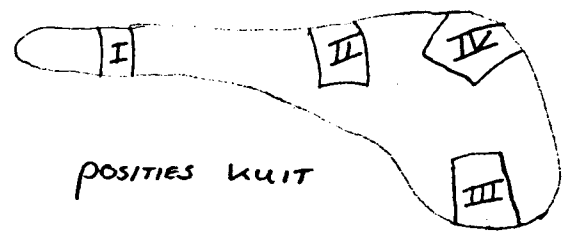
TABEL II - Vangstgegevens fecunditeit.

Datum:	Gebied:	Positie:	Aantal:	Schip:
13-12-1982	OG	53°20'NB 2°30'OL	33	KW 145
13-12-1982	DB(w)	54°15'NB 4°15'OL	20	LE 63
10- 1-1983	Flamborough	53°55'NB 0°50'OL	39	KW 34
14- 1-1983	DB(o)	54°50'NB 6°10'OL	25	UK 154
14- 1-1983	DB(w)	54°30'NB 4°20'OL	20	UK 143
24- 1-1983	DWK	52°45'NB 3°45'OL	18	KW 189
			Totaal: 155	

TABEL III - Vergelijking gestandaardiseerd aantal eieren i.v.m. verschillende posities in kuit.

Posities: I = 1000 standaard aantal eieren.
II t.o.v.I
IIIt.o.v.I
IV t.o.v.I

II:		III:	IV:
965	1159	930	855
969	1023	997	1160
940	1043	1146	——— +
912	1052	1036	$\bar{x}$ = 1008 ± 216
953	1180	——— +	N = 2
963	1030	$\bar{x}$ = 1027 ± 90	
983	1077	N = 4	
991	1069		
951	1025		
916	1011		
807	1010		
990	1058		
996	1025		
935	1006		
983	1051		
947			
933	——— +		
871	$\bar{x}$ = 987 ± 70		
927	N = 40		
927			
984			
987			
930			
948			
938			



TABEL IV - proeftellingen.

Handgeteld:	Apparaat:
1205	1183
500	498
500	497
500	508
1000	1029
500	491
500	503
1000	1041
500	495
307	311

TABEL V - Vangstgegevens colorische waardebepalingen.

Datum	Gebied	Aantal	Aantal	
17-12-1982	Diepwater Kanaal (DWK)	11 ♀2/3	11 bepalingen	
	52°10'NB 2°50'OL	3 ♂3/4	3 "	
		7 ♀ /	7 "	
17-12-1982	DWK	5 ♂3/4	1 "	(mengm.)
	52°35'NB 2°55'OL			
17-01-1983	Flamborough	10 ♀2/3	2 "	(mengm.)
	54°30'NB 0°55'OL	5 ♂3/4	2 "	(mengm.)
28-01-1983	DWK	4 ♀7	4 "	
	52°40'NB 2°50'OL	5 ♂6	3 "	(mengm.)
31-01-1983	Duitse Bocht oost (DBo)	17 ♀2/3	17 "	
	54°30'NB 6°30'OL	4(+7)♂3/4	7 "	(3 mengm.)
		4(+6)♀1	7 "	(3 mengm.)
		6 ♂1	1 "	(mengm.)
21-02-1983	Overgangsgebied	2 ♀2/3	2 "	
	53°30'NB 2°00'OL	9 ♀7	9 "	
		5 ♂6	3 "	(mengm.)
03-03-1983	OG	4 ♀2/3	4 "	
	53°00'NB 2°50'OL	5 ♀7	5 "	
		2 ♀1	1 "	(mengm.)
		2 ♂1	2 "	
04-03-1983	DWK	10 ♀7	10 "	
	52°40'NB 2°50'OL	5 ♂6	3 "	(mengm.)
		5 ♀1	4 "	(mengm.)
		5 ♂1	3 "	(mengm.)
14-03-1983	Flamborough	10 ♀7	10 "	
	54°00'NB 1°00'OL	5 ♂6	2 "	(mengm.)
		3 ♀1	1 "	(mengm.)
		166	124	

TABEL VI

1. Drooggewichtbepalingen eieren (500) (± = standaarddeviatie)

Datum	Gebied	Schip	Visnr.	Drooggewicht
18-02-1983	DB(o)	UK 71	7	0,2522 mg/ei
18-02-1983	DB(o)	"	31	0,2022 "
21-02-1983	DB(w)	UK 41	1	0,2564 "
"	"	"	3	0,2556 "
"	"	UK 43	13	0,2406 "
"	"	"	20	0,2630 "
"	"	UK 246	21	0,2870 "
"	"	"	44	0,2588 "
03-03-1983	OG	GO 22	28	0,2336 "
			gemiddeld:	0,2499 mg/ei ± 0,0233

2. Caloriebepalingen eieren

Datum	Gebied	Schip	Visnr.	Calorieën
Individueel:				
21-03-1983	DB(w)	LE 63	14	5920 cal/gr drooggewicht
"	"	"	5	5960 "
"	"	"	1	5740 "
"	"	"	6	5860 "
"	"	"	10	5760 "
"	"	"	9	5810 "
"	"	"	12	5800 "
"	DB( )	UK 70	1	5750 "
"	DB( )	UK 232	3	5970 "
"	"	"	13	5720 "
Mengmonsters:				
21-03-1983	DB(w)	LE 63	2,3,4,7, 8,11,13, 16,17,18	5860 "
"	"	UK 70	16	5950 "
14-03-1983	"	KW 34	23,24	5820 "
"	"	KW 145	66,75	5810 "
			totaal gemiddeld:	5839 cal/gr ± 85

TABEL VII - G.M. relatie fecunditeit met lengte, lengte^3 en gewicht voor vanggebieden 1982/1983.

Fecunditeit-Gewicht. F = a + bW F = Fecunditeit G = Gewicht

	DWK	OG	Flamb.	DB(w)13-12-'82	DB(w)14-1-'83	DB(o).
r	0,915	0,947	0,866	0,820	0,871	0,893
a	-40,42	-19,21	-34,47	-31,21	-11,10	-74,82
b	0,290	0,254	0,270	0,273	0,234	0,345
	±0,085	±0,030	±0,045	±0,077	±0,057	±0,069
N	18	33	39	20	20	25

Fecunditeit-Lengte^3 F = a + bL^3 F = Fecunditeit L = Lengte

r	0,862	0,873	0,792	0,680	0,887	0,813
a	-41,78	7,41	-32,22	-27,60	-21,68	-93,76
b	0,00305	0,00240	0,00270	0,00289	0,00253	0,00360
	±0,00082	±0,00043	±0,00055	±0,00103	±0,00058	±0,00058
N	18	33	39	20	20	25

Fecunditeit-Lengte F = aL^b F = Fecunditeit L = Lengte

r	0,800	0,904	0,815	0,923	0,804
a	- 8,84	- 7,76	-10,03	- 7,21	- 9,56
b	3,76	3,46	4,08	3,29	3,92
	±1,19	±0,54	±1,17	±0,63	±1,01
N	18	33	20	20	25

r = correlatiecoëfficient.
± = standaarddeviatie

TABEL VIII - G.M. relatie fecunditeit met lengte, lengte^3 en gewicht voor de totale Noordzee.

Fecunditeit-Gewicht.	F = a + bW	F = Fecunditeit	G = Gewicht
	1982/83	1981/82	1947/49
r	0,915	0,926	0,883
a	-27,42	-46,21	-12,33
b	0,265 ±0,017	0,304 ±0,023	0,167 ±0,010
N	155	102	250

Fecunditeit-Lengte^3.	F = a + bL^3	F = Fecunditeit	G = Lengte
r	0,853	0,865	0,852
a	-23,98	-17,93	-62,25
b	0,0027 ±0,00090	0,0018 ±0,00035	0,0035 ±0,00012
N	155	102	197

Fecunditeit-Lengte.	F = aL^b	F = Fecunditeit	L = Lengte
r	0,870	0,872	0,850
a		- 8,57	- 9,20
b		3,70 ±0,386	3,74 ±0,259
N	155	102	197

r = correlatiecoëfficient.

± = standaarddeviatie

TABEL IX

A. Gemiddelde gewichten (gr) van de bemonsterde ♂ en ♀ per gebied.

	DWK	N	OG	N	Flamb.	N	DB(o)	N	Totale Noordzee	N
♀1	241	8	304	22	224	1	280	5		
♀2/3	813	19	691	6	970	10	497	17	726	52
♀7	373	14	443	14	620	10			464	38
♂3/4	354	4			343	1	363	5		
♂6	293	2	331	1	320					

B. Gemiddeld % drooggewich (± standaard deviatie) van de bemonsterde ♂ en ♀ per gebied.

	DWK	N	OG	N	Flamb.	N	DB(o)	N	Totale Noordzee	N
♀1	25,08	8	22,96	2	22,81	1	22,32	5	23,81	16
±	1,12		0,88				1,16		1,66	
♀2/3	25,94	19	25,60	6	24,11	10	23,72	17	24,82	52
±	2,18		2,38		2,07		1,34		2,14	
♀7	21,39	14	22,10	14	21,97	10			21,80	38
±	1,51		1,24		1,99				1,55	
♂3/4	26,62	4			25,01	1	23,61	5	24,95	10
±	1,85						0,60		1,88	
♂6	23,41	2	22,52	1	22,69	1			23,00	4
±	3,17								1,89	

C. Gemiddelde calorische waarden (cal/g drooggew. ± standaard deviatie) van de bemonsterde ♂ en ♀ per gebied.

	DWK	N	OG	N	Flamb.	N	DB(o)	N	Totale Noordzee	N
♀1	5128	8	4922	2	4897	1	5043	5	5061	16
±	330		84				84		245	
♀2/3	5368	14	5337	6	5237	2	5095	17	5230	39
	249		243		62		274		271	
♀7	4502	14	4729	14	4680	10			4633	38
±	285		251		221				271	
♂3/4	4911	4			5026	1	5059	5	4996	10
±	289						126		201	
♂6	4895	2	4508	1	4862	1			4790	4
±	98								197	

TABEL IX (vervolg)

D. Gemiddelde conditiefactor waarden van de bemonsterde ♀2/3 en ♀7 per gebied.

	DWK	N	OG	N	Flamb.	N	DB(o)	N	Totale Noordzee	N
♀2/3	0,01093	19	0,01103	6	0,01057	10	0,01030	17	0,01066	5
±	0,00121		0,00081		0,00088		0,00073		0,00098	
♀7	0,00829	14	0,00802	14	0,00828	10			0,00819	3
±	0,00069		0,00061		0,00080				0,00069	

E. Gemiddeld % drooggewicht (± standaard deviatie) van de bemonsterde ♀ en ♂ per maand.

	december	N	januari	N	februari	N	maart	N
♀1	0,2538	7	0,2232	5	0,2358	1	0,2271	3
±	0,0080		0,0116				0,0033	
♀2/3	0,2576	11	0,2440	35	0,2263	2	0,2709	4
±	0,0130		0,0223		0,0010		0,0079	
♀7			0,2293	4	0,2154	9	0,2171	25
±			0,0116		0,0112		0,0170	
♂3/4	0,2662	4	0,2384	6				
±	0,0185		0,0079					
♂6			0,2565	1	0,2252	1	0,2193	2
±							0,0107	

F. Gemiddelde calorische waarden (cal/gr drooggewicht ± standaard deviatie) van de bemonsterde ♀ en ♂ per maand.

	december	N	januari	N	februari	N	maart	N
♀1	5184	7	5043	5	4862	1	4871	3
±	313		84				125	
♀2/3	5378	11	5127	22	5265	2	5372	4
±	259		246		87		302	
♀7			4491	4	4654	9	4648	25
			210		204		300	
♂3/4	4911	4	5053	6				
±	289		114					
♂6			4964	1	4508	1	4843	2
±							26	

TABEL X - Correlatiecoëfficiënten in verband met relatie van het aantal cal/gr drooggewicht.

A. ♀ 2/3:	gewicht	: 0,378	N = 34 (P < 0,05)
	lengte	: 0,300	N = 30
	leeftijd	: 0,126	N = 30
	conditiefactor	: 0,551	N = 34 (P < 0,05)
B. ♀ 7 :	gewicht	: 0,009	N = 38
	lengte	: 0,021	N = 38
	leeftijd	: 0,138	N = 33
	conditiefactor	: -0,106	N = 38
C. ♀ 1 :	gewicht	: -0,081	N = 11
	lengte	: -0,112	N = 11
	leeftijd	: -0,468	N = 11
	conditiefactor	: 0,319	N = 11
D. ♂ 2/3:	gewicht	: -0,365	N = 9
	lengte	: -0,230	N = 9
	leeftijd	: -0,026	N = 7
	conditiefactor	: -0,354	N = 9

TABEL XI - Berekening energiebudget.

Gemiddeld aantal eieren ♀ 2/3 met gewicht van 726 gram:
0,265 (± 0,017) x 726 - 27,46 = 164970 (± 12342).

Gemiddelde calorische waarde van eieren:
164970 (± 12342) x 1,459 (± 0,1593) = 240708 (± 18013) cal.

Gemiddeld drooggewicht van een ♀ 2/3 bij een gewicht van 726 gram:
726 x 0,2482 (± 0,0214) = 180 (± 16) gr.

Gemiddeld aantal calorieën bij een drooggewicht van 180 gram:
180 (± 16) x 5230 (± 271) = 941400 cal.

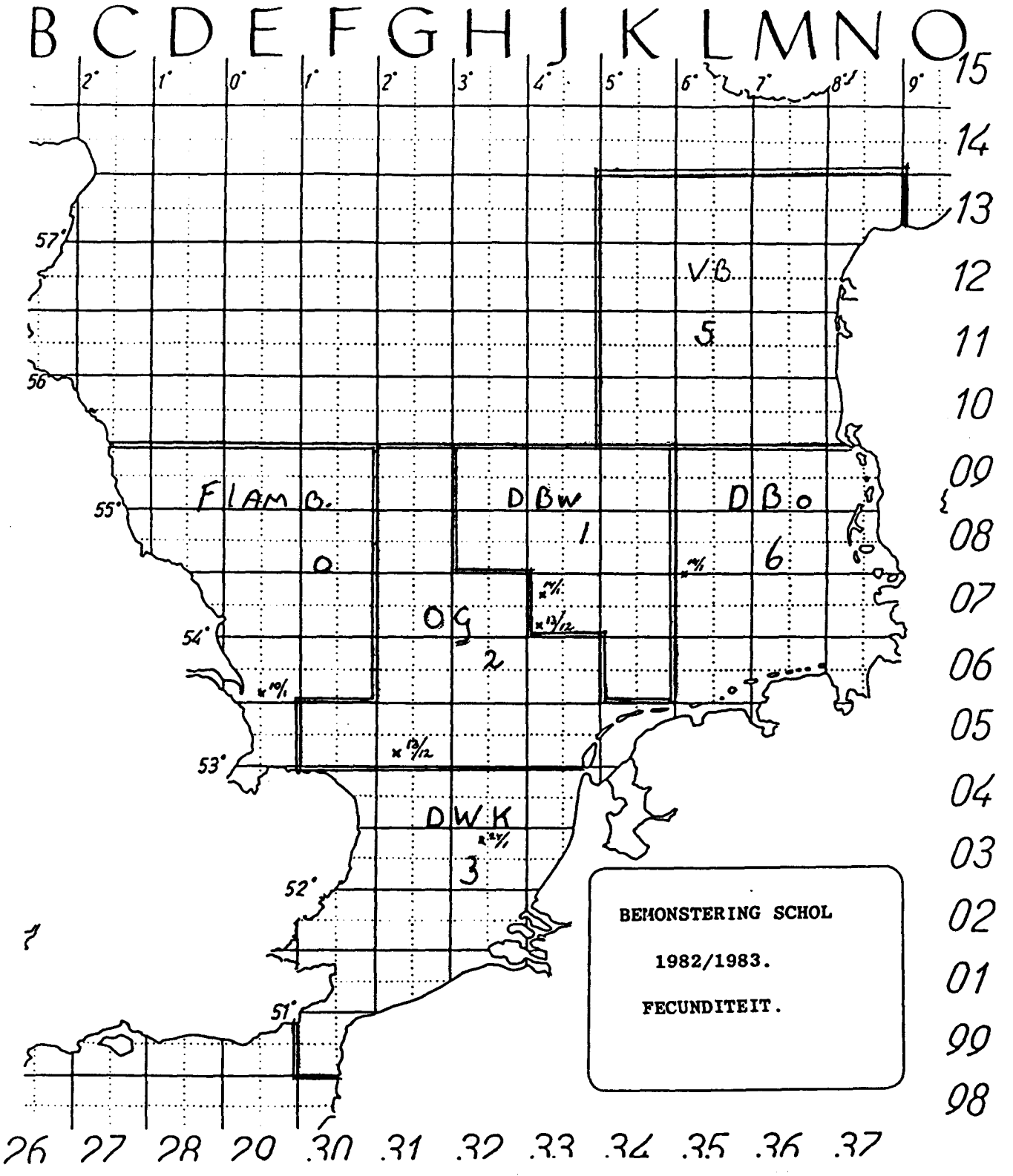
Totaal gemiddeld gewicht ♀ 7 ten opzichte van ♀ 2/3 met gewicht 726 gram:
726 x 0,7681 = 558 gr.

Gemiddeld drooggewicht van een ♀ 7 bij een gewicht van 558 gram:
558 x 0,2180 (± 0,0155) = 122 (± 9) gr.

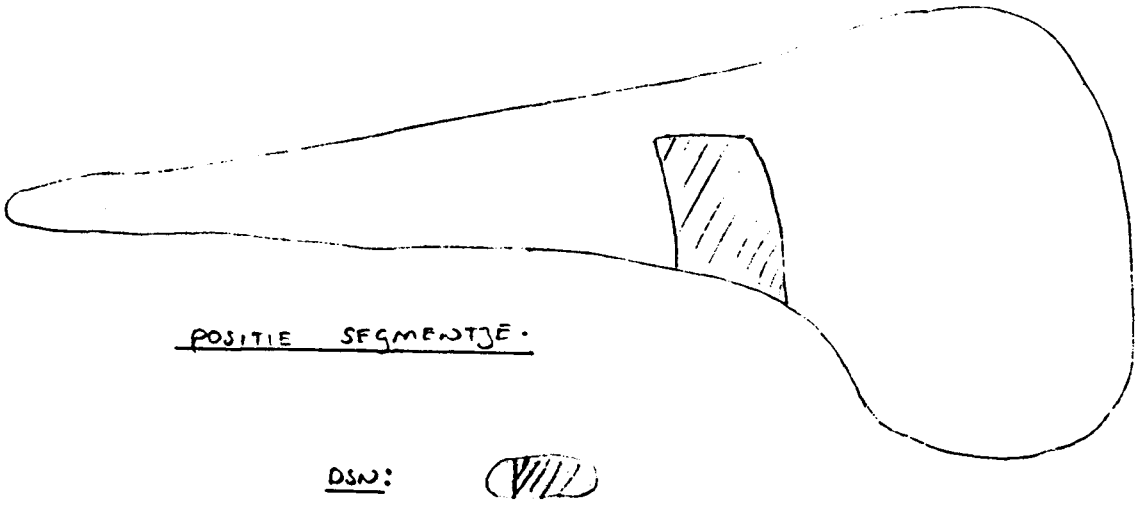
Gemiddeld aantal calorieën bij een drooggewicht van 122 gram:
122 (± 9) x 4633 (± 271) = 565226 (± 77198) cal.

Verlies ♀ 7 ten opzichte van ♀ 2/3:
941400 - 565226 = 376174 cal = 39,96 %.

Figuur 1


B C D E F G H J K L M N O
2° 1° 0° 1° 2° 3° 4° 5° 6° 7° 8° 9°
15 14 13 12 11 10 09 08 07 06 05 04 03 02 01 99 98
57° 56° 55° 54° 53° 52° 51°
VB
5
FLAM B.
0
DBW
1
DBo
6
OG
2
DWK
3
BEMONSTERING SCHOL
1982/1983.
FECUNDITEIT.
26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37

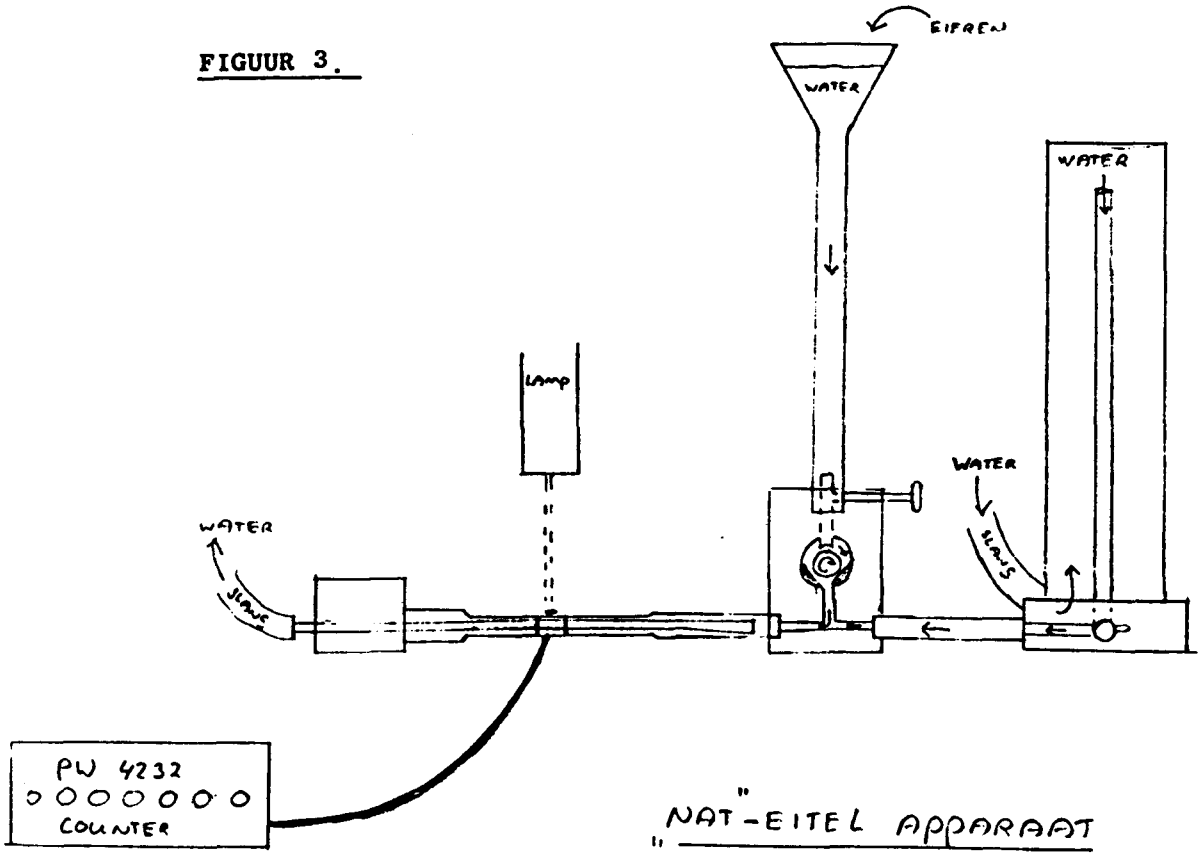
FIGUUR 2.



POSITIE SEGMENTJE.

DSN:

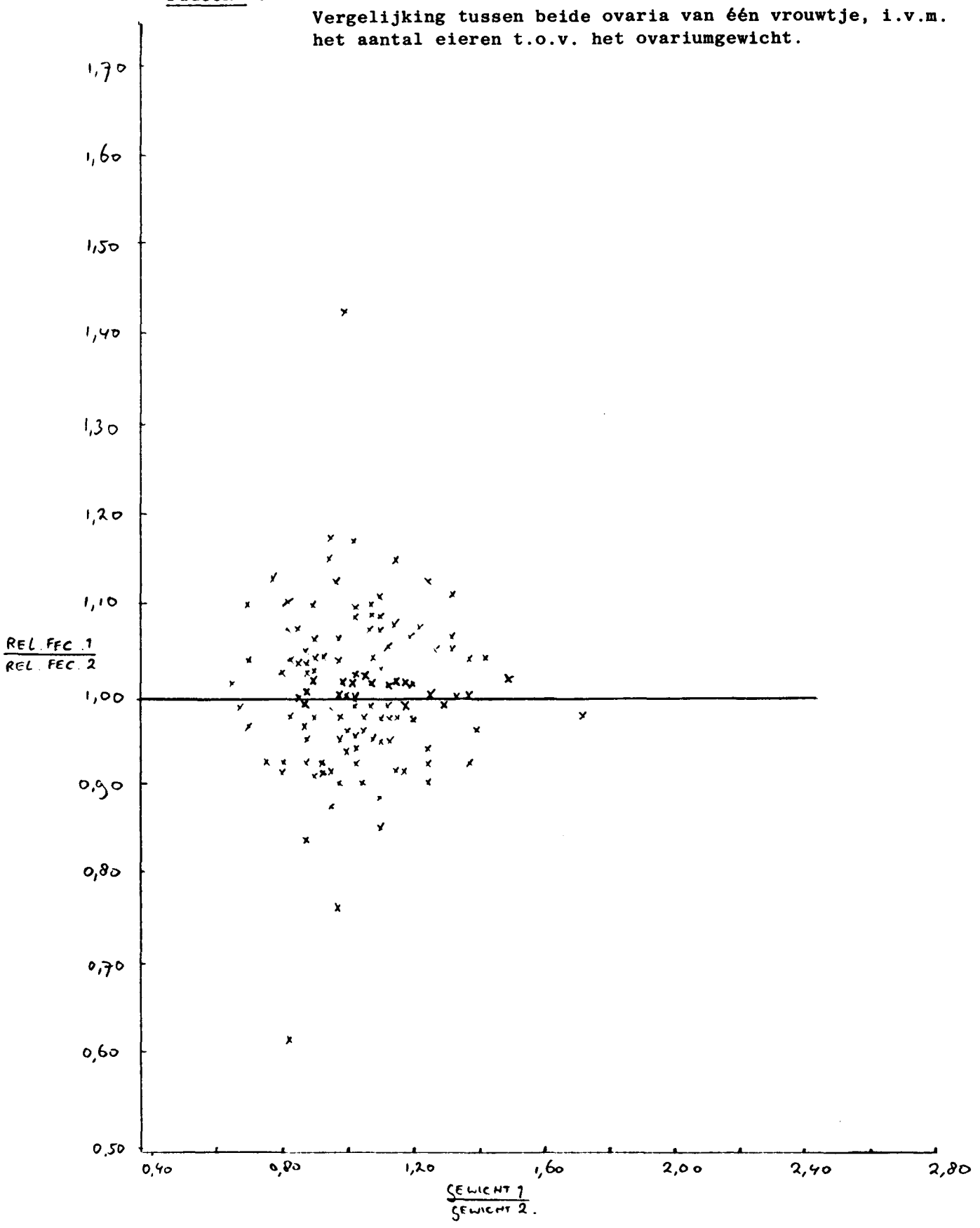
FIGUUR 3.



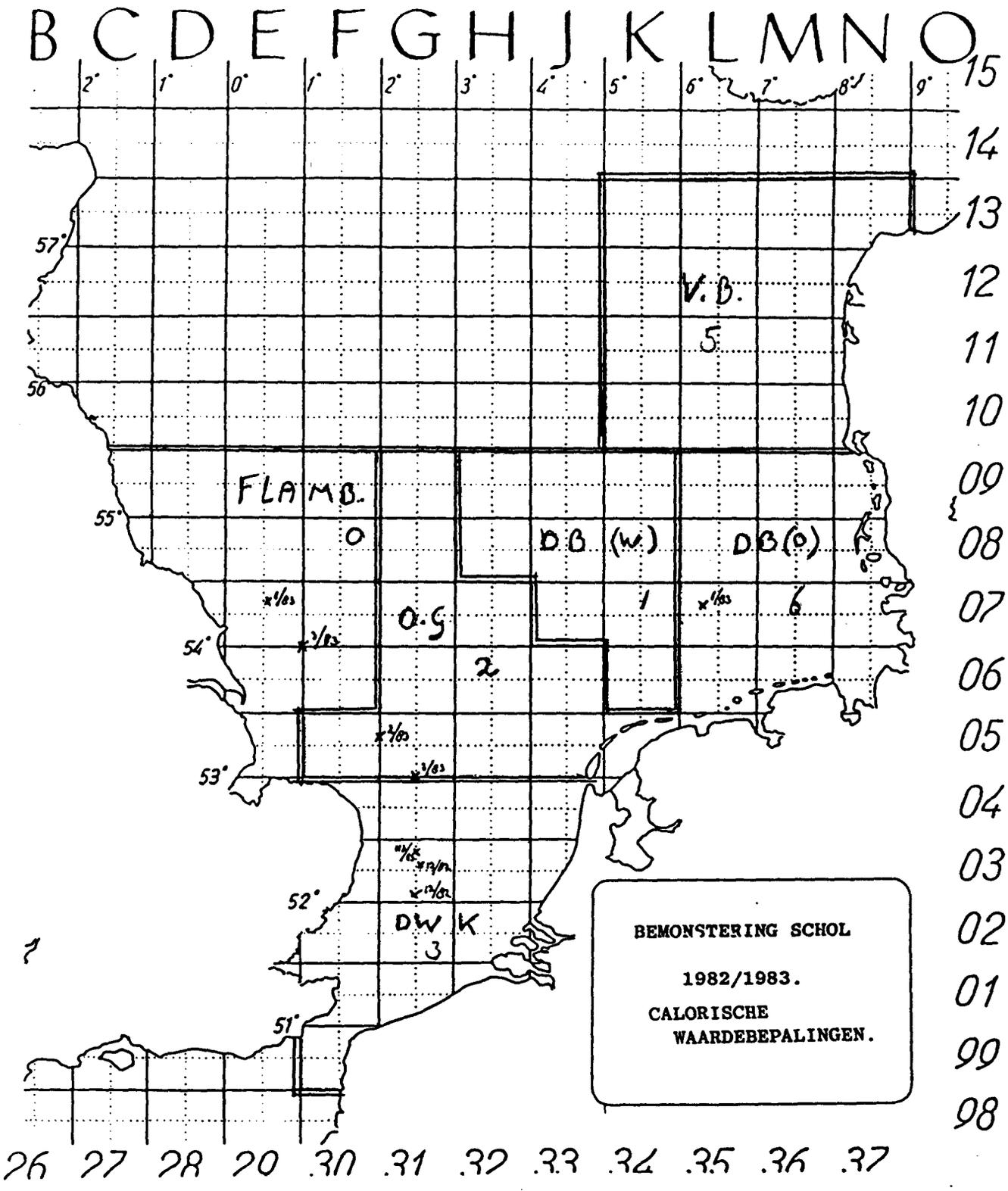
"NAT-EITEL APPARAAT"

FIGUUR 4.

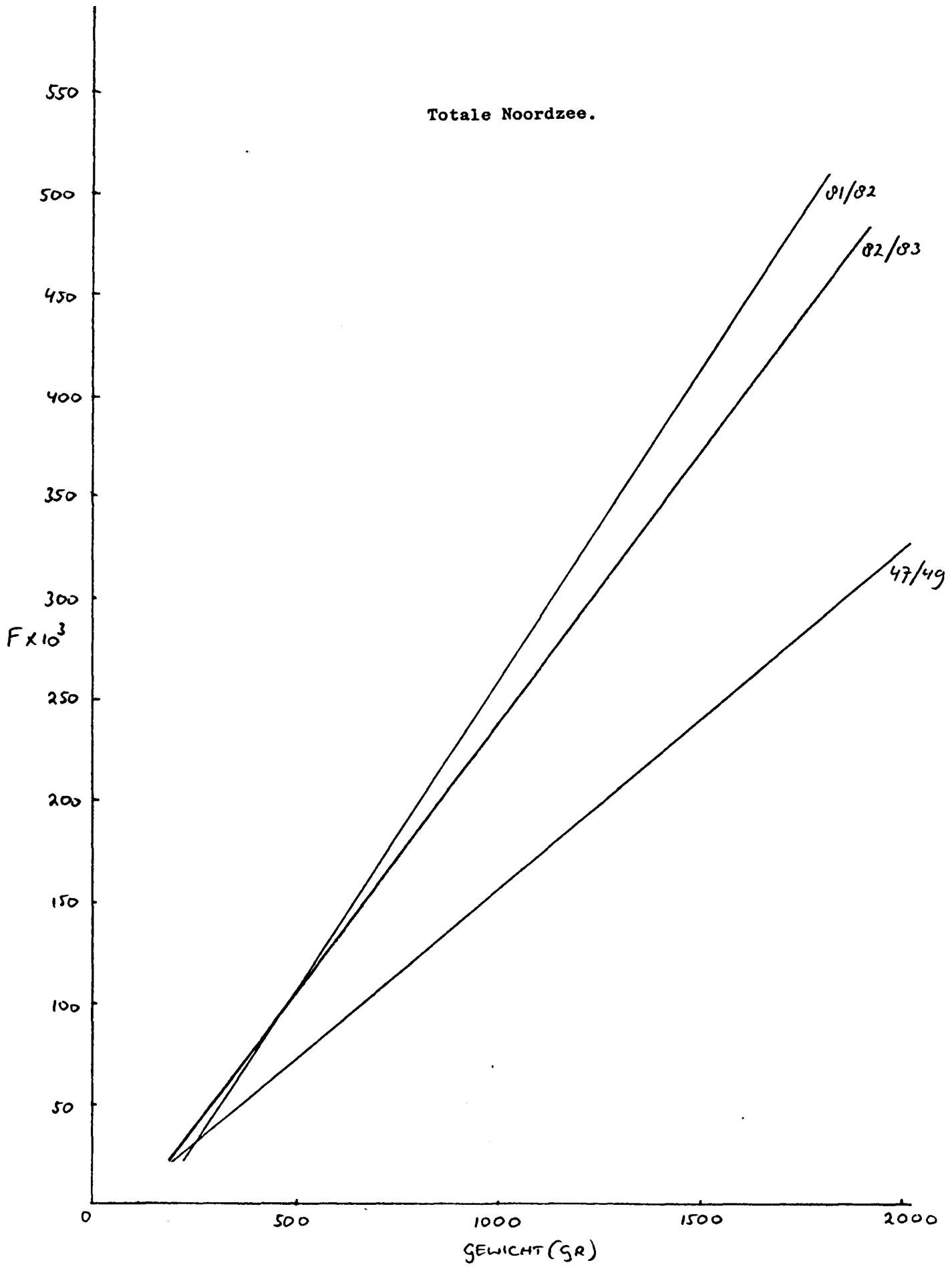
Vergelijking tussen beide ovaria van één vrouwtje, i.v.m. het aantal eieren t.o.v. het ovariumgewicht.



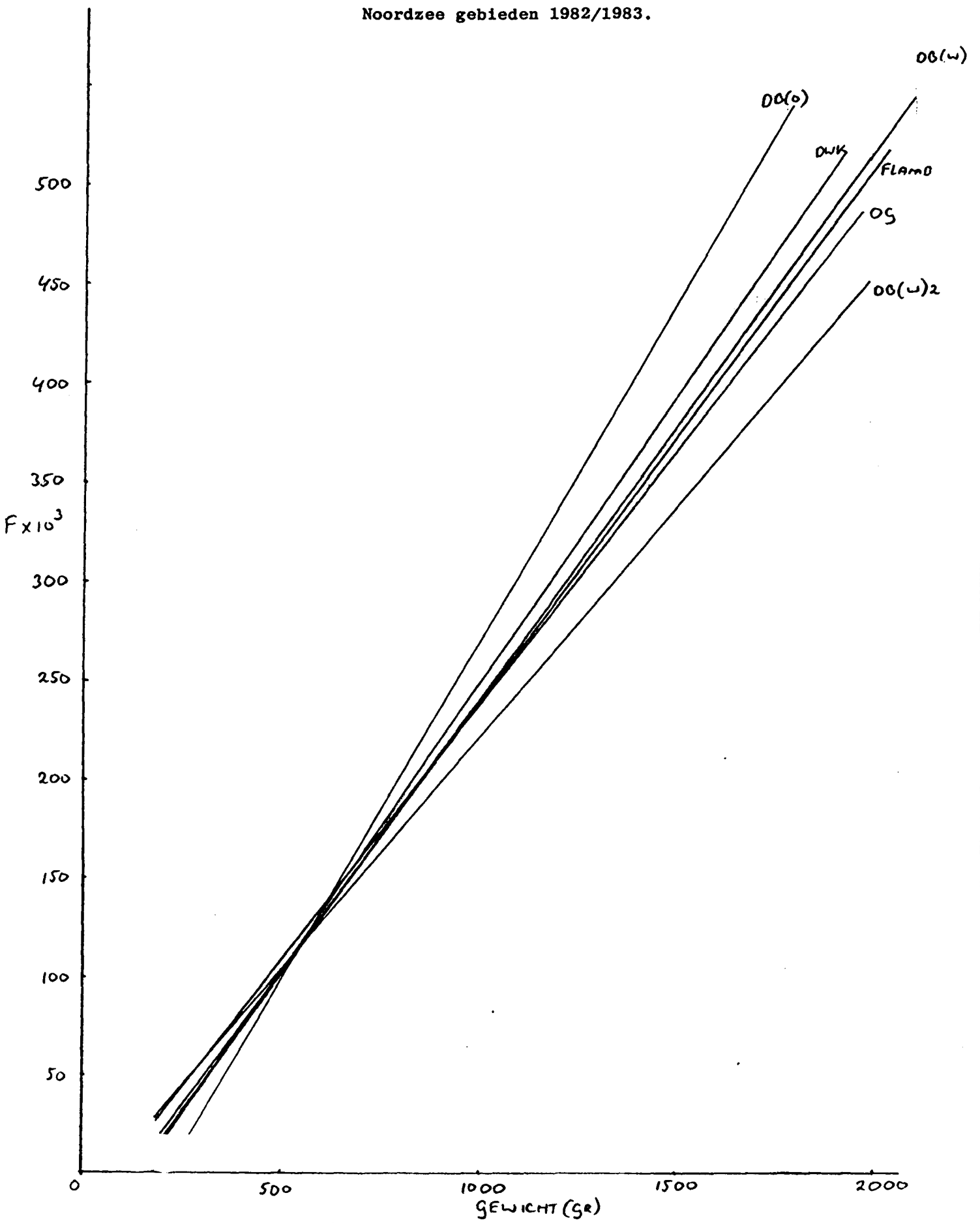
FIGUUR 5


B C D E F G H J K L M N O
2° 1° 0° 1° 2° 3° 4° 5° 6° 7° 8° 9°
15 14 13 12 11 10 09 08 07 06 05 04 03 02 01 99 98
57° 56° 55° 54° 53° 52° 51°
V.B.
5
FLAMB.
0
DB (W)
1
DB(O)
6
0.G
2
DWK
3
BEMONSTERING SCHOL
1982/1983.
CALORISCHE
WAARDEBEPALINGEN.
26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37

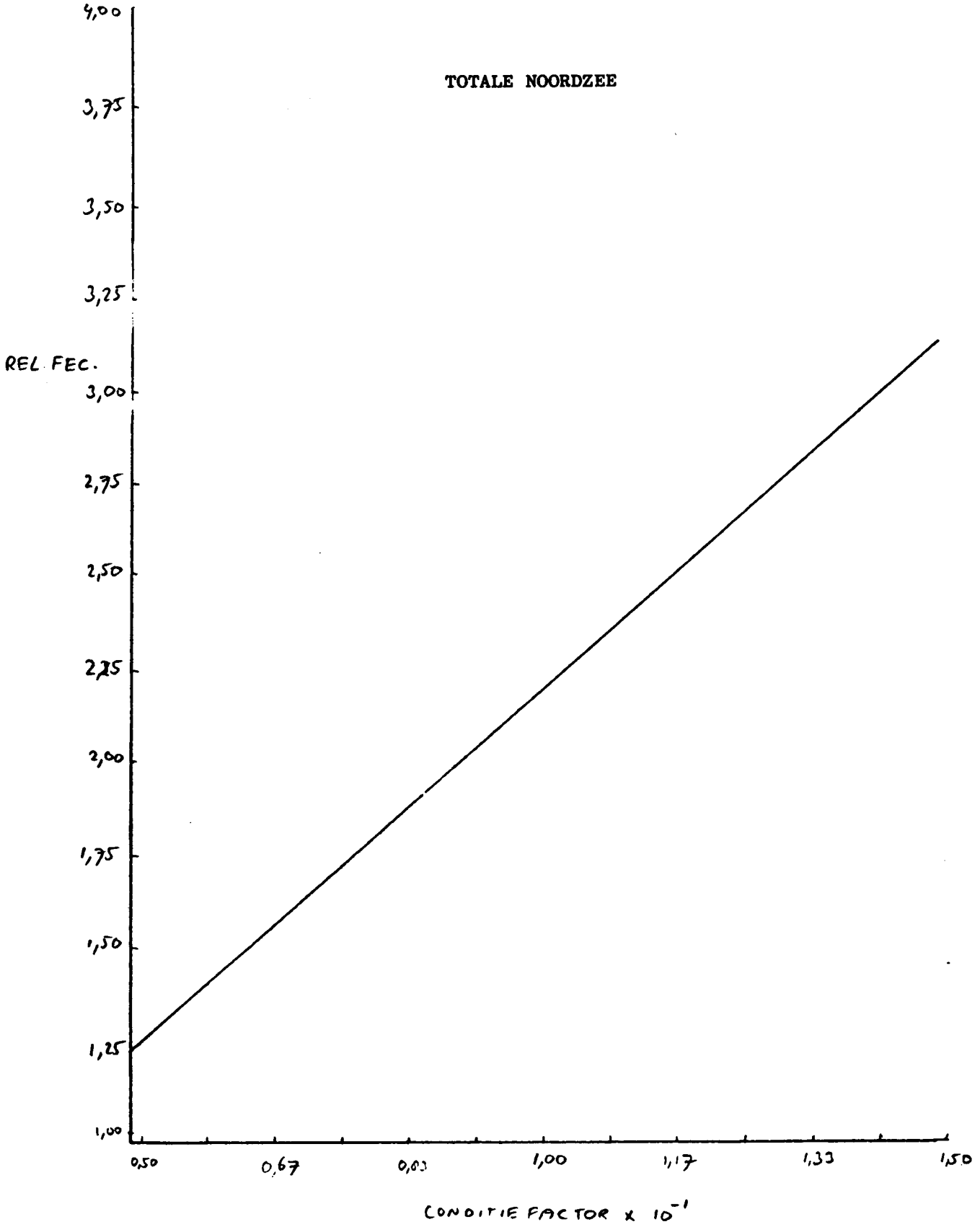
Figuur 6 - Individuele waarden plotter voor 1981/1982 en 1982/1983.
G.M.-regressielijnen van de relatie fecunditeit - gewicht.



FIGUUR 7 - Individuele waarden plotter.
Regressielijn van de relatie fecunditeit - gewicht.

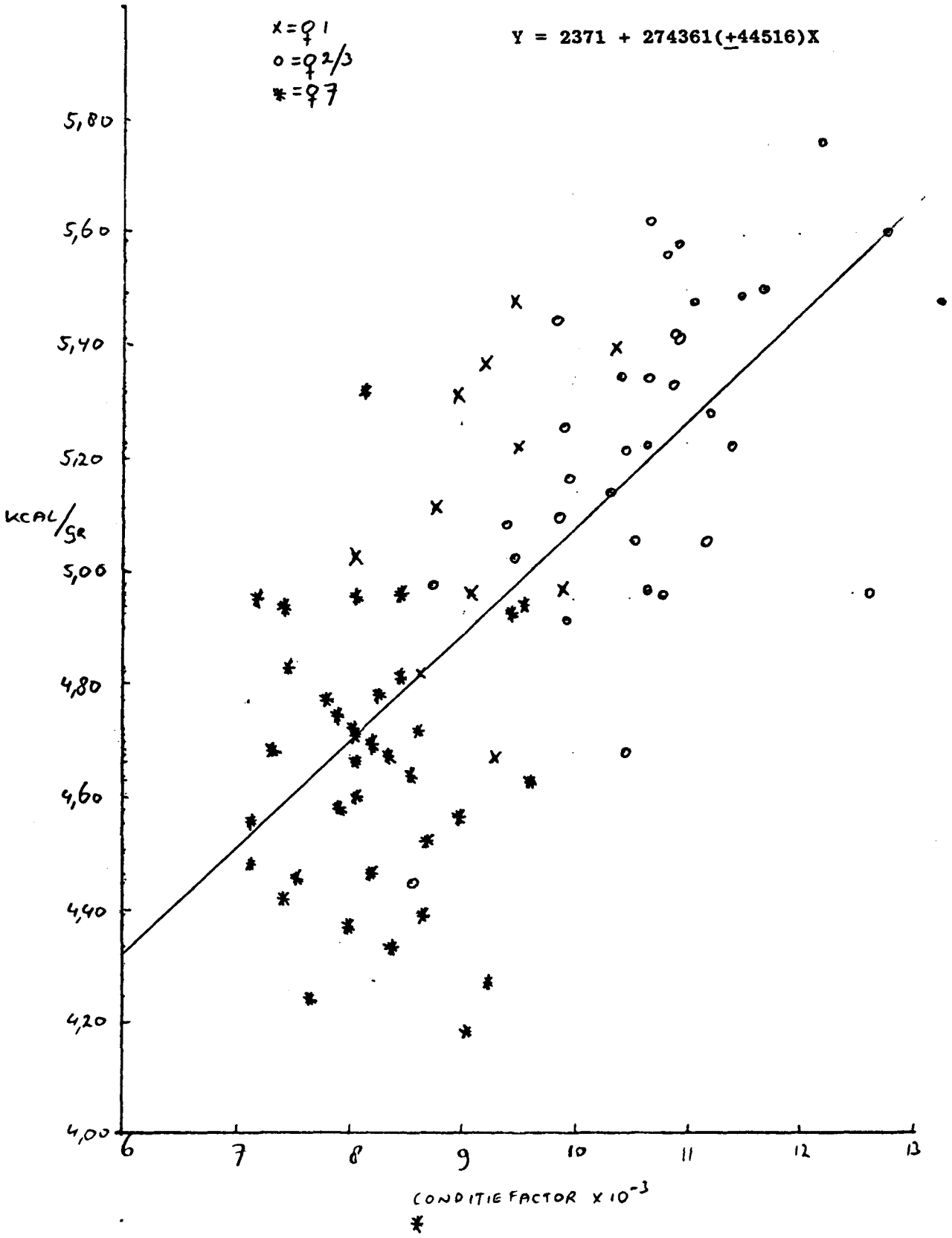


FIGUUR 8. - Individuele waarden plotter.
Regressielijn van de relatie relatieve fecunditeit - conditiefactor.

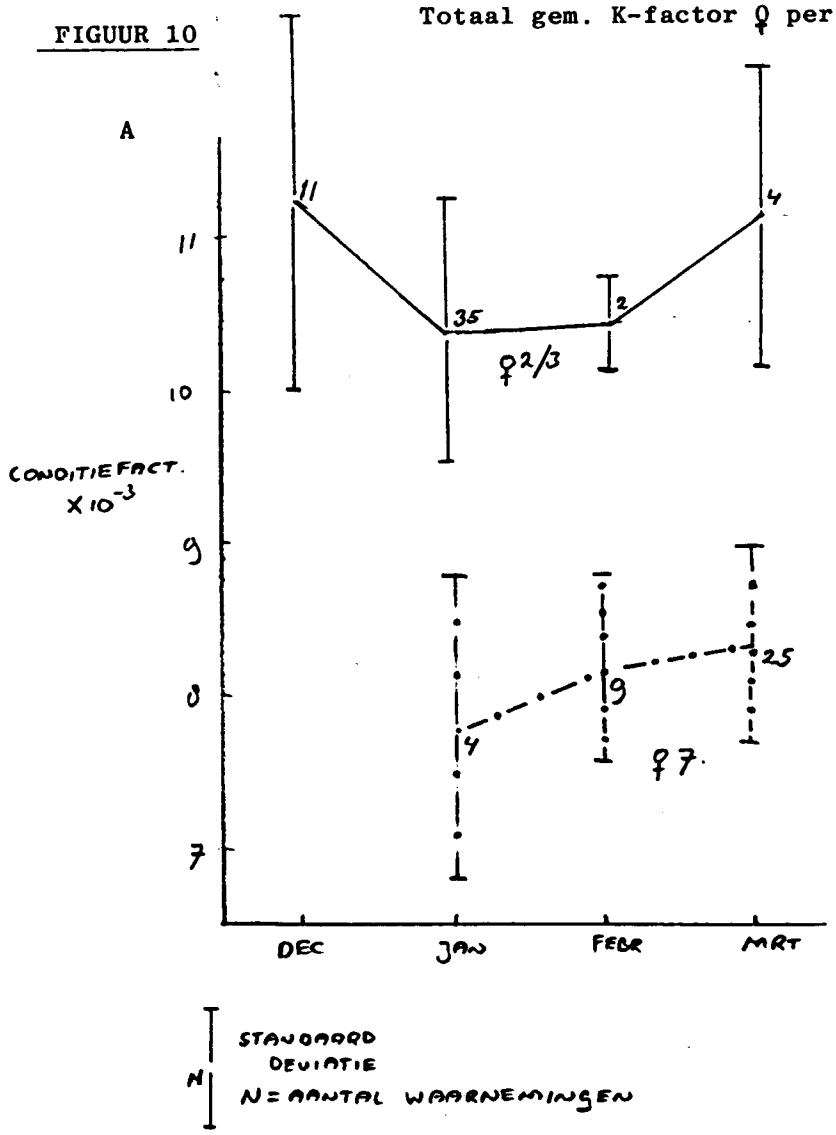


FIGUUR 9. - Regressielijn van de relatie aantal Kcal/gram drooggewicht - conditiefactor.

NOORDZEE ♀ 1982/83.

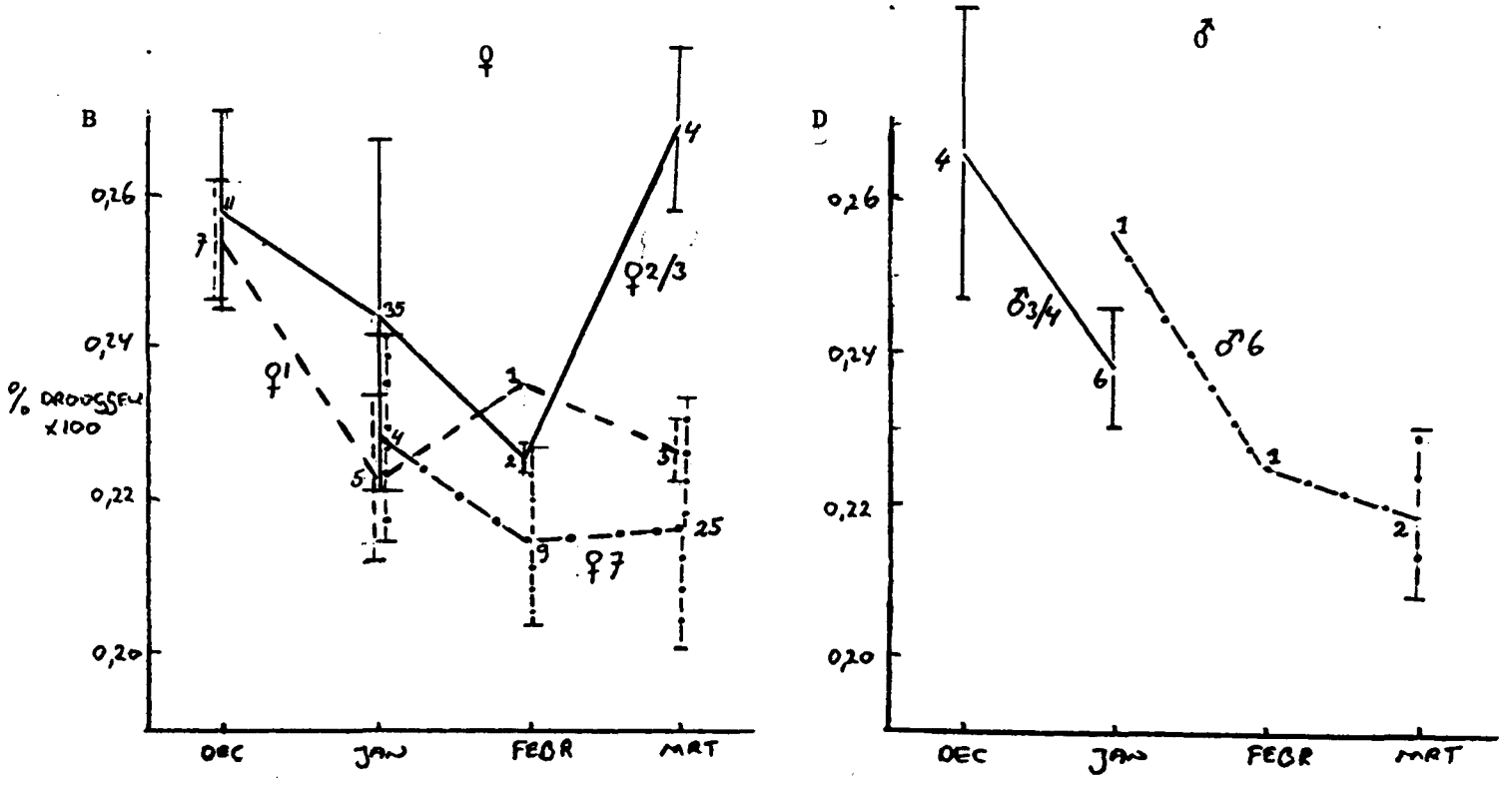


FIGUUR 10

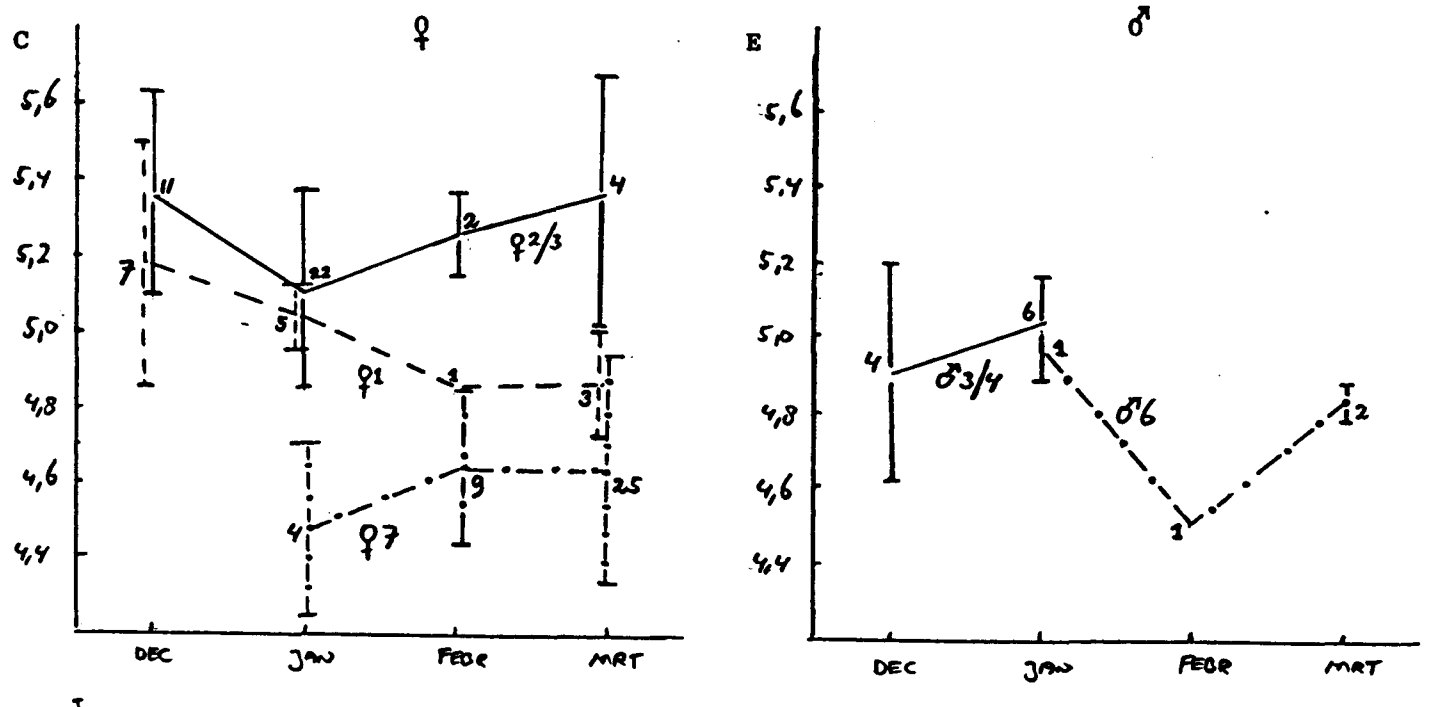

Totaal gem. K-factor ♀ per mnd.
A
11
10
9
8
7
CONDITIEFACT.
X 10-3
11
35
2
4
♀2/3
4
9
25
♀7.
DEC
JAN
FEBR
MRT
STANDAARD
DEVIATIE
N
N = AANTAL WAARNEMINGEN

FIGUUR 10

Totaal gemiddeld % drooggewicht per maand.



Totaal gemiddeld aantal cal/gr drooggewicht per maand.

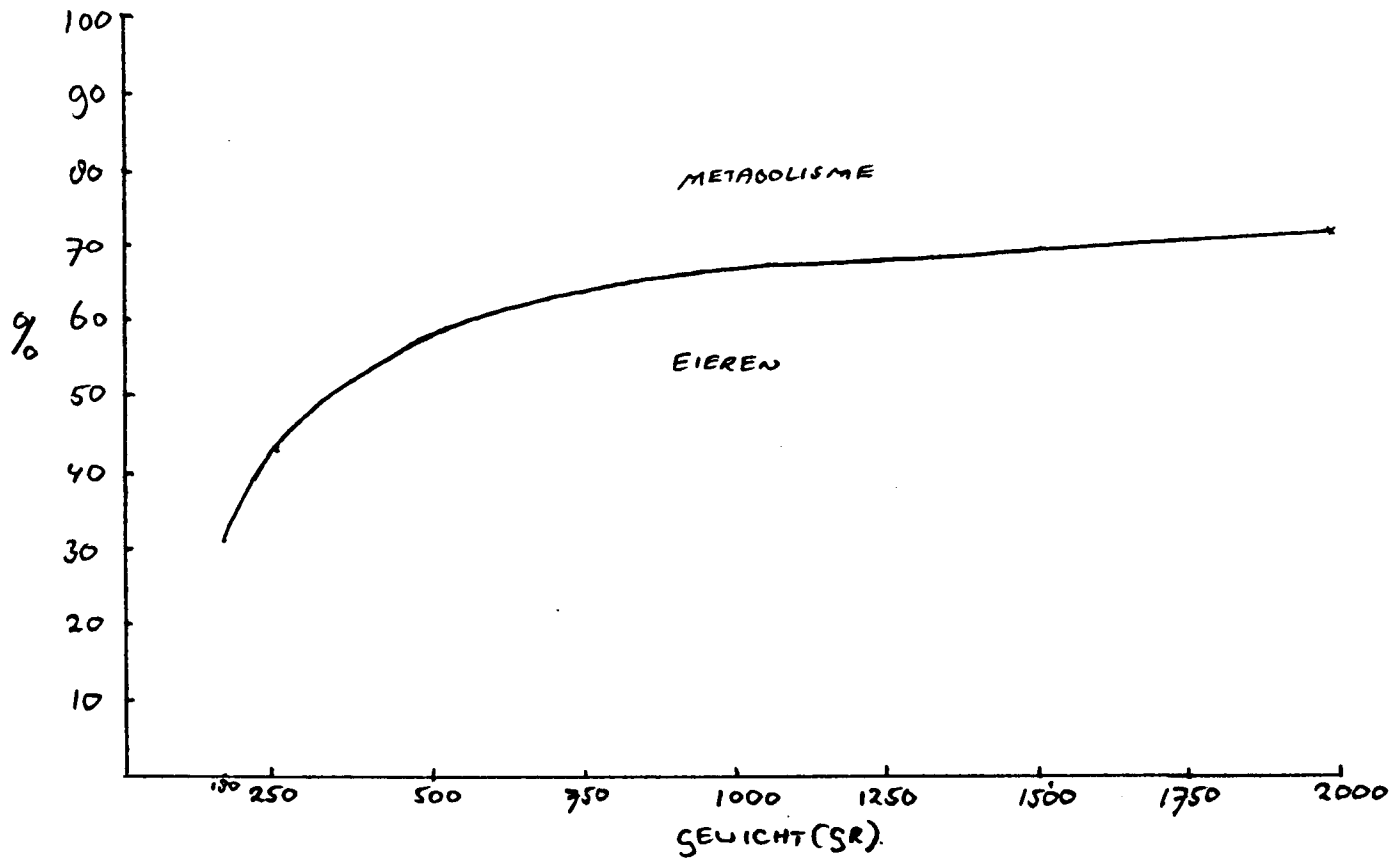


STANDAARDDEVIATIE

N = AANTAL WAARNEMINGEN.

FIGUUR 11

Aandeel van eieren en metabolisme in totaal verlies (=39,96%).



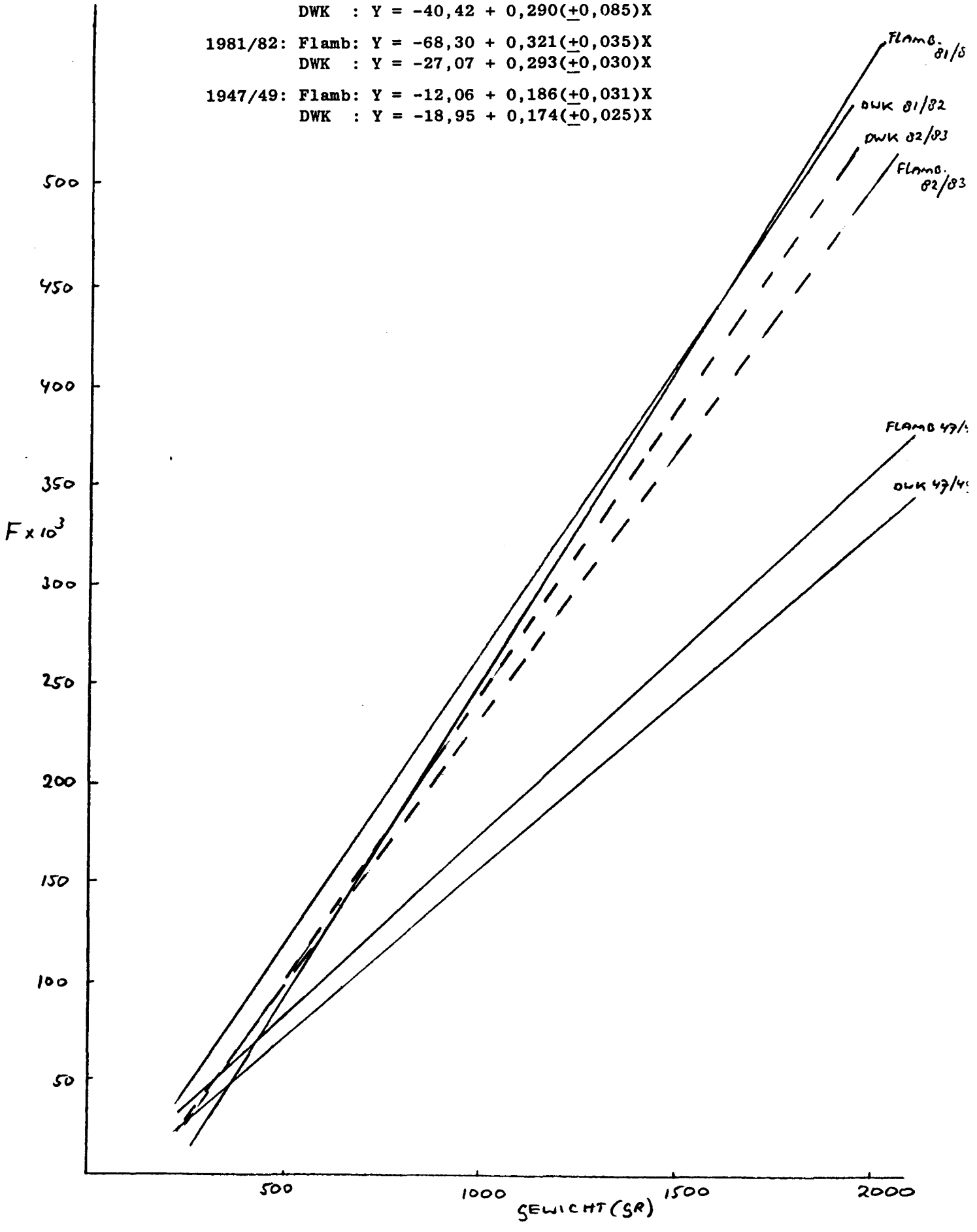
Figuur 12 - G.M.-regressielijnen van de relatie fecunditeit - gewicht.

Noordzeegebieden 1982/83; 1981/82; 1947/49.

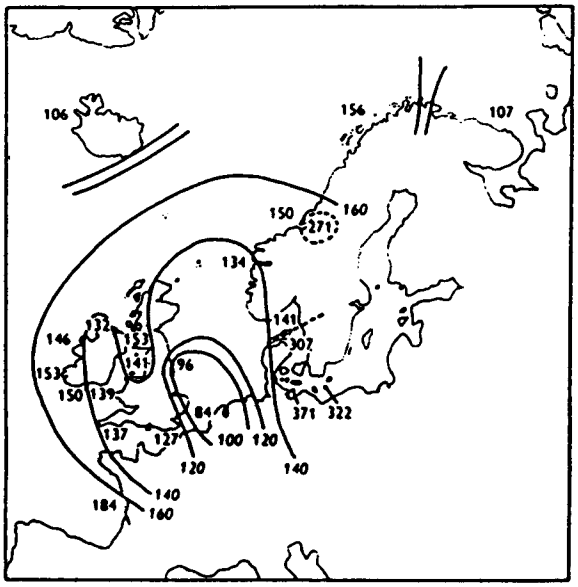
1982/83: Flamb: Y = -34,47 + 0,270(±0,045)X
DWK : Y = -40,42 + 0,290(±0,085)X

1981/82: Flamb: Y = -68,30 + 0,321(±0,035)X
DWK : Y = -27,07 + 0,293(±0,030)X

1947/49: Flamb: Y = -12,06 + 0,186(±0,031)X
DWK : Y = -18,95 + 0,174(±0,025)X



FIGUUR 13



De verwachte fecunditeit van 37 cm schol in het verspreidingsgebied, verdeelt in gebieden van gelijke fecunditeit.(x 10^3). (Bagenal,1966).