

# L'ACTIVITAT NATATÒRIA EN ELS PEIXOS: Estratègies i particularitats Metabòliques

Garry G. Duthie

Amb l'excepció d'algunes formes planctòniques larvals i d'algunes espècies de les profunditats en les quals el mascle adult es troba unit d'una manera parasitària a la femella, la majoria dels peixos naden. L'extensió d'aquesta activitat depèn del nínxol ecològic que ocupa cada individu. Per exemple, algunes espècies com les tonyines o el verat naden contínuament, mentre que d'altres com els peixos plans i les rajades presenten una estratègia més sedentària. La natació és, però, un procés energèticament car, especialment a grans velocitats. En animals terrestres que viuen en el medi aeri, de baixa densitat i viscositat, la velocitat es troba

invariablement lligada al consum d'oxigen d'una manera lineal, com mostra la figura 1 per a la rata blanca. En canvi, el medi aquàtic es caracteritza per una densitat i una viscositat altes, a més de tenir un contingut d'oxigen relativament baix en comparació de l'aire. En conseqüència, s'ha de gastar energia per compensar els efectes de la fricció i per bombar aigua suficient a través de les brànquies per tal de transferir oxigen a la sang i satisfer així els requeriments del metabolisme aeròbic dels teixits que intervenen en la locomoció.

La conseqüència de l'efecte friccional fou ben definida per Brett (1964) en el salmó jove.

Per cada increment lineal de velocitat natatòria hi ha un increment exponencial o logarítmic del consum d'oxigen fins que aquest assoleix un valor màxim.

Qualsevol increment posterior de velocitat ja no augmenta el consum d'oxigen. En aquest punt, el peix es troba en una situació d'acumulació de dèficit d'oxigen i apareix la fatiga. La forma expo-

Figura 1: Diagrama de la relació entre velocitat de locomoció i consum d'oxigen en un mamífer (a) i en un peix (b), segons Schmidt-Nielsen (1979) i Brett (1964) respectivament.

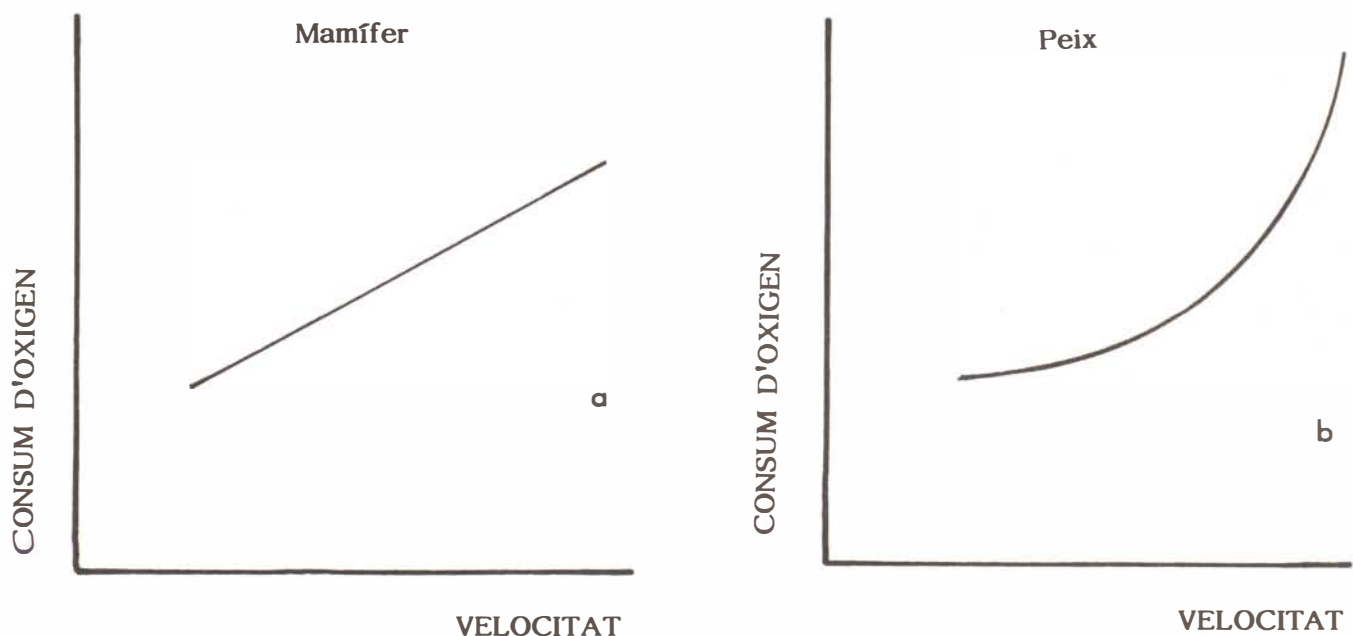


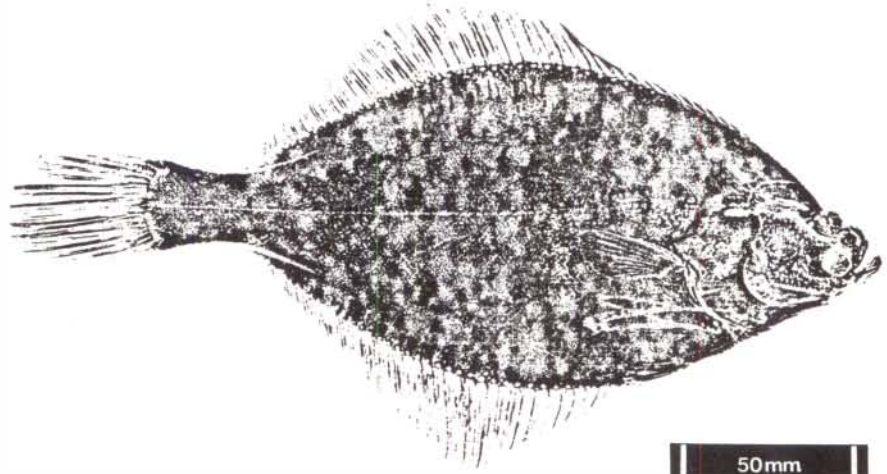
Figura 2:

La truita "Salmo gairdneri".

nencial és deguda sobretot al fet que, mentre el cos es mou a velocitats cada vegada més grans, la fricció augmenta segons una relació exponencial de 3 per cada increment lineal de velocitat; és a dir, la potència propulsora s'ha d'incrementar en la mateixa mesura.

Els estudis de la locomoció en els peixos, sobretot realitzats en la truita (figura 2), i especialment la mesura de la capacitat natatòria en el laboratori, s'han desenvolupat, durant els darrers anys, en una sèrie de respiròmetres, molts dels quals es basen en el disseny de Brett (1964), que es mostra a la figura 3. La situació del peix en aquests respiròmetres és equivalent a la d'una persona caminant sobre una cinta transportadora en sentit contrari al moviment d'aquesta i, per tant, mantenint la mateixa posició respecte a un observador. En el respiròmetre, el peix neda a contra corrent de l'aigua que es mou a través del circuit de l'aparell i, a més, es manté en la mateixa posició gràcies a unes reixetes que impedeixen que vagi endavant o endarrera.

Hi ha també respiròmetres especials per a peixos plans; la principal modificació consisteix en la possibilitat del moviment de basculació, ja que



els peixos plans tendeixen a quedar-se quiets en el fons quan estan en posició horitzontal. Donant al peix un angle mitjançant el dit moviment, s'aconsegueix que l'animal nedi.

Passem ara a considerar el gràfic de la figura 4, on es mostra la relació entre consum d'oxigen i velocitat de natació en la truita (Duthie, en prep., 1984). Podem veure que en augmentar la velocitat progressivament -increments de 0.5 unitats de llargària del cos per segon durant 30 minuts-, augmenta logarítmicament el consum d'oxigen (ja que l'eix de les ordenades és logarítmic) fins en un punt en el qual el peix es fatiga, punt anomenat també velocitat sostinguda màxima o velocitat crítica. Podem veure que és el punt on hi ha un màxim de consum d'oxigen o, segons Brett, la

taxa metabòlica aeròbica activa. El punt d'intersecció d'aquesta recta amb l'eix de les ordenades correspon a la taxa metabòlica de repòs o estàndard, que és molt difícil de mesurar, perquè els peixos rodons són normalment actius en un respiròmetre, i que, per tant, cal calcular per extrapolació de la recta. La diferència entre aquests dos nivells, el consum màxim d'oxigen i el consum estàndard, és anomenat abast metabòlic i representa la quantitat d'oxigen disponible per als músculs locomotors aeròbics.

Un cop definits aquests termes, analitzarem ara més extensament els peixos plans. Una característica d'aquests peixos és que romanen inactius en el fons durant llargs períodes de temps. Per tant, podria ser possible de trobar diferències entre les estratègies energètiques d'aquests peixos i les dels salmònids, per exemple. Es pot notar (figura 5) que les taxes mesurades discrepen de les que s'obtenen per extrapolació. Aquesta mateixa discrepància ha estat detectada pel Dr. M. Priede (1984) en altres espècies. Una possible explicació d'aquest fet podria

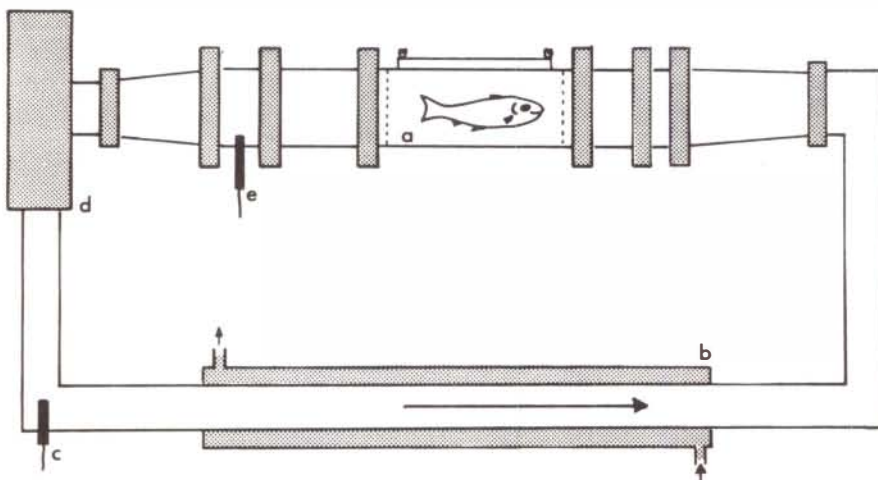


Figura 3: Diagrama del respiròmetre de Brett: a) cambra de natació del peix, b) camisa de refrigeració, c) escalfador, d) bomba, e) sensor de temperatura. La fletxa assenyalava la direcció del flux de l'aigua.

ser un efecte-postura, és a dir, que mentre que per als peixos rodons que estan ja flotant en l'aigua l'energia necessària per a la iniciació de la natació és quasi zero, el cost de l'inici de l'activitat natatòria per als peixos plans tindrà un cert valor. Per tant, el sistema d'extrapolació no seria adequat per a la mesura del consum d'oxigen en repòs o estàndard en el cas dels peixos plans. Els estudis realitzats en les espècies de peixos plans *Limanda limanda*, *Microstomus kitt* i *Platichthys flesus* indiquen un mateix tipus de comportament.

Un factor d'importància decisiva en el consum d'oxigen i el metabolisme general dels peixos és la temperatura. La figura 6 mostra les rectes de regressió del consum màxim d'oxigen, la velocitat crítica, la taxa de repòs i els punts d'intersecció segons diferents temperatures. El que és important de notar aquí és que hi ha una reducció relativa del consum màxim d'oxigen en el cas de *Limanda* i del llenguado entre 10°-15°C i, possiblement, també del de *Platichthys*, encara que no s'ha mesurat. Jones (1971) suggerí que la demanda energètica de la ventilació i la circulació esdevindria excessiva a temperatures crítiques i el subministrament d'oxigen als teixits quedaria restringit. Hi ha també evidència en els salmònids que l'oxigen de l'aigua saturada d'aquest gas disminueix quan s'incrementa la temperatura i, per tant, és possible que succeeixi un fenomen similar en les espècies de peixos plans esmentades.

Passem ara a considerar la relació entre els valors de consum d'oxigen i l'estil de vida i comportament del peix. En la figura 7 hi ha representats els valors de consum d'oxigen en repòs de peixos

plans i rodons, extrets de treballs propis i de la literatura, en animals normalitzats a un pes de 250g i un exponent metabòlic de 0,8, excepte quan aquests valors eren especificats en els treballs. No hi ha diferències significatives en els pendents però, en canvi, sí que n'hi ha entre les ordenades en l'origen. Per comparació als peixos rodons, els peixos plans tenen un metabolisme de repòs o estàndard més baix en l'interval de temperatures considerat. En animals que estan molt de temps inactius en el fons, aquesta particularitat metabòlica fa possible estalviar molta energia de manteniment. El mateix passa en els nivells

de consum màxim d'oxigen. Les raons per les quals els peixos plans també tenen un nivell més baix de consum màxim poden ser diverses, però segurament això és degut al fet que aquests peixos tenen superfícies branquials més reduïdes amb relació als peixos rodons. Per tant, la quantitat d'oxigen que poden extreure en condicions de màxima activitat, quan tota la superfície disponible és utilitzada, resulta restringida.

La conseqüència de tot això és que, malgrat el baix nivell de metabolisme estàndard, l'abast metabòlic és més petit en peixos plans si el comparem amb el del salmó (Duthie,

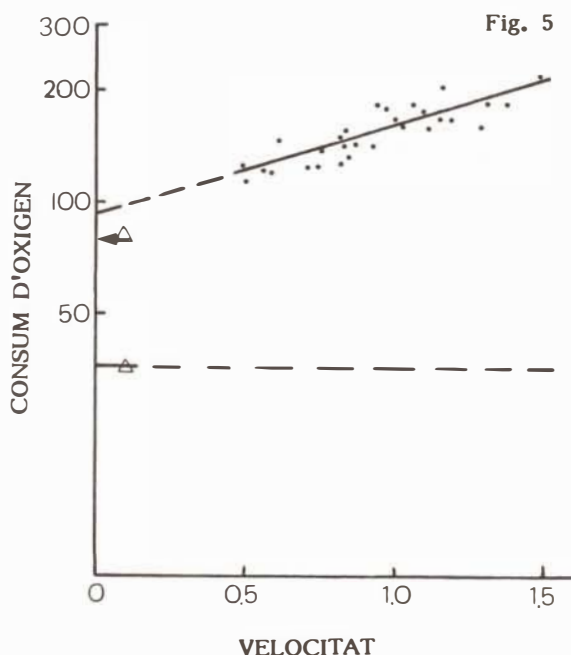
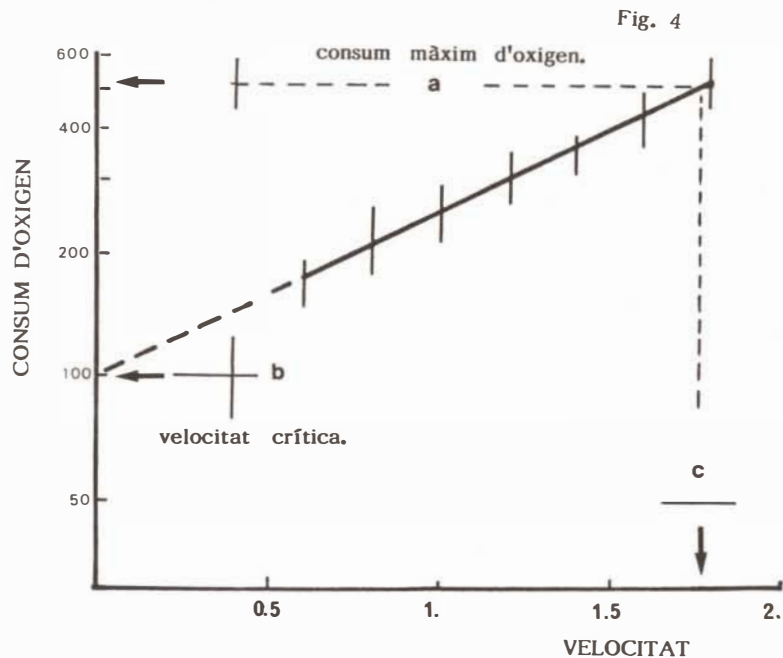
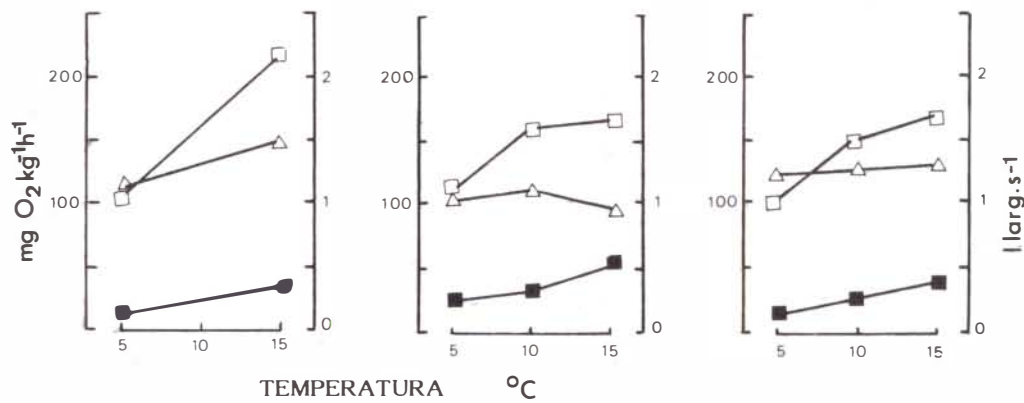


Figura 4: Relació entre la velocitat natatòria expressada en llargades de cos per segon i el consum d'oxigen en la truita "*Salmo gairdneri*".

Figura 5: Relació entre velocitat natatòria i consum d'oxigen en un peix pla.





Quadres blancs = consum màxim d'oxigen. Triangles blancs = velocitat crítica.  
 Quadres negres = consum d'oxigen en repòs.

**Figura 6: Resum dels valors metabòlics durant la natació en tres espècies de peixos plans en relació amb la temperatura..**

1982). De totes maneres, totem aquí amb una paradoxa.

Aquests peixos tenen un abast metabòlic petit però, en canvi, durant certes èpoques de l'any mantenen una activitat molt important en haver de traslladar-se als llocs de reproducció. Com s'explicaria això tenint aquest reduït abast metabòlic?

Una possible resposta a aquest dilema pot ser explicada mitjançant el cost de locomoció o de transport, que podem definir com la quantitat d'oxigen requerida per transportar una unitat de pes corporal a través d'una unitat de distància.

Si observem el cost de transport per a la truita (figura 8), podem veure com, a baixes velocitats, els costos són alts a causa de l'alta contribució que significa el metabolisme estàndard. A partir d'aquí, el cost disminueix a

mesura que augmenta la velocitat, fins a arribar al punt més baix, on el cost és mínim i òptim. Si continua augmentant la velocitat, el cost comença a créixer altre cop, pel fet que l'increment lineal de velocitat requereix un increment excepcional de consum d'oxigen a causa de la fricció. A la velocitat màxima o crítica el peix es fatiga i es produeix dèficit d'oxigen. En la truita, la velocitat òptima és més baixa que la velocitat crítica.

Els peixos plans tenen un gràfic molt semblant respecte al cost de transport. Però, en canvi, la velocitat òptima i la crítica són molt pròximes. Semblaria, doncs, que la velocitat més econòmica es trobaria prop de la màxima, fins i tot seria superior a la crítica, i per tant l'abast metabòlic seria suficient per nedar a la velocitat òptima. Podríem predir, consegüentment, que la millor estratègia per a un peix pla serà la de nedar a la velocitat màxima i, després, reposar per tal de recuperar el dèficit d'oxigen que s'hagi acumulat. Precisament, en els

darrers temps aquesta estratègia ha pogut ser confirmada usant mètodes de biotelemetria -és interessant de veure com una predicció teòrica de laboratori ha estat corroborada posteriorment en estudis de camp.

No obstant això, hi ha una complicació interessant: com és sabut els peixos tenen dos tipus de múscul: el múscul vermell i el blanc. El primer és aeròbic, mentre que el segon és anaeròbic i depèn de les reserves de glicogen que es mobilitzen quan l'animal neda a altes velocitats. Es reconeix, generalment, que fins al 80% de la velocitat crítica només actua el múscul vermell aeròbic. Doncs bé, en els peixos plans i bastant per sota de les velocitats crítiques, es

**Figura 7: Consum d'oxigen en repòs o estàndard en peixos plans i en peixos rodons respectivament en relació amb la temperatura.**

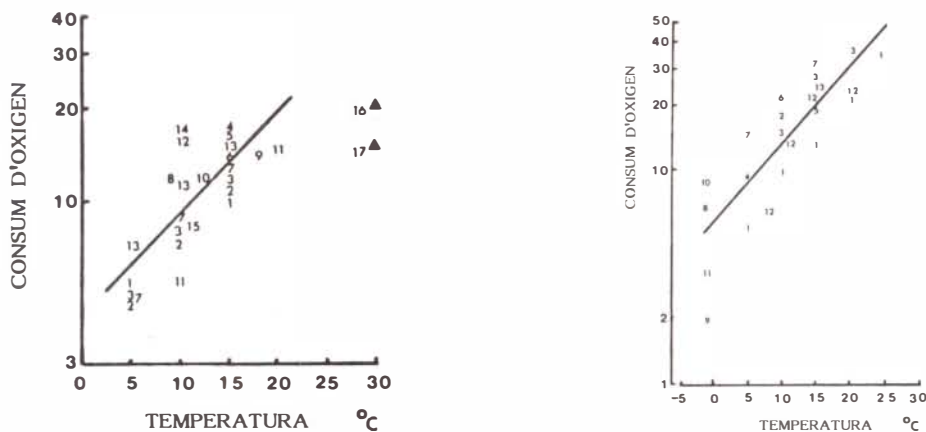
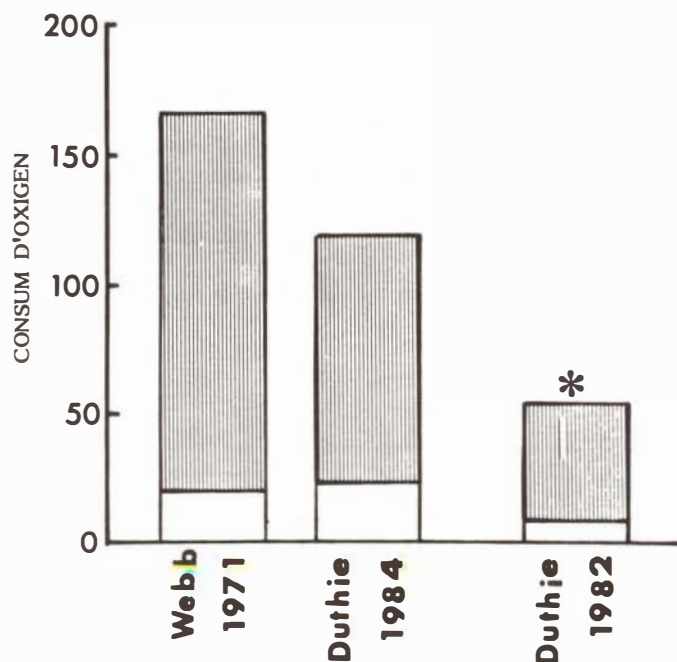
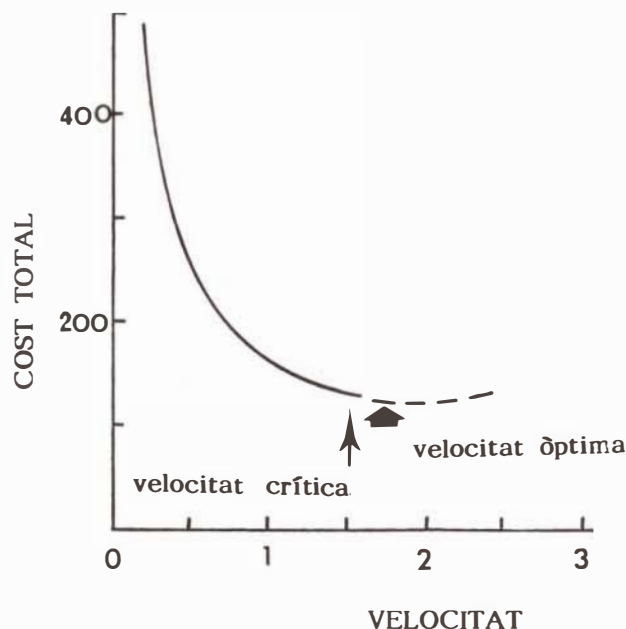
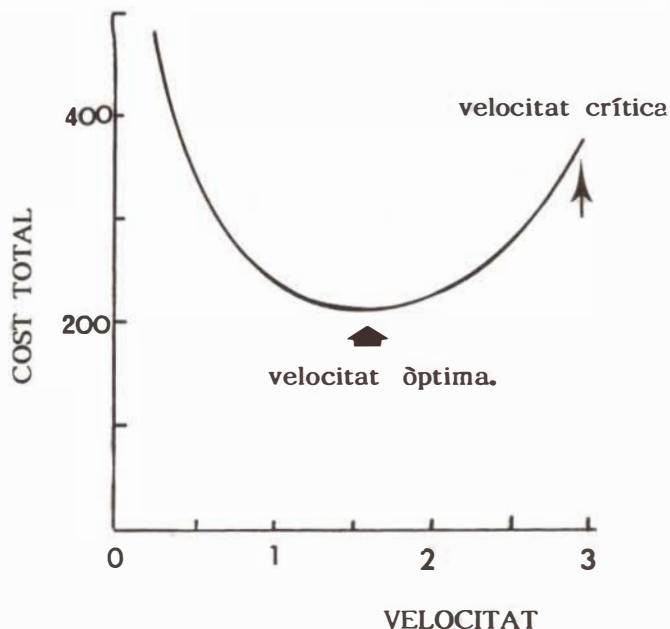


Figura 8: Cost total de la locomoció en un peix pla i en la truita, respectivament, a 15°C i a diferents velocitats natatòries. La fletxa gruixuda assenjala la velocitat òptima.

pot trobar un dèficit d'oxigen que ha de ser cobert per les fonts anaeròbiques del múscul blanc. En estudis sobre la plana *Platichthys flesus* (Duthie, 1982), es pogué comprovar que, nedant només a una velocitat d'una longitud corporal per segon, el consum d'oxigen resta alt quan el peix s'atura. Per a la confirmació d'aquesta hipòtesi es va mesurar un producte final de la via anaeròbica, el lactat, en el múscul blanc. La taula 1 mostra el resultat de l'experiment, en el qual es transformen en equivalents d'ATP la contribució aeròbica del consum d'oxigen i l'anaeròbica del lactat, a diferents velocitats de natació. En la columna de la dreta podem veure el percentatge de la contribució anaeròbica respecte al total. És interessant de notar que, a totes les velocitats mesurades, la contribució anaeròbica en la despesa energètica és sempre del 15% aproximadament. Aquest ús del metabolisme anaeròbic per a requeriments energètics basals o de rutina i no solament per a altes velocitats, és, fins ara, un exemple únic en la fisiologia dels peixos. Cal dir també



que el mètode de càlcul del cost de transport tal com es mostrava en la figura 8 seria inadequat per als peixos plans, ja que no té en compte la contribució anaeròbica.

La pregunta que podem fer-nos ara és la següent: ¿per què aquests peixos usen el metabolisme anaeròbic a baixes velocitats? Per respondre a això, hem de començar dient que el pressupost energètic (parlant en termes d'economia) dels peixos ha evolucionat a través d'una sèrie d'equilibris relacionats amb llur estil de vida i llurs possibilitats fisiològiques.

Figura 9: Nivells de consum màxim d'oxigen en la truita i en peixos plans (\*). La part no ratllada correspon al consum d'oxigen estàndard.

En els peixos plans, els requeriments d'un tipus de vida sedentària han portat a desenvolupar un estalvi d'energia basat en la reducció de costos en l'ús del múscul aeròbic vermell, encara que també han implicat un descens de l'abast metabòlic de l'animal. Aquests animals també han hagut d'adoptar una via energèticament molt cara d'anaerobiosi quan neden distàncies curtes i a velocitats moderades, per exemple, per obtenir aliment. En els peixos plans, doncs, l'acu-

lars pel que fa al metabolisme i a la fisiologia de cada grup. Finalment, podem veure també com altres factors com ara l'activitat humana poden fer canviar les expectatives energètiques d'un peix com la truita i fer-lo així més semblant a un peix pla, energèticament parlant.

La truita és un peix nadiu de la costa americana i, encara que forma un grup relativament complex de varietats, la que actualment es cria a la Gran Bretanya és una forma

del consum d'oxigen màxim han disminuït substancialment. Cal afegir que el treball de Webb va ser realitzat amb peixos de la mateixa piscifactoria i usant el mateix respiròmetre. Durant aquests 14 anys, l'abast metabòlic de la truita s'haurà reduït substancialment i potser d'aquí a uns quants anys haurà minvat encara més, de manera que haurà de començar a utilitzar el metabolisme anaeròbic a baixes velocitats com si es tractés d'un peix pla.

### PRODUCCIÓ D'ATP

VELOCITAT	PRODUCCIO AEROBICA D'ATP	PRODUCCIO ANAEROBICA D'ATP	PRODUCCIO D'ATP	% CONTRIBUTIO ANAEROBICA
0.50	3.84	0.65	4.49	14.6
0.75	4.69	0.84	5.52	15.1
1.00	5.66	1.03	6.70	15.4
1.25	6.79	1.25	8.03	15.5
1.40	7.54	1.39	8.92	15.5

Taula 1: Producció d'ATP a partir de fonts aeròbiques i anaeròbiques a diferents velocitats i temperatures en "*Platichthys flesus*".

mulació de productes anaeròbics tindrà poques conseqüències adverses, ja que poden recuperar el dèficit d'oxigen per mitjà de l'estalvi que en fan en els llargs períodes de repòs en els fons aquàtics.

Veiem, doncs, com les diferències en el tipus de vida porten a estratègies diferents en els peixos i a usos particu-

derivada de la raça *Shasta* que s'introduí cap els anys 1880. Des de llavors, aquestes truites han estat quasi exclusivament criades per al consum o la repoblació. El factor selectiu més important n'ha estat el creixement ràpid i l'obtenció de pes, més que no pas la capacitat de nedar, per tal que així fossin més atractives per a les piscifactories.

La figura 9 mostra els valors de consum d'oxigen màxim i de repòs en la truita obtinguts en treballs de Webb (1970) i de l'autor (Duthie, 1984). Els valors han estat normalitzats a un pes de 250g per a tots els peixos.

Podem veure com en el treball de l'any 1984 els valors

**Garry Graham Duthie** estudià a les Universitats d'Aberdeen i Dundee (Escòcia), on obtingué el doctorat en zoologia. Fou també Research Associate en la "Research Unit for Comparative Animal Respiration" de la Universitat de Bristol i actualment és Honorary Res. Fellow a la Universitat d'Aberdeen.