

Comparació de la capacitat crítica de natació i la morfologia de sis espècies de peixos d'aigües continentals

Estudiant: Jordi Amer Orfila

Grau en Ciències Ambientals

Correu electrònic: u1934716@campus.udg.edu

Tutor/a: Dra. Anna Vila Gispert

Empresa / institució: Grup de Recerca d'Ecologia Aquàtica (GRECO), Institut d'Ecologia Aquàtica (IEA), Universitat de Girona

Vistiplau tutor (i cotutor*):

Nom del tutor/a: Dra. Anna Vila Gispert

Empresa / institució: GRECO, IEA, Universitat de Girona

Correu(s) electrònic(s): anna.vila@udg.edu;

*si hi ha un cotutor assignat

Data de dipòsit de la memòria a secretaria de coordinació:

Índex

Resum	3
Resumen	3
Abstract	4
Paraules clau	5
Introducció	5
Objectiu	7
Material i mètodes	7
<i>Protocol experimental</i>	7
<i>Obtenció de les dades</i>	10
<i>Anàlisi estadístiques</i>	11
Ètica de l'estudi	12
Resultats	12
<i>Variables fisiològiques</i>	12
<i>Variables morfològiques</i>	16
<i>Relació entre les variables fisiològiques i les morfològiques</i>	21
<i>Anàlisi multivariable</i>	23
Discussió	25
Conclusions	28
Agraïments	29
Bibliografia	29

Resum

La capacitat de natació és una funció vital pels organismes aquàtics, ja que és fonamental per a l'obtenció d'aliments, la reproducció i la supervivència. Aquesta s'estima a partir de la velocitat crítica de natació (Ucrit), la taxa metabòlica màxima (MMR) i la taxa metabòlica estàndard (SMR), les quals poden estar influenciades per la longitud total (TL), el pes total (BW) i la morfologia de les espècies. Aquests paràmetres han estat analitzats per sis espècies, tres ciprínids (*Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus* i *Rutilus rutilus*), un centràrquid (*Lepomis gibbosus*), i dos ciprinodòntids (*Aphanius iberus* i *Gambusia holbrooki*). Les mesures de la velocitat crítica de natació (Ucrit), la taxa metabòlica màxima (MMR) i la taxa metabòlica estàndard (SMR) s'han obtingut de forma experimental al laboratori mitjançant túnels de natació acoblats a un respiròmetre. Per a les mesures morfològiques s'ha utilitzat el programa "tpsDig232", el qual a partir de les fotografies dels exemplars pot mesurar àrees i perímetres. Les anàlisis estadístiques han consistit en l'aplicació d'Anàlisi de la Covariància (ANCOVA) entre les variables fisiològiques i morfològiques amb la longitud total i el pes total dels individus, anàlisi de la Variància (ANOVA) quan no existia regressió lineal entre les variables fisiològiques i morfològiques amb la longitud total i el pes total i, també, una anàlisi de correlacions entre les variables fisiològiques i morfològiques. Per últim, s'ha realitzat una anàlisi de Components Principals (PCA) per a totes les espècies i les variables estudiades. Els resultats obtinguts han mostrat un increment de la Ucrit a mesura que augmenta la longitud total i una relació inversament proporcional entre la Ucrit i la MMR. La MMR i la SMR s'ha trobat que estan relacionades amb el pes total de manera que els individus amb major pes, presenten consums d'oxigen ($\text{mg O}_2/\text{h}$) superiors. Els valors elevats trobats per la Fineness ratio, l'Aspect ratio, la Propulsive ratio i el Caudal peduncle factor són indicatius d'una morfologia hidrodinàmica i, per tant, estaven relacionats amb la Ucrit, la MMR i la SMR. S'han obtingut valors elevats de Muscle ratio en espècies no migradores que han mostrat una disminució de la Ucrit. A més, també, s'han trobat valors elevats d'Aspect ratio en espècies que realitzen migracions curtes i que mostren una Ucrit més elevada. L'estil de vida de l'espècie i la seva morfologia semblen jugar un paper clau en la determinació de la velocitat crítica de natació (Ucrit) i les taxes metabòliques (MMR i SMR) de les espècies estudiades.

Resumen

La capacidad de natación es una función vital para los organismos acuáticos porque es fundamental para la obtención de alimentos, la reproducción y la supervivencia. Esta se estima a partir de la velocidad crítica de natación (Ucrit), la tasa metabólica máxima (MMR) y la tasa metabólica estándar (SMR), las cuales pueden estar influenciadas por la longitud total (TL), el peso total (BW) y la morfología de las especies. Estos parámetros han sido analizados para seis especies, tres ciprínidos (*Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus* y *Rutilus rutilus*), un centràrquido (*Lepomis gibbosus*), y dos ciprinodòntidos (*Aphanius iberus* y *Gambusia holbrooki*). Las medidas

de la velocidad crítica de natación (Ucrit), la tasa metabólica máxima (MMR) y la tasa metabólica estándar (SMR) se han obtenido de forma experimental en el laboratorio mediante túneles de natación acoplados a un respirómetro. Para las medidas morfológicas se ha utilizado el programa "tpsDig232", el cual a partir de las fotografías de los ejemplares puede medir áreas y perímetros. Los análisis estadísticos han consistido en la aplicación de Análisis de la Covarianza (ANCOVA) entre las variables fisiológicas y morfológicas con la longitud total y el peso total de los individuos, análisis de la Varianza (ANOVA) cuando no existía regresión lineal entre las variables fisiológicas y morfológicas con la longitud total y el peso total y, también, un análisis de correlaciones entre las variables fisiológicas y morfológicas. Por último, se ha realizado un análisis de Componentes Principales (PCA) para todas las especies y las variables estudiadas. Los resultados obtenidos han mostrado un incremento de la Ucrit a medida que aumenta la longitud total y una relación inversamente proporcional entre la Ucrit y la MMR. La MMR y la SMR se ha encontrado que están relacionadas con el peso total y que los individuos con mayor peso, presentan consumos de oxígeno ($\text{mg O}_2/\text{h}$) superiores. Los valores elevados encontrados para la Fineness ratio, el Aspect ratio, la Propulsive ratio y el Caudal peduncle factor son indicativos de una morfología hidrodinámica y, por tanto, estaban relacionados con la Ucrit, la MMR y la SMR. Se han obtenido valores elevados de Muscle ratio en especies no migratorias, que han mostrado una disminución de la Ucrit. Además, también, se han observado valores elevados de Aspect ratio en especies que realizan migraciones cortas y que muestran una Ucrit más elevada. El estilo de vida de la especie y su morfología parecen jugar un papel clave en la determinación de la velocidad crítica de natación (Ucrit) y las tasas metabólicas (MMR y SMR) de las especies estudiadas.

Abstract

Swimming capacity is a vital function for aquatic organisms because it is essential for obtaining food, reproduction and survival. This is estimated from the critical swimming speed (Ucrit), the maximum metabolic rate (MMR) and the standard metabolic rate (SMR), which can be influenced by the total length (TL), the total weight (BW) and the morphology of the species. These parameters have been analyzed by six species, three cyprinids (*Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus* and *Rutilus rutilus*), a centrurid (*Lepomis gibbosus*), and two cyprinodontides (*Aphanius iberus* and *Gambusia holbrooki*). The measurements of critical swimming speed (Ucrit), the maximum metabolic rate (MMR) and the standard metabolic rate (SMR) have been obtained experimentally in the laboratory through swimming tunnels coupled to a respirometer. For the morphological measures, we have used the "tpsDig232" program, which can measure areas and perimeters from the photographs of the specimens. The statistical analysis consisted in the application of Covariance Analysis (ANCOVA) between the physiological and morphological variables with the total length and the total weight of the individuals, analysis of the Variance (ANOVA) when there was no linear regression between the variables physiological and morphological factors with total length and total weight and, also, an analysis of correlations

between the physiological and morphological variables. Finally, we have used the Analysis of Main Components (PCA) for all the species and the variables studied. The results obtained showed an increase in U_{crit} as the total length increases and an inversely proportional relationship between U_{crit} and MMR. MMR and SMR have been found to be related to total weight so that individuals with higher weight present higher oxygen ($mg\ O_2/h$) intake. High values of Fineness ratio, Aspect ratio, Propulsive ratio and Caudal peduncle factor are determinants of hydrodynamic morphology of species, and therefore they were related with the U_{crit} , the MMR and the SMR. High values of Muscle ratio have been observed in non-migratory species which showed low U_{crit} . Furthermore, high values of Aspect ratio have been observed in migratory species which showed a high U_{crit} . The life style of the species and its morphology seemed to play a key role in determining the swimming capacity (U_{crit}) and metabolic rates (MMR and SMR) of the species studied.

Paraules clau

Morfologia; Capacitat Crítica de Natació (U_{crit}); Costos energètics; Taxa metabòlica màxima (MMR); Taxa metabòlica estàndard (SMR); Ecofisiologia.

Introducció

La velocitat de natació és una funció vital pels organismes aquàtics, ja que és fonamental per a l'obtenció d'aliments, la reproducció i la supervivència (Webb, 1994; Videler, 1993). A més, l'aptitud per desplaçar-se determina la possibilitat d'ampliar la distribució geogràfica i colonitzar nous ambients (Tablado & Oldani, 1984). Les espècies de peixos adaptades a diferents hàbitats i amb diferents estils de vida, poden ser comparades en termes de capacitat de natació, energia metabòlica i costos metabòlics. Aquest enfoc ecofisiològic és relativament nou i permet juntament amb factors ecològics i ambientals explicar processos ecològics com ara distribucions geogràfiques de les espècies, relacions interespecífiques, efectes del canvi climàtic en la distribució de les espècies, etc.

La capacitat crítica de natació és un terme que es refereix a la velocitat màxima a la qual pot arribar una espècie quan neda. També es coneix com a velocitat crítica de natació (U_{crit}) i representa la velocitat a la qual se suposa que es produeix la màxima absorció d'oxigen (Webb, 1971; Farrell & Steffensen, 1987). L'energia total utilitzada durant la natació pels organismes aquàtics és la taxa metabòlica màxima (MMR), la qual es compon de la taxa metabòlica estàndard (SMR) i l'energia utilitzada per moure's a l'aigua i superar la fricció que presenta aquest medi (Videler, 1993). Els costos energètics, per superar la fricció de l'aigua, augmenten positivament amb la mida i el pes de l'organisme, ja que estan correlacionats (Webb, 1975). La taxa metabòlica màxima (MMR) és la taxa màxima de consum d'oxigen ($mg\ O_2/h$) que un peix pot consumir a una temperatura donada i sota qualsevol aspecte ecològic o circumstància rellevant (Norin & Clark, 2016).

Els costos energètics són estimats a partir de la taxa metabòlica basal (BMR) als mamífers i les aus, i de la taxa metabòlica estàndard als organismes aquàtics (SMR). Ambdues mesures estan relacionades amb la massa corporal de l'animal (Peters, 1983). També s'ha demostrat que la forma del cos dels organismes és un factor important per la reducció d'aquests costos energètics (Pettersson & Hedenström, 2000).

L'objectiu del present estudi és comparar la capacitat de natació (Ucrit), les taxes metabòliques (MMR i SMR) i la seva relació amb la morfologia en sis espècies de peixos d'aigües continentals, el fartet, la gambúsia, el peix sol, l'alburn, el barb roig i la madrilleta vera.

El fartet (*Aphanius iberus*, Valenciennes, 1846) i la gambúsia (*Gambusia holbrooki*, Girard, 1859) pertanyen a la família Cyprinodontidae, caracteritzats per la posició de la boca i del patró de coloració de les bandes verticals, unes bandes que són variables en funció de l'espècie i el sexe de l'individu. A més, són espècies limnòfiles, és a dir, que no toleren un elevat cabal. Solen distribuir-se en hàbitats d'aigua dolça sent predominants en estanys i aiguamolls, encara que toleren bé la salinitat. El fartet és un endemisme de la Península Ibèrica, distribuït a tot el litoral mediterrani i present en aigües dolces però tolerant a aigües hipersalines. A més, presenten un clar dimorfisme sexual. El fartet està inclòs al Catàleg Espanyol d'Espècies Amenaçades amb una categoria de la UICN en perill d'extinció (Jiménez et al., 2002). Per contra, la gambúsia és una espècie introduïda que s'ha convertit en invasora, afectant de manera dràstica al fartet i desplaçant-lo fins arribar a portar-lo a la categoria en perill d'extinció, ja que la gambúsia és una espècie molt tolerant a la contaminació, a temperatures altes (important pel canvi climàtic) i a la manca d'oxigen a l'aigua, és a dir, és una espècie molt adaptable a diferents condicions ambientals (Baraut, 2009). També presenta un clar dimorfisme sexual i un cos fusiforme i comprimit (Cabellos et al., 2013).

El peix sol (*Lepomis gibbosus*, Linnaeus, 1758) pertany a la família Centrachidae. Es tracta d'una espècie que habita en sistemes lenítics amb vegetació als trams mitjans i baixos dels rius. Es considera omnívora, ocupant una regió intermèdia-alta en la cadena tròfica. A més, és una espècie invasora, representant una gran amenaça per la fauna autòctona i pel funcionament dels processos ecològics dels sistemes humits (Nasplada et al., 2012). Presenta un cos aplanat lateralment i una coloració vistosa, i tolera bé la falta d'oxigen i les altes temperatures (Baraut, 2009).

Per últim, l'alburn (*Alburnus alburnus*, Linnaeus, 1758), el barb roig (*Phoxinus phoxinus*, Kottelat, 2007) i la madrilleta vera (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758) són de la família Cyprinidae, caracteritzada per tenir entre una i tres files de dents, i una dieta molt variable, encara que molts són insectívors. La madrilleta vera és una espècie d'aigües corrents amb una certa profunditat, però que també es pot trobar en aigües calmades, com llacs o embassaments. S'alimenten de mol·luscs, insectes i larves d'anèl·lids, d'entre altres. El barb roig és una espècie de cos allargat i proporcionat, de mida petita i típica de trams alts dels rius amb preferència per zones on hi hagi macròfits i vegetació, utilitzada com a refugi. Pel que fa a l'alburn, també presenta un cos

allargat i comprimit lateralment, amb una coloració platejada. És una espècie nedadora localitzada a la part baixa dels rius, en trams de corrent mitjà o reduït. Va ser introduïda a la conca de l'Ebre i alguns rius mediterranis com el Llobregat als anys 90 i proporciona aliment a una altra espècie introduïda com el silur. Aquestes tres espècies d'aquesta família són espècies introduïdes que han esdevingut invasores (Baraut, 2009).

Objectiu

The main objective of this research is the study of the critical swimming capacity and metabolic rates and its relationship with the morphology for several freshwater fish species.

Material i mètodes

Les dades de capacitat crítica de natació i de les taxes de consum d'oxigen (MMR i SMR) per a totes les espècies han estat facilitades pel grup de recerca GRECO de l'Institut d'Ecologia Aquàtica de la UdG i obtingudes de forma experimental. Les dades de capacitat crítica de natació i taxes metabòliques per alguna de les espècies estudiades i les dades amb les quals s'ha calculat els descriptors morfològics per a totes les espècies són pròpies.

Protocol experimental

Pel que fa a la mesura del consum d'oxigen i la capacitat crítica de natació, l'experiment es realitzà en un respiròmetre de 5 litres de volum i amb un sistema de flux intermitent automatitzat i informatitzat, el qual permet mesures a curt termini de la taxa del consum d'oxigen (Steffensen et al., 1984). La concentració d'oxigen dissolt va ser mesurada utilitzant un instrument de fibra òptica (Witrox 1, Loligo Systems®, Denmark), que inclou un sensor de temperatura Pt1000 i un software per compensar l'oxigen enregistrat, el qual pot sofrir canvis a causa dels canvis produïts per la temperatura o la pressió baromètrica (Figura 1).

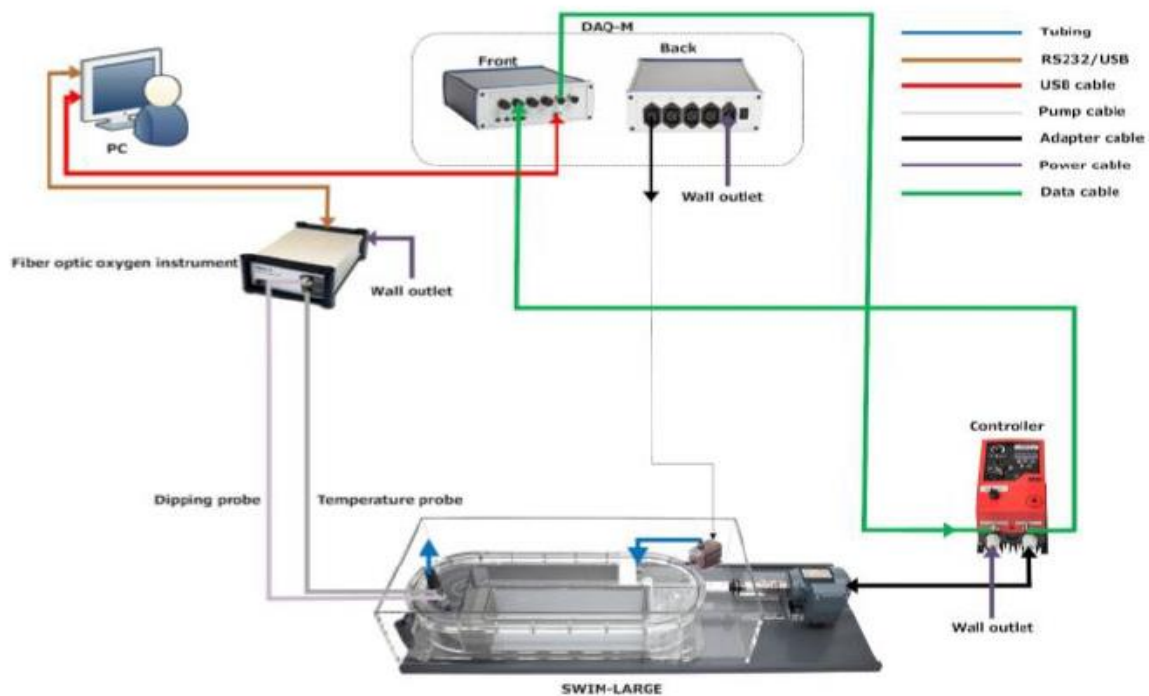


Figura 1: Representació de la configuració entre el túnel de natació i el respiròmetre amb els instruments de fibra òptica i el sensor de temperatura. **Font:** (User Manual of Swimming tunnels by Loligo® Systems).

Primer de tot, el peix es deixa entre 1 i 2 hores d'aclimatació dins el túnel del respiròmetre. Un cop aclimatat, es calibra el respiròmetre. La calibració consisteix a saturar l'aigua també del tanc d'aire al 100% i afegir una solució de sulfat de sodi (Na_2SO_4 , 0,141 M), per tal de mesurar el 0% d'oxigen. D'aquesta manera s'obté el 100% d'oxigen i el 0%, és a dir, el màxim i el mínim.

A continuació, es mesura la longitud estàndard del peix (de la punta de la boca a l'inici de l'aleta caudal) i es calculen les velocitats que ha de nedar el peix en funció d'aquesta mesura. S'inicia la primera velocitat, amb les primeres revolucions, regulant el motor connectat al respiròmetre i l'oxigenador i la bomba d'aigua desconnectats, a més, amb un tap de plàstic es tanca l'orifici de sortida d'aigua del tub del respiròmetre. Un cop acabats els 20 minuts, es tornen a connectar l'oxigenador i la bomba d'aigua i s'obra la sortida del tub del respiròmetre, s'inicia la següent velocitat i es repeteix el procediment fins que el peix presenta símptomes de fatiga. La fatiga és definida com el punt en què el peix ja no pot mantenir la posició com a conseqüència del corrent en el túnel de natació (Kolok, 1991; Plaut, 2001). Tenint en compte que la concentració d'oxigen del respiròmetre durant l'experiment sempre és major a 7,0 mg/L, amb la finalitat d'evitar l'estrès fisiològic dels peixos (Blaikie & Kerr, 1996), si donés valors més elevats, el resultat del consum d'oxigen no seria causat per la natació del peix sinó per l'estrès que ha sofert. A més, el respiròmetre es posa a una velocitat de 100 revolucions, per tal d'obtenir el blanc de

l'experiment, que ens indicarà el consum d'oxigen de l'activitat metabòlica de la comunitat microbiana de dins el túnel de natació.

Un cop finalitzar l'experiment, tots els individus eren fotografiats per procedir a l'anàlisi de la morfologia. A partir d'aquí, els individus pertanyents a espècies natives van ser retornats al lloc de captura mentre que els pertanyents a espècies exòtiques es varen sacrificar mitjançant una sobredosi d'anestèsic per evitar el patiment dels exemplars.

Per a l'anàlisi de la morfologia, es va utilitzar el programa "tpsDig232", amb el qual, a partir d'unes fotografies es poden mesurar àrees i perímetres a escala. Així, amb les fotografies realitzades, es varen anar calculant les àrees de les aletes, el cap i el cos de cada individu. A més, també es va mesurar la longitud estàndard (distància entre la punta de la boca i el final del peduncle caudal; ST), la longitud total (distància entre la punta de la boca i el final de l'aleta caudal; TL), l'amplada màxima del cos (major distància horitzontal i perpendicular a la longitud de l'eix del cos; BMW), alçada màxima del cos (major distància ventral-dorsal al llarg de l'eix del cos; BMH), alçada del peduncle caudal (profunditat més petita del peduncle caudal; CPdH) i alçada de l'aleta caudal (major distància vertical i perpendicular en l'eix longitudinal; CFH) (Assumpção et al., 2012). Amb l'ajuda d'aquestes mesures de la superfície i perímetre del peix, s'ha pogut calcular els descriptors morfològics (Figures 2 i 3).

Els paràmetres/descriptors morfològics que s'han utilitzat són la Fineness Ratio (longitud dividida per la mitjana de l'amplada del cos i la profunditat del cos) (Bainbridge, 1960), l'Aspect Ratio (alçada de l'aleta caudal dividit per l'arrel quadrada de la superfície de l'aleta caudal) (Sambily Jr, 1990), el Muscle Ratio (la ràtio entre la superfície de la zona muscular del peix i la superfície total del cos) (Fisher et al., 2000), el Caudal Peduncle Factor (l'alçada del peduncle de l'aleta caudal dividit per l'alçada del cos) (Webb & Weihs, 1986) i el Propulsive Ratio (la ràtio entre l'àrea de propulsió del peix i l'àrea total del cos) (Fisher et al., 2000) (Figures 2 i 3).

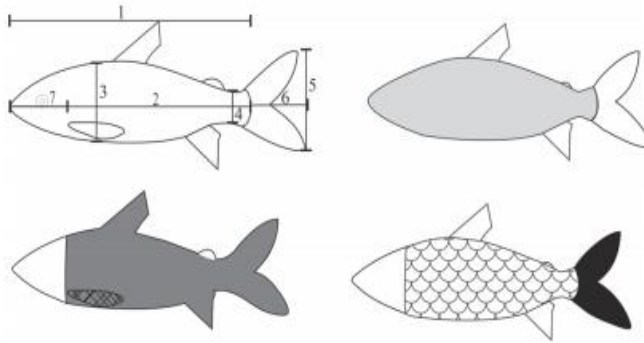


Figura 2: Mesures morfològiques (1-7) i àrees relacionades amb el rendiment de la natació: 1) longitud estàndard (SL), 2) longitud total (TL), 3) alçada màxima del cos (BMH), 4) alçada del peduncle caudal (CPdH), 5) alçada de l'aleta caudal (CFH), 6) longitud de l'aleta caudal (CFL), i 7) longitud des de la base del musell fins a la base pectoral (LNpTfB). Àrea corporal - BA (gris), àrea propulsora - PA (gris fosc), àrea múscul - MA (escala de peixos), àrea caudal - CFA (negre), i àrea de la punta pectoral - PtFA (crosshatching). **Font:** (Assumpção et al., 2012).

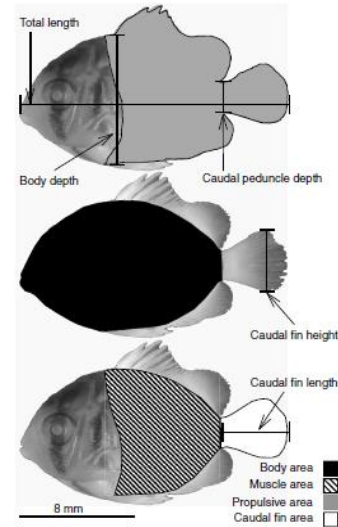


Figura 3: Longitud total (TL; vora exterior de l'aleta caudal fins a la punta de la mandíbula superior), longitud de l'aleta caudal (CFL, punta de l'aleta caudal al peduncle caudal), profunditat del cos (alçada BD a la regió més profunda), àrea corporal (BA; àrea en vista lateral, excloent les aletes), àrea propulsora (PA; àrea incloent les aletes (esteses completament) però excloent el cap i la regió intestinal en què són inflexibles o no tenen superposició muscular i poden no ser utilitzades per la propulsió), àrea muscular (MA; àrea sense les aletes) i la regió del cap i l'intestí, profunditat de l'aleta caudal (CFD; la secció més ampla quan estigui completament estès), profunditat de peduncle caudal (CPD; alçada al punt més estret entre l'aleta caudal i el cos del peix) i àrea caudal de la punta (CFA; àrea amb les aletes caudals totalment esteses). **Font:** (Fisher & Hogan, 2007).

Obtenció de les dades

La capacitat crítica de natació (U_{crit}), va ser calculada com:

$$U_{crit} = U_f + U_i \frac{T_f}{T_i}$$

On U_f és la màxima velocitat mantinguda durant els 20 minuts abans de fatigar-se, T_f és el temps que ha nadat en l'últim increment de velocitat (min), T_i és l'interval de temps (20 minuts en aquest experiment) i U_i és l'increment de velocitat (2,0 cm/s en aquest cas) (Brett, 1964).

Respecte a la mesura del consum d'oxigen, l'anàlisi de regressió per la reducció en el temps es va calcular per cada velocitat i cada peix, on el pendent o coeficient de regressió (c , en % s^{-1}) es va utilitzar per calcular el consum d'oxigen ($mg O_2/h$):

$$VO_2 = c \times 3600 \times S O_2 \times V$$

On el valor de 3600 fa referència a la conversió de segons a hores, S_{O_2} és la concentració d'oxigen saturat al 100% en l'experiment, i V és el volum (5L) del respiròmetre (Green & Carritt, 1967). El consum d'oxigen microbià, és a dir, el blanc, es va restar del mesurament del consum d'oxigen (Keys, 1930).

Per la Ucrit òptima, és a dir, la velocitat òptima de natació, va ser determinada segons la funció exponencial:

$$MO_2 = SMR \times e^{cU}$$

La fórmula resultant, proporciona la velocitat òptima de natació:

$$U_{opt} = \frac{1}{c}$$

Pel càlcul del consum d'oxigen en la Ucrit òptima, es va utilitzar la següent fórmula:

$$MO_2_{opt} = SMR \times e^{cU_{opt}}$$

On el MO_2_{opt} és l'absorció d'oxigen a una determinada velocitat i la SMR es va determinar extrapolant-la a l'activitat zero (Pettersen et al., 2000).

Per cada peix, el V_{O_2} va ser considerat com una taxa metabòlica (TM) i la màxima taxa metabòlica (MMR) va ser obtinguda com la màxima TM observada en les diferents velocitats de natació (properes a la Ucrit). La taxa metabòlica estàndard (SMR) va ser estimada utilitzant els resultats de la TM de les diferents velocitats de natació, segons l'equació $TM = u e^{vs}$, la qual descriu la relació entre la taxa metabòlica i la velocitat de natació (S); SMR s'estima com u , és a dir, extrapolant-la a una velocitat de natació de 0 (Brett, 1964; Xiaojun & Ruyung, 1990). El Factorial aerobic scope (FAS) va ser calculat com la ràtio MMR/SMR i mostra la capacitat del peix per respondre en ambients extrems o a altres canvis (la digestió, activitat o resposta a factors d'estrès) (Weibel & Hoppeler, 2005; Killen et al., 2007).

Anàlisis estadístiques

Totes les anàlisis estadístiques s'han realitzat a partir del programari lliure "Rstudio (2009-2015)".

En l'anàlisi estadística, s'han realitzat diferents tests com ara ANCOVA entre les variables dependents (Ucrit, MMR, SMR i tots els paràmetres/descriptors morfològics) i les independents (Longitud total; TL i Pes total; BW). També, s'han realitzat ANOVAs quan no hi havia regressió lineal entre les variables dependents i les covariables. A més, s'han realitzat correlacions lineals paramètriques (Pearson) i correlacions lineals no paramètriques (Spearman) per determinar la relació entre les variables fisiològiques i morfològiques. Finalment, s'ha realitzat un test d'anàlisi de components principals (PCA) per a totes les variables i espècies estudiades. Prèviament a les

anàlisis, totes les variables mesurades han estat transformades logarítmicament (\log_{10}) per tal de complir amb els supòsits de normalitat, homoscedasticitat i linealitat.

Ètica de l'estudi

En tot el procediment experimental realitzat en aquest estudi s'ha respectat els codis ètics d'experimentació científica amb animals. En tot moment els peixos han estat alimentats i cuidats en condicions similars al medi natural. A més, s'ha respectat la normativa vigent espanyola de pesca, en la qual els animals d'espècies invasores capturades han de ser sacrificats de forma indolora.

Resultats

Variables fisiològiques

Els resultats de l'anàlisi de la covariància per la capacitat crítica de natació (Ucrit) i taxa metabòlica màxima (MMR) utilitzant la mida i el pes dels individus com a covariables i l'espècie (gambúsia i fartet) com a factor estan representats a la Taula 1.

En aquesta s'observa com per la Ucrit hi ha regressió lineal amb la mida i el pes dels individus i no hi ha interacció entre el factor espècie i les covariables longitud total (TL) i pes total (BW), és a dir, hi ha homogeneïtat de pendents (Figura 4 i 5). A més, també s'observa que per la Ucrit hi ha diferències significatives entre espècies quant a la relació lineal entre la Ucrit i la longitud total i el pes dels individus (Taula 1, Figures 4 i 5). Pel que fa a la MMR, s'observa que presenta regressió lineal significativa amb la longitud total (TL) però no amb el pes total (BW), no hi ha interacció entre el factor espècie i la TL (homogeneïtat de pendents) (Taula 1, Figura 6) i no s'observen diferències significatives entre espècies pel que fa a la regressió lineal entre MMR i la TL (Taula 1, Figura 6).

Taula 1: Resultats de l'ANCOVA per la capacitat crítica de natació (Ucrit), i la taxa metabòlica màxima (MMR) amb la longitud total (TL) i el pes total (BW) dels individus com a covariables per les espècies *Aphanius iberus* i *Gambusia holbrooki*.

	Ucrit			MMR		
	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P
	R ² adju = 0,2477			R ² adju = 0,2482		
TL	0,1245	1	***	1,3408	1	***
Species	0,5559	1	***	0,0040	1	
Species x TL	0,0053	1		0,0976	1	
Residuals	1,9090	98		3,7635	98	
	R ² adju = 0,2319			R ² adju = 0,287		
BW	0,0053	1	**	1,2539	1	
Species	0,6349	1	***	0,0828	1	**
Species x BW	0,0009	1		0,2386	1	*
Residuals	1,9493	98		3,5329	97	

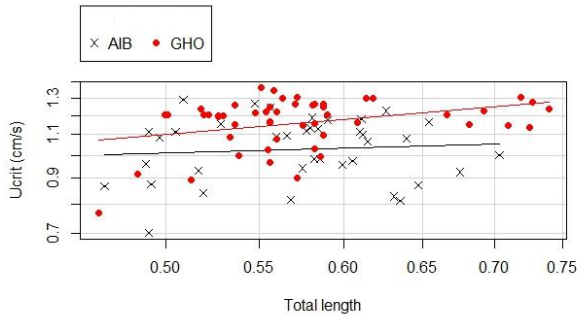


Figura 4: Regressió lineal entre la Ucrit i la longitud total pel fartet i la gambúsia.

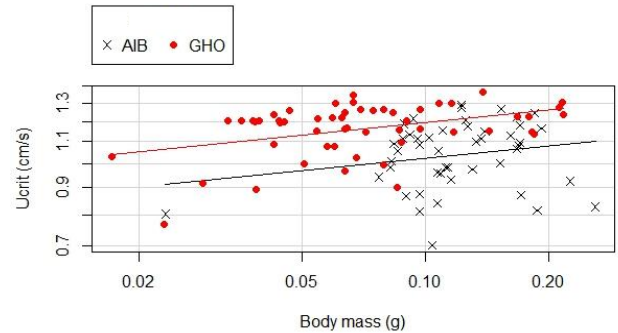


Figura 5: Regressió lineal entre la Ucrit i el pes total pel fartet i la gambúsia.

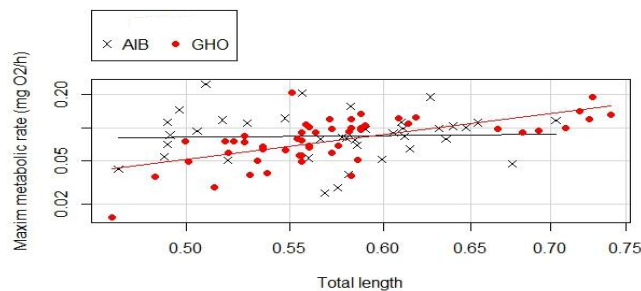


Figura 6: Regressió lineal entre la MMR i la longitud total pel fartet i la gambúsia.

En les Figures 4 i 5, podem observar com la Ucrit de la gambúsia és més elevada que la del fartet, tant si utilitzem com a covariable la longitud total com el pes total dels individus.

Quant a la taxa metabòlica màxima (MMR), no hi ha diferències significatives entre les dues espècies quan s'utilitza la longitud total com a covariable (Figura 6).

Com que la taxa metabòlica estàndard (SMR) no presenta regressió lineal ni amb la longitud total ni amb el pes total ($p > 0,05$), hem realitzat una ANOVA per veure si hi ha diferències significatives entre les espècies fartet i gambúsia pel que fa a la SMR. A la Taula 2 podem observar que efectivament hi ha diferències significatives en la SMR entre el fartet i la gambúsia.

A la Taula 2, s'aprecia que hi ha diferències significatives en la taxa metabòlica estàndard entre el fartet i la gambúsia. Tanmateix, a la Figura 7 podem observar que la taxa metabòlica estàndard és més elevada en el fartet que en la gambúsia.

Taula 2: Resultats de l'ANOVA per la taxa metabòlica estàndard (SMR) per les espècies *Aphanius iberus* i *Gambusia holbrooki*.

	SMR		
	SS	d.f.	P
Species	0,9812	1	***
Residuals	5,9122	95	

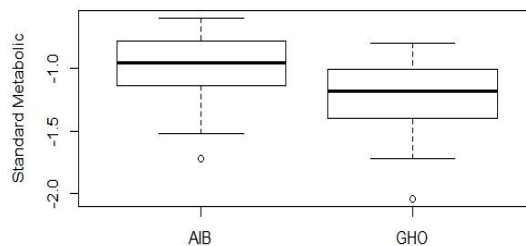


Figura 7: Gràfic de caixa de la SMR pel fartet i la gambúsia.

Els resultats de l'anàlisi de la covariància per la capacitat crítica de natació (Ucrit) i taxa metabòlica màxima (MMR) utilitzant la mida i el pes dels individus com a covariables i l'espècie (alburn, barb roig, madrilleta vera i peix sol) com a factor estan representats a la Taula 3.

En aquesta, s'observa com per la Ucrit hi ha regressió lineal amb la mida dels individus i no hi ha interacció entre el factor espècie i la covariable longitud total (TL), és a dir, hi ha homogeneïtat de pendents (Figura 8). A més, també s'observa que per la Ucrit hi ha diferències significatives entre espècies (peix sol i barb roig amb l'alburn) quant a la relació lineal entre la Ucrit i la longitud total dels individus (Taula 3, Figura 8). Pel que fa a la MMR, s'observa que presenta regressió lineal significativa amb la longitud total (TL) i amb el pes total (BW), no hi ha interacció entre el factor espècie i la TL (homogeneïtat de pendents) (Taula 3, Figures 9 i 10) i s'observen diferències significatives entre espècies (peix sol, barb roig i madrilleta vera amb l'alburn) pel que fa a la regressió lineal entre MMR i la TL i BW (Taula 3, Figures 9 i 10).

Taula 3: Resultats de l'ANCOVA per la capacitat crítica de natació (Ucrit) i la taxa metabòlica màxima (MMR) amb la longitud total (TL) i el pes total (BW) dels individus com a covariables per les espècies *Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus*, *Rutilus rutilus* i *Lepomis gibbosus*.

	Ucrit			MMR		
	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P
	R ² adju = 0,7373			R ² adju = 0,695		
TL	0,2392	1	***	3,3986	1	***
Species	3,4202	3	***	1,4815	3	***
LGI-AAL			***			**
PBI-AAL			*			***
RRU-AAL						***
Species x TL	0,1575	3		0,1162	3	
LGI x TL						
PBI x TL						
RRU x TL						
Residuals	1,2126	72		1,9831	72	
				R ² adju = 0,7289		
BW				3,1609	1	***
Species				1,9974	3	***
LGI-AAL						***
PBI-AAL						**
RRU-AAL						***
Species x BW				0,0558	3	
LGI x BW						
PBI x BW						
RRU x BW						
Residuals				1,7845	73	

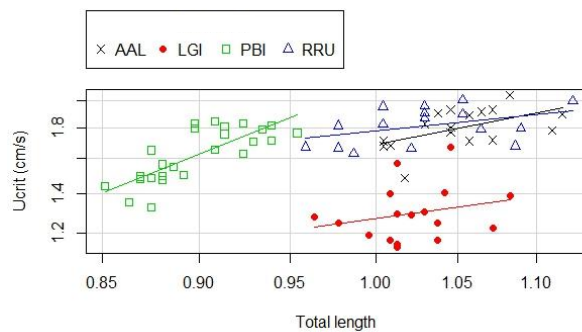


Figura 8: Regressió lineal entre Ucrit i la longitud total per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

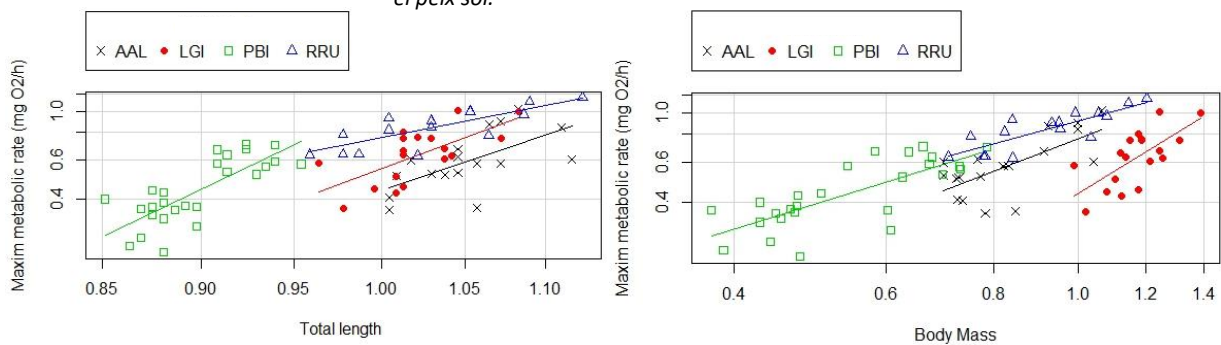


Figura 9: Regressió lineal entre MMR i la longitud total per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

Figura 10: Regressió lineal entre MMR i pes total per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

En la Figura 8, podem observar com la Ucrit del barb roig, l'alburn o la madrilleta vera són les més elevades per la covariable longitud total dels individus. Mentre que la del peix sol és la més petita.

Quant a la taxa metabòlica màxima (MMR) (Figures 9 i 10), la madrilleta vera és l'espècie que presenta una major MMR tant si utilitzem com a covariable la longitud total com el pes total dels individus.

Com que la taxa metabòlica estàndard (SMR) no presenta regressió lineal ni amb la longitud total ni amb el pes total ($p > 0,05$), hem realitzat una ANOVA per veure si hi ha diferències significatives entre les espècies alburn, barb roig, madrilleta vera i peix sol pel que fa a la SMR. A la taula 4 podem observar que efectivament hi ha diferències significatives aquestes espècies.

A la Taula 4 s'aprecia que hi ha diferències significatives en la taxa metabòlica estàndard (SMR) entre l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol. Tanmateix a la Figura 11 podem observar que la taxa metabòlica estàndard és més elevada pel peix sol.

Taula 4: Resultats de l'ANOVA per la taxa metabòlica estàndard (SMR) per les espècies, *Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus*, *Rutilus rutilus* i *Lepomis gibbosus*.

	SMR		
	SS	d.f.	P
Species	1,3158	3	*
Residuals	9,0122	69	

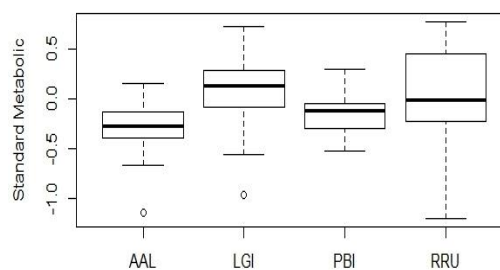


Figura 11: Gràfic de caixes de la SMR per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

Variables morfològiques

Els resultats de l'anàlisi de la covariància de les variables morfològiques (Fineness ratio, Aspect ratio, Caudal peduncle factor, Muscle ratio i Propulsive ratio) amb la longitud total dels individus per les espècies fartet i gambúsia es troben a la Taula 5.

En aquesta, s'observa regressió lineal de la Fineness ratio i l'Aspect ratio, amb la longitud total dels individus. També es pot veure que hi ha interacció entre el factor espècie i la TL (Species x TL) tant per la Fineness ratio com per l'Aspect ratio, la qual cosa indica que no hi ha homogeneïtat de pendents per cap de les dues variables analitzades. En conseqüència, l'ANCOVA no ens permet determinar si hi ha diferències significatives entre les espècies per la Fineness ratio i l'Aspect ratio.

Taula 5: Resultats de l'ANCOVA per la Fineness ratio i Aspect ratio, amb la longitud total (TL) per *Aphanius iberus* i *Gambusia holbrooki*.

	Fineness Ratio			Aspect Ratio		
	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P
	R ² adju = 0,9808			R ² adju = 0,2614		
TL	4,2010	1	***	0,7361	1	***
Species	110,0640	1	***	0,0979	1	
Species x TL	0,3440	1	***	0,3331	1	**
Residuals	2,1670	87		2,9128	87	

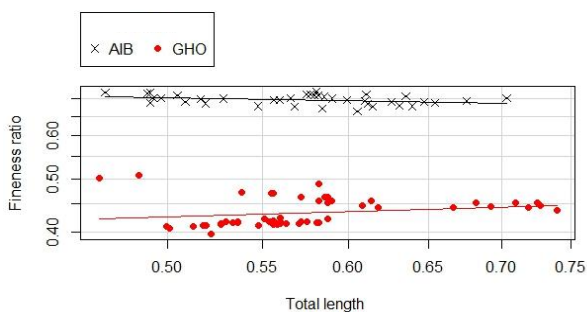


Figura 12: Regressió lineal de la Fineness ratio amb la longitud total pel fartet i la gambúsia.

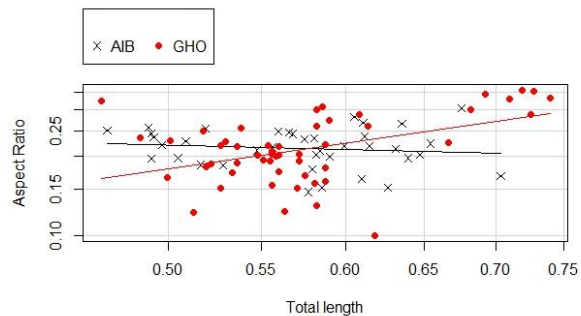


Figura 13: Regressió lineal de l'Aspect ratio amb la longitud total pel fartet i la gambúsia.

A la Figura 12 podem observar que no hi ha homogeneïtat de pendents entre les espècies pel que fa a la relació entre la Fineness ratio i la TL però es pot veure que el fartet presenta Fineness ratio més elevades que la gambúsia. Pel que fa a l'Aspect ratio (Figura 13) no hi ha homogeneïtat de pendents entre les espècies i les diferències en l'Aspect ratio entre les espècies depenen de la longitud dels individus comparats. Així tenim que els individus petits de fartet presenten Aspect ratios més elevades que els individus petits de gambúsia i els individus més grans de fartet presenten Aspect ratios més petits que les gambúsies de la mateixa mida (Figura 13).

Pel que fa a les altres variables morfològiques mesurades (Muscle ratio, Propulsive ratio i Caudal peduncle factor) no presenten regressió lineal amb la longitud total pel que per comparar aquestes variables per les espècies fartet i gambúsia, hem realitzat una ANOVA (Taula 6). En aquesta taula veiem que el Muscle ratio i el Propulsive ratio presenten diferències entre les espècies fartet i gambúsia, mentre que pel Caudal peduncle factor no hi ha diferències entre

aquestes espècies. Així mateix, a les Figures 14 i 15 podem observar com les mitjanes del Muscle ratio i de la Propulsive ratio són més elevades per la gambúsia que pel fartet, en canvi pel Caudal peduncle factor no hi ha diferències entre les mitjanes pel fartet i la gambúsia (Figura 16).

Taula 6: Resultats de l'ANOVA pel Muscle ratio, la Propulsive ratio i el Caudal peduncle factor per *Aphanius iberus* i *Gambusia holbrooki*.

	Muscle Ratio			Propulsive Ratio			Caudal Peduncle Factor		
	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P
Species	0,0117	1	***	0,0304	1	***	0,0009	1	
Residuals	0,0158	89		0,0426	89		0,1594	89	

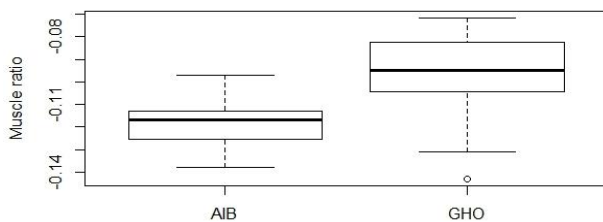


Figura 14: Gràfic de caixa del Muscle ratio pel fartet i la gambúsia.

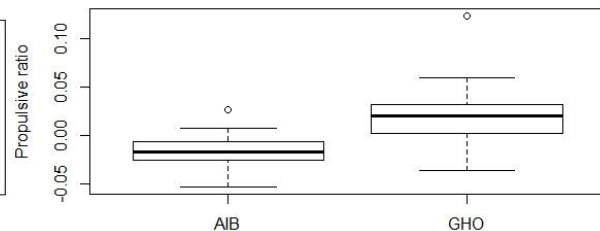


Figura 15: Gràfic de caixa de la Propulsive ratio pel fartet i la gambúsia.

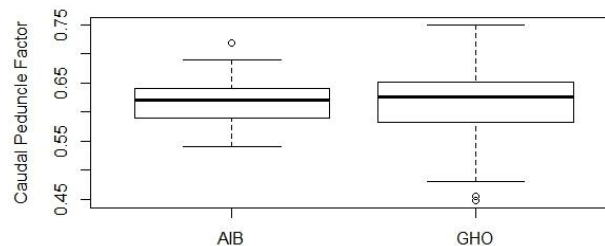


Figura 16: Gràfic de caixa del Caudal peduncle factor pel fartet i la gambúsia.

Els resultats de l'anàlisi de la covariància de les variables morfològiques (Fineness ratio i Propulsive ratio) amb la longitud total dels individus per les espècies de ciprínids es troben a la Taula 7. En aquesta taula s'observa que hi ha regressió lineal entre aquestes variables morfològiques i la longitud total i que per la Fineness ratio hi ha homogeneïtat de pendents per totes les espècies excepte per *Phoxinus phoxinus* (PBI, Figura 17). A més, hi ha diferències significatives entre les mitjanes de Fineness ratio per totes les espècies excepte per *Phoxinus phoxinus* que com que no presenta homogeneïtat de pendents amb les altres espècies no es pot comparar la seva mitjana amb la resta (Taula 7). Pel que fa a la Propulsive ratio (Taula 7) s'observa que hi ha homogeneïtat de pendents per totes les espècies excepte per *Lepomis gibbosus* (LGI, Figura 18) i que hi ha diferències significatives entre les mitjanes de la Propulsive

ratio per totes les espècies excepte per *Lepomis gibbosus* que com que no presenta homogeneïtat de pendents amb les altres espècies no es pot comparar amb la resta (Taula 7).

Taula 7: Resultats de l'ANCOVA per la Fineness ratio i la Propulsive ratio, amb la longitud total (TL) pel *Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus*, *Rutilus rutilus* i *Lepomis gibbosus*.

	Fineness Ratio			Propulsive Ratio		
	SS	d.f.	F	SS	d.f.	F
			$R^2_{\text{adj}} = 0,9143$			$R^2_{\text{adj}} = 0,9649$
TL	20,6770	1	**	0,0518	1	*
Species	147,9670	3		0,2230	3	
LGI-AAL			***			***
PBI-AAL			***			***
RRU-AAL			***			***
Species x TL	0,0079	3		0,0007	3	
LGI x TL						*
PBI x TL			*			
RRU x TL						
Residuals	14,8830	71		0,0095	71	

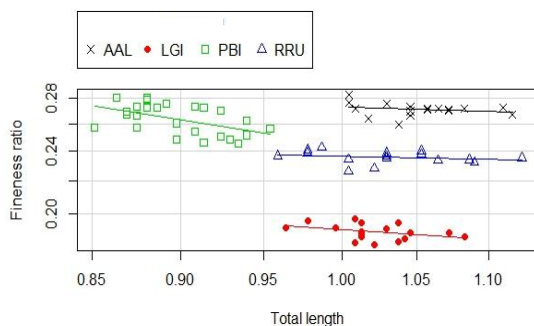


Figura 17: Regressió lineal de la Fineness ratio amb la longitud total per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

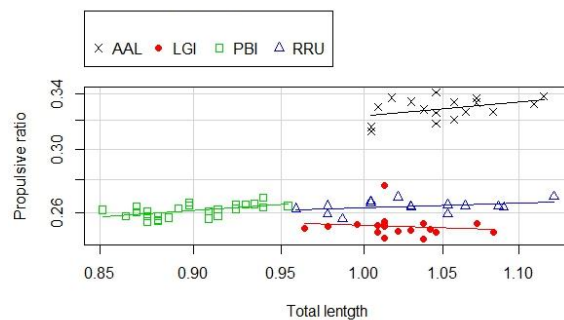


Figura 18: Regressió lineal de la Propulsive ratio amb la longitud total per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

A les Figures 17 i 18 podem observar que la Fineness ratio més elevada la presenta l'alburn, seguit de la madrilleta vera i finalment el peix sol. Pel que fa al barb roig, tot i no poder compararlo estadísticament amb la resta d'espècies, sembla que presenta una Fineness ratio similar a la de l'alburn. En relació a la Propulsive ratio (Figura 18), l'alburn presenta valors més alts, seguit per la madrilleta vera i el barb roig amb valors similars. Pel que fa al peix sol sembla que és el que presenta una Propulsive ratio inferior (Figura 18).

En relació a les altres variables morfològiques mesurades (Aspect ratio, Caudal peduncle factor i Muscle ratio) no presenten regressió lineal amb la longitud total dels individus pel que per comparar aquestes variables per les diferents espècies hem realitzat una ANOVA (Taula 8). En

aquesta es pot observar que hi ha diferències significatives entre les espècies pel que fa a l'Aspect ratio, el Caudal peduncle factor i el Muscle ratio.

Taula 8: Resultats de l'ANOVA pel Aspect ratio, el Caudal peduncle factor i el Muscle ratio per les espècies *Alburnus alburnus*, *Phoxinus phoxinus*, *Rutilus rutilus* i *Lepomis gibbosus*.

	Aspect Ratio			Caudal Peduncle Factor			Muscle Ratio		
	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P	SS	d.f.	P
Species	0,6976	3	***	0,6897	3	***	0,2721	3	***
Residuals	2,5745	73		2,2450	73		0,0190	73	

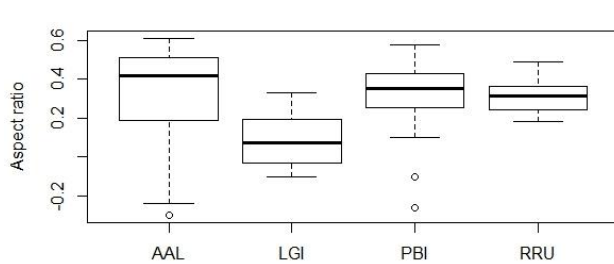


Figura 19: Gràfic de caixa de l'Aspect ratio per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

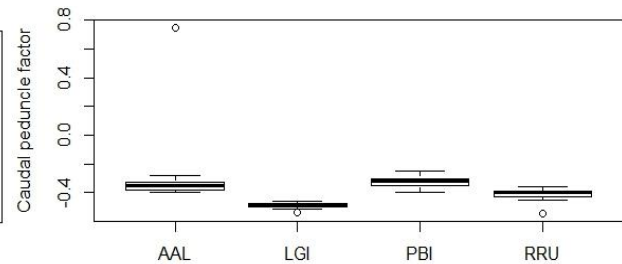


Figura 20: Gràfic de caixa del Caudal peduncle factor per l'alburn, el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

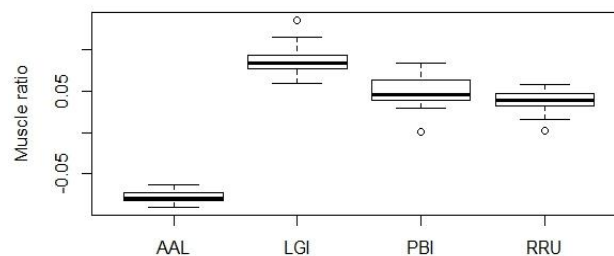


Figura 21: Gràfic de caixa del Muscle ratio per l'alburn el barb roig, la madrilleta vera i el peix sol.

A la Figura 19 es pot observar que el peix sol (LGI) és el que presenta l'Aspect ratio inferior, mentre que la resta d'espècies presenten valors similars. Quant al Caudal peduncle factor (Figura 20) s'aprecien similituds entre l'alburn i el barb roig, i el peix sol és el que presenta un valor inferior.

Per finalitzar, el Muscle ratio (Figura 21) presenta una tendència molt diferent, ja que l'alburn és qui té una menor mitjana i el peix sol la més elevada, presentant valors intermitjos la madrilleta vera i el barb roig.

Relació entre les variables fisiològiques i les morfològiques

Les correlacions lineals (Pearson) i no lineals (Spearman) entre les variables fisiològiques i les morfològiques s'han resumit en les Taules 9 i 10.

Els resultats presents en la Taula 9 conclouen que hi ha correlació lineal positiva (0,59) entre la Fineness ratio i la Ucrit per a totes les espècies (Figura 22). En canvi per la Propulsive ratio, la correlació lineal és negativa, encara que baixa (-0,21) (Figura 23).

Taula 9: Resultats de la correlació lineal (Pearson) entre la Ucrit i la Fineness ratio i la Propulsive ratio per totes les espècies.

	Ucrit			
	t	d.f.	r	P
Fineness Ratio	9,429	166	0,5905747	2,20E-16
Propulsive Ratio	-2,7836	166	-0,2111796	0,005999

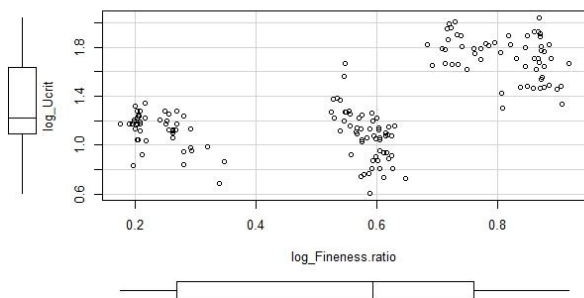


Figura 22: Correlació lineal entre la Fineness Ratio i la Ucrit per totes les espècies.

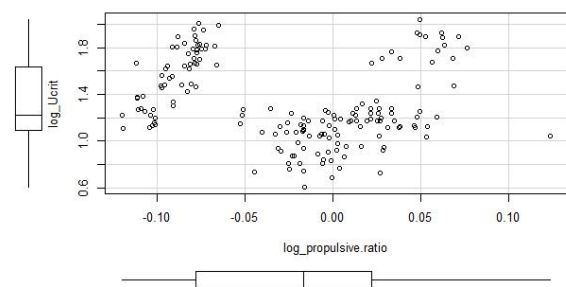


Figura 23: Correlació lineal entre la Propulsive Ratio i la Ucrit per totes les espècies.

A la Taula 10, es pot observar que hi ha correlació no lineal entre les variables fisiològiques i les variables morfològiques. En aquesta taula no apareixen les correlacions per les variables morfològiques que presenten correlació lineal amb la Ucrit (Taula 9).

Taula 10: Resultats de la correlació no lineal (Spearman) entre les variables fisiològiques i morfològiques per totes les espècies.

	Ucrit			SMR			MMR		
	S	r	P	S	r	P	S	r	P
Fineness Ratio				285030	0,9501952	2,20E-16	346630	0,516363	2,47E-15
Aspect Ratio	270950	0,6571348	2,20E-16	239410	0,6557827	2,20E-16	265890	0,663536	2,20E-16
Muscle Ratio	296600	0,624672	2,20E-16	214960	0,6913245	2,20E-16	238280	0,698469	2,20E-16
Propulsive Ratio				1050200	-0,5099666	2,20E-16	1129800	-0,4296708	6,17E-09
Caudal Peduncle Factor	1224600	-0,6063568	2,20E-16	1174600	-0,753363	2,20E-16	1355200	-0,7776256	2,20E-16

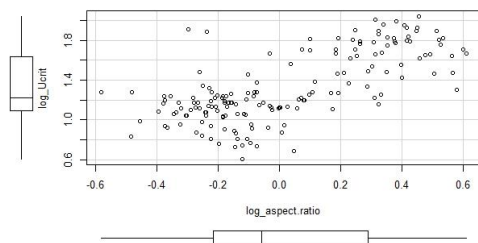


Figura 24: Correlació no lineal entre l'Aspect ratio i la Ucrit per totes les espècies.

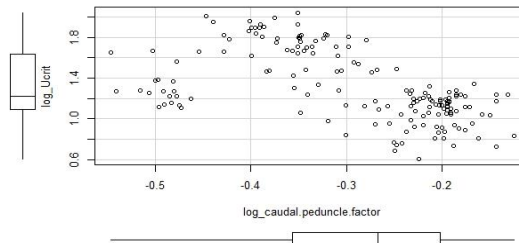


Figura 25: Correlació no lineal entre el Caudal peduncle factor i la Ucrit per totes les espècies.

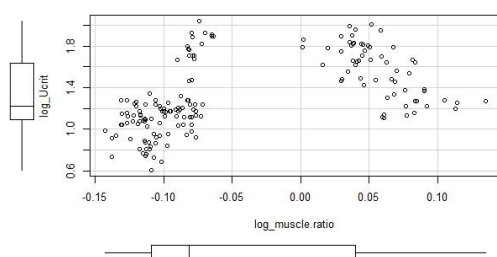


Figura 26: Correlació no lineal entre el Muscle ratio i la Ucrit per totes les espècies.

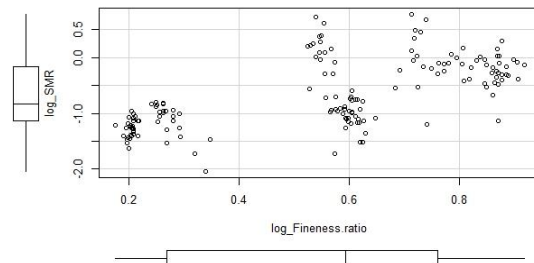


Figura 27: Correlació no lineal entre la Fineness ratio i la SMR per totes les espècies.

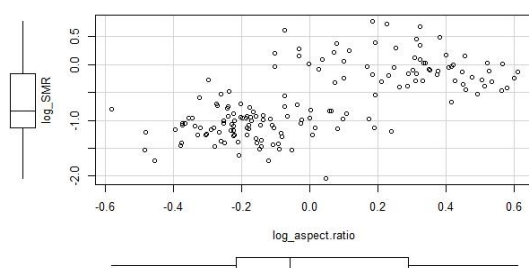


Figura 28: Correlació no lineal entre l'Aspect ratio i la SMR per totes les espècies.

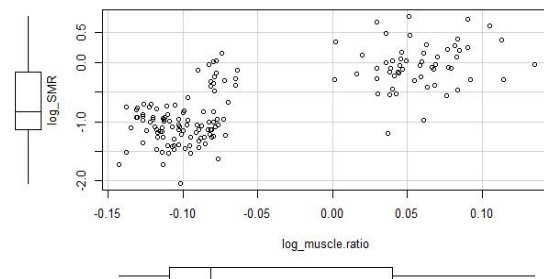


Figura 29: Correlació no lineal entre el Mscule ratio i la SMR per totes les espècies.

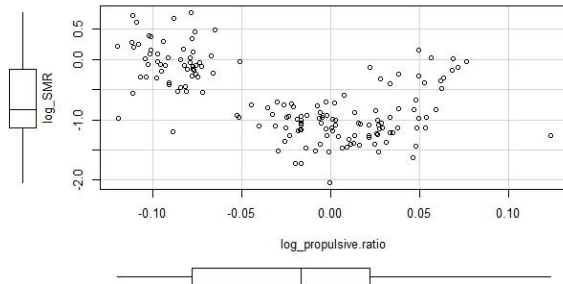


Figura 30: Correlació no lineal entre la Propulsive ratio i la SMR per totes les espècies.

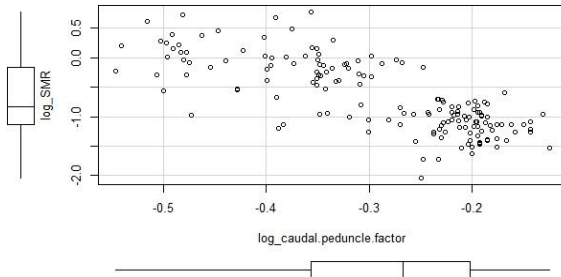


Figura 31: Correlació no lineal entre el Caudal peduncle factor i la SMR per totes les espècies.

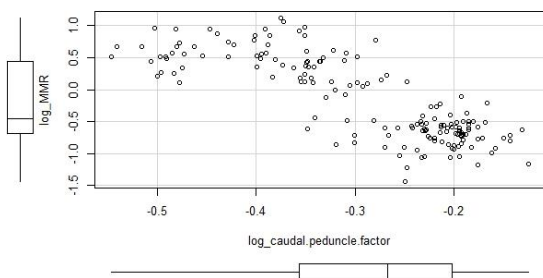


Figura 32: Correlació no lineal entre el Caudal peduncle factor i la MMR per totes les espècies.

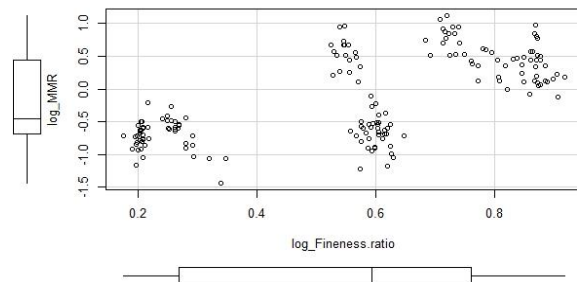


Figura 33: Correlació no lineal entre la Fineness ratio i la MMR per totes les espècies.

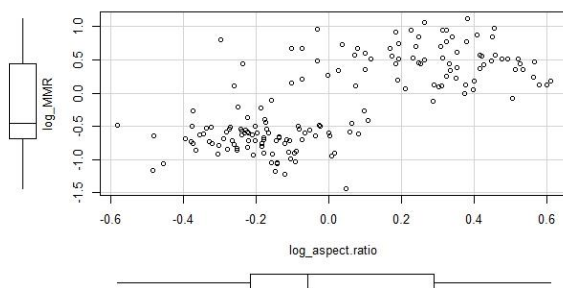


Figura 34: Correlació no lineal entre l'Aspect ratio i la MMR per totes les espècies.

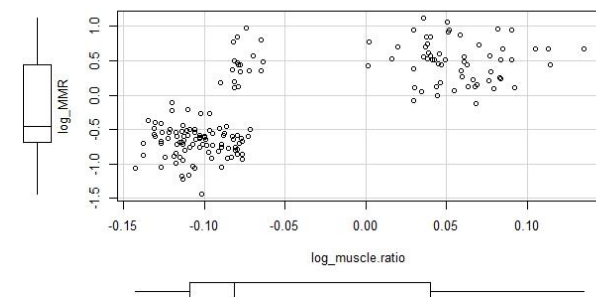


Figura 35: Correlació no lineal entre el Muscle ratio i la MMR per totes les espècies.

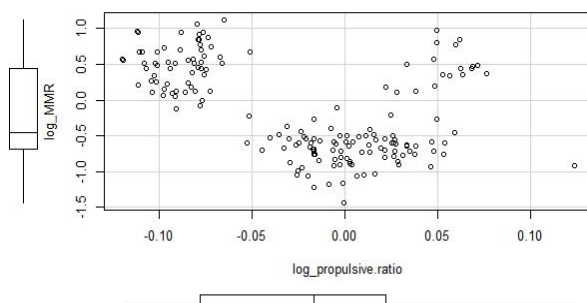


Figura 36: Correlació no lineal entre la Propulsive ratio i la MMR per totes les espècies.

L'anàlisi de Components Principals (PCA) explica un 75% de la variació tenint en compte les dues primeres dimensions de la PCA (Taula 11). La primera dimensió explica la major part de la variabilitat total (61%), mentre que la segona dimensió només 14,13%.

Taula 11: Variació total explicada per les dues primeres dimensions de la PCA per totes les variables i espècies estudiades.

Importància de les components:		
	PC1	PC2
Proporció de la Variància	0,6099	0,1414
Proporció Acumulativa	0,6099	0,7512

Taula 12: Coeficients de correlació entre les dues primeres dimensions de la PCA i les variables analitzades per totes les espècies estudiades.

	PC1	PC2
Ucrit (cm/s)	-0,3522417	0,46105981
SMR	-0,3961687	0,01409924
MMR (mg O ₂ /h)	-0,421428	0,15466553
Fineness Ratio	-0,3199692	0,27699184
Aspect Ratio	-0,3693606	0,2439278
Caudal Peduncle Factor	0,2774144	0,38355506
Muscle Ratio	-0,3689885	-0,33750408
Propulsive Ratio	0,2990917	0,6050247

A la Taula 12 podem observar que la taxa metabòlica màxima (MMR) i la taxa metabòlica estàndard (SMR) són les dues variables que millor expliquen la diferenciació per espècies (Figura 37) en la primera dimensió (PC1), amb uns coeficients de correlació de -0,42 i -0,39 respectivament. Pel que fa a la segona dimensió (PC2), la Propulsive ratio i la Ucrit presenten els coeficients de correlació més elevats (0,60 i 0,46 respectivament).

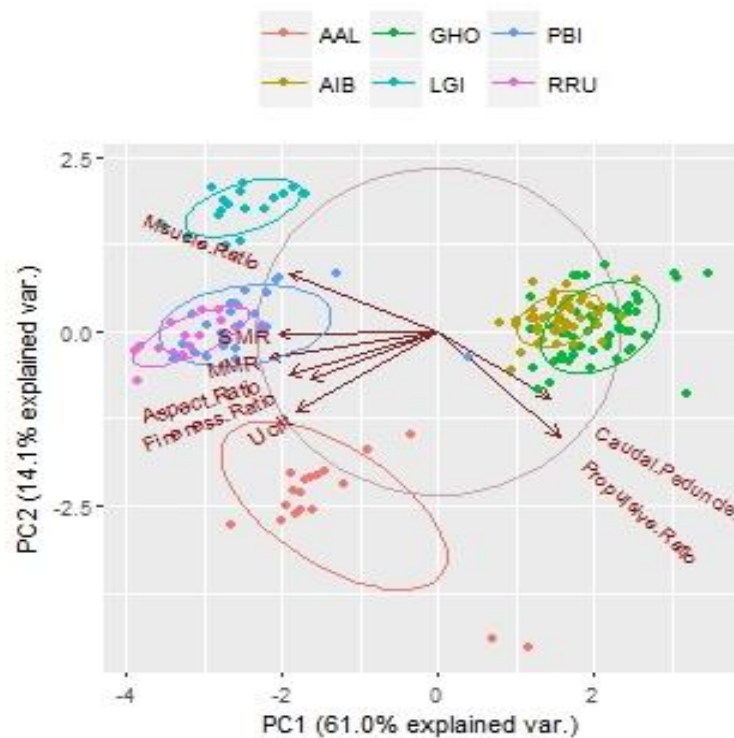


Figura 37: Gràfic dels dos primers eixos de la PCA per totes les variables analitzades i per totes les espècies.

A la Figura 37 podem observar que el primer eix de la PCA separa la gambúsia i el fartet de la resta d'espècies en funció de la SMR i la MMR (Taula 12). En canvi, el segon eix separa el peix sol i els ciprínids segons la Propulsive ratio i la Ucrit (Taula 12).

Discussió

La relació lineal i positiva entre la Ucrit i la longitud total concorda amb els resultats d'altres estudis (Plaut, 2001; Tudorache et al., 2007; Srean, 2015). Aquesta relació ve donada per l'evolució metabòlica i morfològica de cada família, gènere o espècie, per tal de sobreviure i poder adquirir els recursos del medi en tot el seu cicle vital (Plaut, 2001; Tudorache et al., 2007). La Ucrit dels vertebrats ectotèrms aquàtics varia en relació a la temperatura, sent màxima en un interval de temperatura i on fora d'aquest la Ucrit disminueix (Plaut, 2001), per tant, la Ucrit obtinguda experimentalment podria variar en relació a la Ucrit real que presenten els individus en el medi natural. Per exemple, el peix sol habita en medis amb un rang de temperatura de 15-22°C, segons si està en època de reproducció o no (Naspleda et al., 2012) i en l'estudi realitzat la Ucrit obtinguda (20°C) es troba gairebé en el rang màxim de temperatura on habita aquesta espècie, per tant, és probable que la seva Ucrit màxima sigui diferent en el medi natural. Això mateix succeeix amb les altres espècies estudiades, com n'és el fartet, el qual pot habitar en aigües amb temperatures fins a 32,8°C (Lozano Cabo, 1960). De totes maneres, i a fi i efecte de fer comparables els resultats per les diferents espècies estudiades, la Ucrit s'ha mesurat per una mateixa temperatura (aprox. 20°C).

Els factors ecològics que explicarien els valors de Ucrit de la família Cyprinidae (alburn, barb roig i madrilleta vera) poden estar relacionats amb el seu estil de vida, ja que són espècies que realitzen migracions de curta o mitjana distància (Tudorache et al., 2007; Baraut Plarromaní, 2009). Per tant, són espècies que necessiten tenir una elevada Ucrit per tal de poder superar trams, corredors amb alts cabals hidrològics i obstacles antròpics. D'altra banda, les espècies no migradores estudiades (fartet, gambúsia i peix sol) presenten una menor Ucrit. Sembla que ens trobem davant de dues estratègies ecològiques diferents. La primera, amb una Ucrit baixa, ja que aquestes espècies no realitzen migracions, sinó que la Ucrit es troba més relacionada amb la capacitat explosiva de l'individu per evitar la depredació o en relació a la competència per l'hàbitat i l'aliment (Plaut, 2001; Tudorache et al., 2007; Srean, 2015). La segona, amb una Ucrit elevada i relacionada amb l'objectiu de superar cabals per trobar hàbitats no explotats (Tudorache et al., 2007).

Les diferències en l'estil de vida del fartet i la gambúsia explicarien que la gambúsia presenti una major Ucrit. El fartet i la gambúsia presenten diferències clares en els estils de natació. Les gambúsies mostren una natació sostinguda fins a la fatiga (Srean et al., 2017), mentre que els fartets mostren una explosió de natació contra el flux d'aigua, és a dir, les gambúsies presenten una natació més activa en la columna d'aigua (una major Ucrit) que el fartet, el qual tendeix a presentar un estil de vida més sedentari (moviments més lents), ocupant preferentment les

zones bentòniques (Alcaraz et al., 2008; Rincón et al., 2002), especialment en absència de refugi (Clavero & García-Berthou, 2006). En relació al fartet i la gambúsia, totes dues espècies presenten dimorfisme sexual, presentant la gambúsia valors més alts de Ucrit pels mascles enfront de les femelles del mateix pes, els quals deuen ser menys vulnerables a cabals forts (Srean, 2015). Les gambúsies femelles tenen les aletes més grans que els mascles, les quals augmenten significativament el fregament hidrodinàmic sota nivells de flux elevats (Nicoletto, 1991), és a dir, pot ser que el dimorfisme sexual sigui més agreujat a les gambúsies i per tant, les gambúsies mascles dominin molt en els resultats de la Ucrit obtinguts, ja que en aquest estudi no s'ha diferenciat per sexes entre el fartet i la gambúsia.

Pel que fa a la taxa metabòlica màxima (MMR) s'observa com els individus amb un pes més elevat per una mateixa longitud són els que presenten major MMR, com seria el cas del peix sol i la madrilleta vera. Això és un aspecte important, ja que les relacions interespecífiques poden estar influenciades per la MMR, ja que aquells individus de mida semblant però que pesen més, tenen majors MMR, i aquest fet pot ésser determinant per la dominància d'un hàbitat o per l'aliment (Killen et al., 2015). A més, les espècies amb major MMR presenten, en general, una Ucrit més baixa (Ohlberger et al., 2005), fet que s'aprecia clarament en el peix sol que no és, una espècie migradora i per tant, no necessita una Ucrit tan elevada. A més, les espècies amb una forma més hidrodinàmica com l'alburn, tenen una menor taxa metabòlica màxima (Vogel, 1994). Sembla que les espècies amb un cos més hidrodinàmic solen ser espècies nedadores que han de superar la resistència de l'aigua, i, per tant, necessiten tenir baixos consums d'oxigen per tal d'optimitzar l'energia per la natació.

La taxa metabòlica estàndard (SMR) ha estat més elevada en el peix sol que en els ciprínids. Sembla que podria ésser a causa d'activitats no relacionades amb la natació, per exemple la digestió. Espècies que presenten una activitat natatòria menys activa (peix sol) solen presentar major consum d'oxigen en repòs (SMR) que els ciprínids, ja que utilitzen aquesta energia per altres funcions, com la digestió, la reproducció o el creixement (Fu et al., 2009).

Se sap que els estils de vida influeixen en les taxes metabòliques (MMR i SMR) i en l'ús de d'energia per a activitats aeròbiques (que exigeixen oxigen) com la digestió i la locomoció (Clark et al., 2013). El fartet ha presentat valors més elevats de taxes metabòliques basals (SMR) i taxes metabòliques màximes (MMR) que la gambúsia, a causa d'activitats en repòs (per exemple, la digestió). Mentre que l'estratègia metabòlica de la gambúsia consisteix en reduir els nivells de consum d'oxigen (SMR i MMR) per activitats com la digestió i la locomoció, la qual cosa podria permetre a l'espècie a assignar major energia al creixement i la reproducció.

Tot i que les espècies de peixos poden ajustar el seu metabolisme per compensar els efectes d'una morfologia desfavorable (Peterson et al., 2000), els cossos aerodinàmics solen tenir un rendiment de natació més eficient minimitzant els costos de locomoció (Ohlberger et al., 2006).

La Propulsive ratio mesura la proporció del cos del peix que és usada per la natació, mentre que la Fineness ratio estima el fregament del cos de l'animal a causa de la fricció de l'aigua amb

aquest (Bainbridge, 1960; Fisher et al., 2007). Ambdues taxes estan associades amb una major alçada de l'aleta caudal, tant per la part superior com la inferior de l'aleta, les quals es troben fora de la zona de turbulència, i això permet que els peixos apliquin més potència i propulsió (Breda et al., 2005; Assumpção et al., 2012). Per tant, les espècies que presenten una major Propulsive ratio i Fineness ratio es consideren bones nedadores. Aquest seria el cas de l'alburn on tant la Fineness ratio com la Propulsive ratio són elevades i és un bon nedador, ja que presenta una Ucrit elevada. Això contrasta amb el peix sol, el qual presenta una Fineness ratio i Propulsive ratio molt baixa, a causa de la forma poc hidrodinàmica que té i, per tant, presenta una Ucrit baixa. La gambúsia per exemple utilitza una major proporció del cos per la natació enfront del fartet, en canvi, la Fineness ratio és molt major pel fartet envers la gambúsia. En aquest cas, la gambúsia presenta una Ucrit més elevada que el fartet.

Els resultats mostren que hi ha una correlació lineal positiva entre la Ucrit i la Fineness ratio, és a dir, a mesura que augmenta la Fineness ratio, també ho fa la Ucrit. En augmentar la Fineness ratio, augmenta l'esveltesa i hidrodinàmica del cos i la resistència a l'aigua disminueix, de manera que la Ucrit és elevada.

Alts valors de l'Aspect ratio són característics de peixos pelàgics, els quals presenten una locomoció sostinguda i això fa que puguin recórrer grans àrees amb la finalitat de cercar aliment i zones de cria (Webb, 1994; Fisher et al., 2007). L'Aspect ratio segueix la mateixa tendència que la Fineness ratio i la Propulsive ratio en els ciprínids, sent major per l'alburn, seguit del barb roig i la madrilleta vera. Això és degut al fet que és una de les característiques dels peixos migradors i pelàgics que han de superar obstacles i diferents cabals d'aigua, per això, tant l'Aspect ratio, com la Fineness ratio i la Propulsive ratio són típiques de peixos amb una morfologia hidrodinàmica.

El Caudal Peduncle factor, està fortament relacionat amb la velocitat de natació (Fisher et al., 2007) i, per tant, és un factor determinant en la velocitat de natació del peix. L'alburn és qui presenta un major Caudal Peduncle factor i el peix sol el més baix. Peixos que mostren una habilitat superior per accelerar, presenten un Caudal Peduncle factor baix, com el cas del peix sol. En canvi, les espècies que tenen un Caudal Peduncle factor elevat, com l'alburn, la madrilleta vera i el barb roig, són peixos típicament nedadors, els quals utilitzen una aleta caudal axialment oscil·lant per generar empenta i navegar a una alta velocitat durant un llarg recorregut (Webb, 1994; Assumpção et al., 2012). En aquest estudi s'ha trobat que la Ucrit està correlacionada de forma no lineal i negativa amb el Caudal Peduncle factor, fet que sembla contradictori donat que les espècies que presenten un elevat Caudal Peduncle factor són espècies típicament pelàgiques i migradores, les quals presenten una elevada Ucrit per realitzar migracions a altres velocitats. Les espècies de ciprínids estudiades no són grans migradores i això explicaria aquest resultat contradictori.

En canvi, un Muscle ratio elevat permet a l'espècie sostenir-se en aigües ràpides i turbulentes. Això està associat a una despesa energètica menor perquè el cos de l'animal és més gran i alt.

La taxa metabòlica màxima (MMR) està correlacionada de forma no lineal i positiva amb el Muscle ratio, en augmentar el Muscle ratio, la MMR també augmenta. A mesura que augmenta la mida del cos, el volum corresponent a la massa muscular també augmenta (Beamish, 1978; Assumpção et al., 2012). En aquest cas, el peix sol domina clarament sobre els ciprínids i l'alburn té el valor més baix a l'esveltesa del seu cos. Un elevat Muscle ratio indica que l'espècie pot ser resistent a l'aigua en moviment, romanent en la seva posició en aigües d'altres velocitats (Assumpção et al., 2012). La gambúsia presenta un Muscle ratio major que el del fartet, ja que pel seu estil de vida, és una espècie més pelàgica i bona nedadora que el fartet i, per tant, presenta un Muscle ratio més elevat. En comparar els ciprínids i el peix sol, s'afirma que el Muscle ratio és idoni per peixos que no fan grans migracions sinó que habiten en una zona determinada resistint elevat corrent (peix sol).

En definitiva, valors elevats de la Fineness ratio, Aspect ratio, Propulsive ratio i Caudal Peduncle factor són característics de peixos pelàgics i migradors, els quals necessiten una elevada velocitat, superant la resistència de l'aigua i els obstacles a diferents trams de riu, durant una distància perllongada. Contràriament, valors elevats de Muscle ratio són característics d'espècies no migradores i més bentòniques, on la seva finalitat és romandre en una zona determinada superant el corrent del riu.

En tenir en compte totes les variables espècies estudiades, l'anàlisi de Components Principals (PCA) separa en el primer eix del PCA el fartet i la gambúsia de la resta d'espècies en funció de la taxa metabòlica màxima (MMR) i la taxa metabòlica estàndard (SMR) presentant els primers taxes metabòliques més baixes perquè són espècies de mida petita en relació a les altres espècies estudiades. En relació al segon eix de la PCA, aquest separa clarament les espècies de ciprínids del peix sol en funció de la morfologia (Propulsive ratio) i la capacitat de natació (Ucrit). Tal com hem comentant abans una morfologia més hidrodinàmica afavoreix la baixa resistència a l'aigua i una major capacitat de natació, característiques típiques dels ciprínids estudiats.

En definitiva, els resultats obtinguts permeten entendre millor les possibles relacions i el paper que poden jugar els factors fisiològics, ecològics i morfològics a l'hora d'explicar determinats processos ecològics com ara la dispersió d'espècies, les relacions interespecífiques, els efectes del canvi climàtic, etc.

Conclusions

The obtained results in this study show the existence of an ecological relationship between the critical swimming speed (Ucrit) and the maximum metabolic rate (MMR) with body morphology of each species, given that:

- 1) A progressive increase of Ucrit as the body length of the individual increases has been observed in this study. Therefore, Ucrit has also been linked, inversely, to the maximum metabolic rate (MMR).

- 2) Maximum metabolic rate (MMR) and Standard metabolic rate (SMR) has been related with the body weight, where individuals with greater body weight showed higher SMR and MMR.
- 3) Positive linear correlation has been found between Ucrit and Fineness ratio for all species and a negative linear correlation between Ucrit and Propulsive ratio. In addition, all the morphological variables have been correlated in a nonlinear correlation with the MMR and SMR.
- 4) High values of Fineness ratio, Aspect ratio, Propulsive ratio and Caudal peduncle factor are determinants of hydrodynamic morphology of species, and therefore they influenced Ucrit, MMR and SMR. High values of Muscle ratio have been observed in non-migratory species which showed low Ucrit. Furthermore, high values of Aspect ratio have been observed in migratory species which showed a high Ucrit.
- 5) The life style of the species and its morphology seemed to play a key role in determining the swimming capacity (Ucrit) and metabolic rates (MMR and SMR) of the species studied.

Agraïments

Aquest treball no hauria estat possible sense l'ajuda i participació de diverses persones. En primer lloc el Sr. Francesc Rubió i Gracia per a la seva confiança en la feina realitzada, dedicació i sobretot pels coneixements ensenyats.

I finalment, a la tutora, la Dra. Anna Vila Gispert pel seguiment efectuat del treball i les correccions d'aquest, i també per l'ajuda i resolució de dubtes.

Bibliografia

- Alcaraz, C., Bisazza, A., & García-Berthou, E. (2008). Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia*, 155(1), 205-213.
- Assumpção, L., Makrakis, M., Makrakis, S., Wagner, R., Silva, P., Lima, A., & Kashiwaqui, E. (2012). The use of morphometric analysis to predict the swimming efficiency of two Neotropical long-distance migratory species in fish passage. *Neotropical Ichthyology*, 10(4), 797-804.
- Bainbridge, R. (1960). Speed and stamina in three fish. *Journal of Experimental Biology*, 37(1), 129-153.
- Baraut, J. (4 / Juny / 2009). *Estudi Ecològic de la Ictiofauna del Riu Segre*. Recollit de <https://repositori.udl.cat/bitstream/handle/10459.1/45912/Baraut.pdf?sequence=1>
- Beamish, F. (1978). *Swimming capacity*. New York: Randall.

- Blaikie, H., & Kerr, S. (1996). Effect of activity level on apparent heat increment in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fishes and Aquatic Sciences*, 53(9), 2093-2099.
- Breda, L., de Oliveira, E., & Goulart, E. (2005). Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotrópicais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27(4), 371-381.
- Brett, J. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 21(5), 1183-1226.
- Cabellos, N., Jiménez, J., Falagán, J., Fumanal, S., Pedreira, A., Falagán, J., & García, D. (2013, Febrer 17). *Género Gambusia; Clave de Especies*. Retrieved from Taxofoto.org: <http://www.biodiversidadvirtual.org/taxofoto/sites/default/files/pez-1.pdf>
- Clark, T., Sandblom, E., & Jutfelt, f. (2013). Aerobic scope measurements of fishes an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *Journal of Experimental Biology*, 216(15), 2771-2782.
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16(6), 2313-2324.
- Farrell, A., & Steffensen, J. (1987). An analysis of the energetic cost of the branchial and cardiac pumps during sustained swimming in trout. *Fish Physiology and Biochemistry*, 4(2), 73-79.
- Fisher, R., & Hogan, J. (2007). Morphological predictors of swimming speed: a case study of pre-settlement juvenile coral reef fishes. *Journal of Experimental Biology*, 210(14), 2436-2443.
- Fisher, R., Bellwood, D., & Job, S. (2000). Development of swimming abilities in reef fish larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 163-173.
- Fu, S., Zeng, L., Li, X., Pang, X., Cao, Z., Peng, J., & Wang, Y. (2009). The behavioral, digestive and metabolic characteristics of fishes with different foraging strategies. *Journal of Experimental Biology*, 212(14), 2296-2302.
- Green, E., & Carritt, D. (1967). New tables for oxygen saturation of seawater. *Journal of Marine Research*, 140-147.
- Jiménez, J., Lacomba, I., Sancho, V., & Risueño, P. (2002). *Peces continentales, anfibios y reptiles de la Comunidad Valenciana*. Recollit de <http://bdb.cma.gva.es/ficha.asp?id=16788>
- Keys, A. (1930). The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals. *The Biological Bulletin*, 59(2), 187-198.

- Killen, S., Costa, I., Brown, J., & Gamperl, A. (2007). Little left in the tank: metabolic scaling in marine teleosts and its implications for aerobic scope. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1608), 431-438.
- Killen, S., Reid, D., Marras, S., & Domenici, P. (2015). The interplay between aerobic metabolism and antipredator performance: vigilance is related to recovery rate after exercise. *Frontiers in physiology*.
- Kolok, A. (1991). Photoperiod alters the critical swimming speed of juvenile largemouth bass, *Micropterus salmoides* acclimated to cold water. *Copeia*, 1085-1090.
- Lozano Cabo, F. (1960). Apport a la connaissance du "fartet" (*Aphanius iberus* C. et V.). *Rapp. Comm. int. Mer. Med*, 15(3), 129-136.
- Naspleda, J., Zamora, L., & Vila-Gispert, A. (2012). *Lepomis gibbosus*. Recollit de Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles: <http://www.vertebradosibericos.org>
- Nicoletto, P. (1991). The relationship between male ornamentation and swimming performance in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(5), 365-370.
- Norin, T., & Clark, T. (2016). Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 122-151.
- Ohlberger, J., Staaks, G., & Hölker, F. (2006). Swimming efficiency and the influence of morphology on swimming costs in fishes. *Journal of Comparative Physiology B*, 176(1), 17-25.
- Ohlberger, J., Staaks, G., van Dijk, P., & Hölker, F. (2005). Modelling energetic costs of fish swimming. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 303(8), 657-664.
- Peters, R. (1983). *The ecological implications of body size* Cambridge Univ Press.
- Petterson, L., & Hendenström, A. (2000). Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1445), 759-764.
- Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1), 41-50.
- Rincón, P., Correas, A., Morcillo, F., Risueño, P., & Lobón-Cerviá, J. (2002). Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology*, 61(6), 1560-1585.
- Sambily Jr, V. (1990). Interrelationships between swimming speed, caudal fin aspect ratio and body length of fishes. *Fishbyte*, 8(3), 16-20.

- Srean, P. (2015). Understanding the ecological success of two worldwide fish invaders (Gambusia holbrooki and Gambusia affinis).
- Srean, P., Rubio-Garcia, F., Almeida, D., Luo, Y., & García-Berthou, E. (2017). Effects of size and sex on swimming performance and metabolism of invasive mosquitofish Gambusia holbrooki. *Ecology of Freshwater Fish*, 36(3), 424-433.
- Steffensen, J., Johansen, K., & Bushnell, P. (1984). An automated swimming respirometer. *Comparative Biochemistry and Physiology--Part A: Physiology*, 79(3), 437-440.
- Tablado, A., & Oldani, N. (1984). Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. *Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 4(3), 31-34.
- Tudorache, C., Viaene, P., Blust R, Vereecken, H., & De Boeck, G. (2007). A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(2), 284-291.
- Videler, J. (1993). *Fish swimming*. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne: Chapman & Hall.
- Vogel, S. (1994). Life in moving fluids: the physical biology of flow. *Princeton University Press*.
- Webb, P. (1971). The swimming energetics of trout: II. Oxygen consumption and swimming efficiency. *Journal of Experimental Biology*, 55(2), 521-540.
- Webb, P. (1975). Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada*, 190, 33-48.
- Webb, P. (1994). Exercise performance of fish. *Advances in veterinary science and comparative medicine*, 38, 1-49.
- Webb, P., & Weihs, D. (1986). Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115(1), 115-127.
- Weibel, E., & Hoppeler, H. (2005). Exercise-induced maximal metabolic rate scales with muscle aerobic capacity. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1635-1644.
- Xiaojun, X., & Ruyung, S. (1990). The bioenergetics of the southern catfish (Silurus meridionalis Chen). I. Resting metabolic rate as a function of body weight and temperature. *Physiological Zoology*, 63(6), 1181-1195.