

7



Svømmeadferd og oppdrift

Helgi Thor Thorarensen

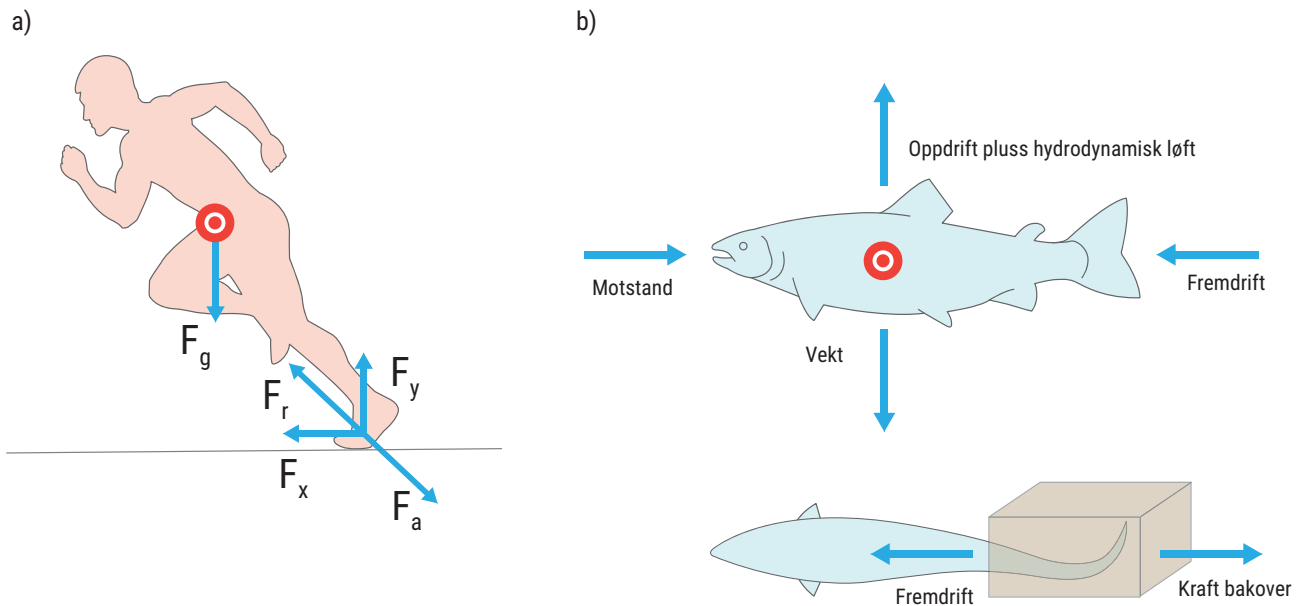
UiT Norges arktiske universitet

SAMMENDRAG

Dette kapitlet beskriver hvordan fisk svømmer og opprettholder sin posisjon i vann. Den første delen av kapitlet beskriver noen av de fysiske kreftene som påvirker fisken i sitt element og den motstanden fisken må overvinne for å kunne svømme. Del to introduserer mekanikken som ligger til grunn for svømming og beskriver hvordan fisk svømmer. Del tre beskriver hvordan svømmemuskulaturen til fisk fungerer og hvordan musklene genererer den kraften som kreves for å svømme. Fjerde del beskriver svømmeevnen og hvordan svømmekapasitet og -evne måles hos fisk. Siste del av kapitlet beskriver oppdrift og hvordan ulike fiskegrupper opprettholder sin vertikale posisjon i vann.

7. 1 INNLEDNING

Selv om utfordringene med bevegelse i terrestriske og akvatiske omgivelser er forskjellige, er de samme fysiske kreftene involvert. For å kunne forklare dette og for å introdusere noen grunnleggende begreper om bevegelse, la oss sammenligne med ett menneske som løper (sprinter) og en fisk som akselererer fremover fra en stasjonær posisjon (**figur 7.1**). Ifølge Newtons første «lov om bevegelse» vil et legeme forbli stasjonært (eller bevege seg med konstant hastighet), med mindre det påvirkes av en kraft. Derfor krever både en sprinter og en fisk kraft for å akselerere fra en stasjonær posisjon. Sprinteren utøver en kraft som rettes ned og bakover på startblokkene (**figur 7.1a**). Blokkene reagerer i sin tur (Newtons tredje lov) med en motsatt og lik kraft som akselererer massesenteret til sprinteren oppover, og fremover. Den horisontale komponenten av denne kraften akselererer sprinteren fremover, mens den vertikale komponenten motvirker tyngdekraften som trekker kroppen mot bakken. Sprinteren må derfor utvikle tilstrekkelig med kraft slik at han både kan stå opp og bevege seg fremover. En fisk må også utøve en kraft bakover for å bevege seg fremover. Ifølge Newtons andre lov ($\text{kraft} = \text{masse} \cdot \text{akselerasjon}$), vil kraften som skapes av fisken føre til at en viss masse vann akselerer bakover, mens vannet vil produsere en lik, men motsatt kraft som akselererer fiskens kropp fremover (**figur 7.1b**). Dette er i all hovedsak det samme som skjer når sprinteren løper fremover. Kraften som skapes av sprinteren, gir jorden (som startblokkene er festet til) akselerasjon i motsatt retning. Imidlertid så er jordens masse så mye større enn massen til sprinteren og derfor er denne effekten uendelig liten. Sprinteren må bruke betydelige mengder energi for å motvirke tyngdekraften slik at han kan heve seg opp og opprettholde en stående stilling. Dette er en langt mindre utfordring for fisk. Naturligvis påvirker tyngdekraften også fisken, men vann er mye tettere enn luft (luft 1.2 kg/m^3 , vann 1000 kg/m^3 , omtrentlige verdier) og dette gir fisken oppdrift. Dette er en kraft som virker i motsatt retning av tyngdekraften. De fleste fisk har en masse som er tilnærmet lik vannets. Det vil si at de verken synker eller flyter opp fordi tettheten til kroppen deres er tilnærmet vannets tetthet. I tillegg kan fisken benytte ulike tilpasninger. Eksempelvis kan den tilpasse seg ved å bruke svømmeblæren, som lar dem regulere oppdriften siden luft og gasser er lettere enn vann. Derfor bruker fisk lite energi på å motvirke tyngdekraften. Oppdrift og tilpasninger for å regulere oppdriften vil bli diskutert mer detaljert nedenfor.



Figur 7.1. Mekanikk for terrestrisk og akvatiske bevegelse. En løper som spurter fra startblokkene (a) utøver en kraft (F_y) generert av musklene som presser ned og bakover på startblokkene. Ifølge Newtons tredje bevegelseslov motvirkes dette av en lik, men motsatt kraft, bakkereaksjonskraften (F_r), som skyver tyngdepunktet (rød sirkel) til løperen opp og frem. Den vertikale komponenten av bakkereaksjonskraften (F_y) motvirker tyngdekraften (F_g) som trekker løperen ned, mens den horisontale komponenten (F_x) av bakkereaksjonskraften skyver løperen fremover og motvirker luftmotstanden. Fisk (b) genererer kraft som skyver en vannmasse bakover som gir en lik, men motsatt kraft som skyver fisken fremover. For å svømme fremover må fisken overvinne motstanden som er mye større enn motstanden løperen opplever på grunn av den høyere tettheten av vann enn luft. Tyngdekraften virker også på fisken som trekker den ned mens oppdriften til fisken skaper en kraft som motvirker tyngdekraften.

7.1 HYDRODYNAMIKK OG SVØMMINGENS MEKANIKK

Hydrodynamikk er en gren i fysikken som omhandler bevegelse av væsker og komponenter i væsken. Det bør understrekes at hydrodynamikk og svømmingens mekanikk er ganske komplisert. Vår nåværende forståelse av temaet er derfor fortsatt noe fragmentert. I det følgende vil noen av de grunnleggende prinsippene for hydrodynamikk bli introdusert. Leserne henvises til litteraturlisten for en mer utfyllende beskrivelser.

Kraften som skyver fisken fremover kalles fremdrift mens kraften som motarbeider fremdriften kalles motstand (**figur 7.1b**). For at fisken skal kunne bevege seg fremover, må fremdriften overstige motstanden. Motstanden skyldes både viskositeten til vannet og den innbygde tregheten i mediet vann. Viskositeten i vann oppstår som friksjon på grunn av den sammenhengende tiltrekningen av vannmolekylene, og følgelig mellom vannmolekylene og overflaten til fisken. Viskositeten i vann er mye høyere enn på landjorda, på samme måte som sirup er mer viskøs enn vann. De viskøse kreftene er viktige i det såkalte «grenselaget», som er et tynt lag som omgir fisken. I dette laget beveger vannmolekylene nærmest fisken seg med samme hastighet som selve fisken. Lenger bort fra overflaten vil vannmolekylene bevege seg gradvis langsommere inntil de på en viss avstand er upåvirket av fiskens bevegelse. Friksjonen mellom vannmolekyler som beveger seg med forskjellige hastigheter innenfor «grenselaget», forårsaker denne viskøse motstanden.

I tillegg til å overvinne den viskøse motstanden må svømmende fisk produsere en kraft som beveger vann vekk fra fiskens svømmeretning. Dette er den såkalte «treghetsmotstanden». Treghet er egenskapen til et medium, for eksempel vann, som får den til å motstå endringer i hastighet eller retning. Treghetsmotstanden mot fisken er lik kraften som kreves for å flytte vannet ut av veien til den svømmende fisken. Fordi tettheten til vann er omtrent 800 ganger større enn luft, må fisken i eksemplet over bruke mye mer energi på å overvinne tregheten enn sprinteren. Det relative bidraget fra viskøse- og treghetskrefter varierer med størrelsen på fisken. Reynolds-tallet (Re) er proporsjonen mellom treghets- og viskositetsmotstand. Ved lave Reynolds-tall (<1), som man finner hos bakterier eller plankton, trenger organismen først og fremst å overvinne viskøse krefter for å bevege seg. Fisk er imidlertid utsatt for høyere Reynolds-tall (>200) hvor treghetsmotstanden er mye større.

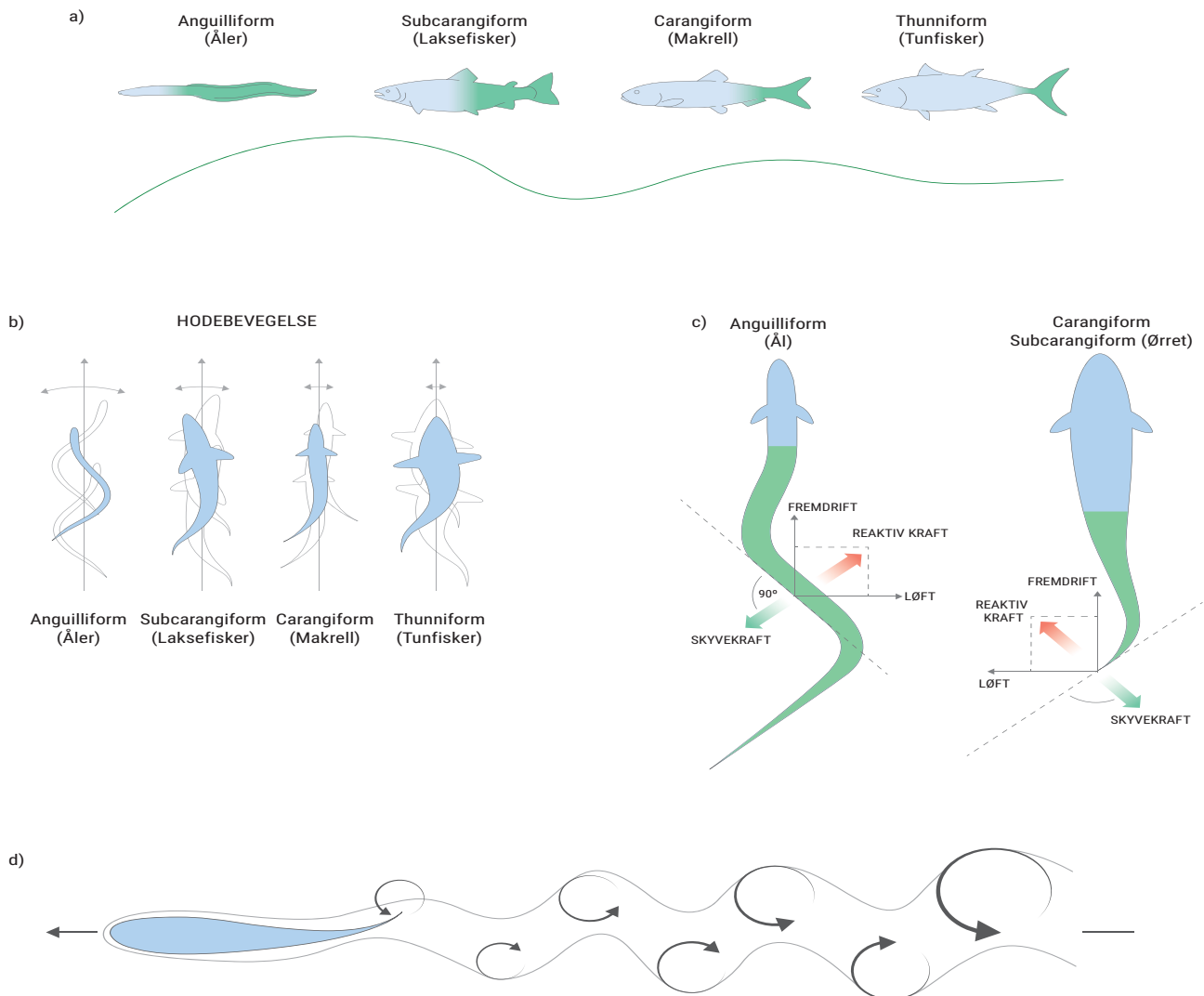
Motstand utgjør en betydelig energikostnad for fisken. Dette er energi som ellers kunne blitt brukt til vekst eller reproduksjon. Derfor har fisk tilpasninger som er rettet mot å redusere motstanden. Dette kan man for eksempel se i kroppsform og hudens konsistens (ruhet). Vi kan forestille oss at vannet i grenselaget er som ark stablet oppå hverandre på overflaten av fisken. Hvert ark med vannmolekyler beveger seg gradvis saktere jo lenger unna det er overflaten til fisken. Mens forskjellen i hastighet mellom hvert ark er relativt liten, er vannstrømmen rundt fisken laminær. Når fisken svømmer med høy hastighet, kan de viskøse kreftene mellom arkene føre til at vannstrømmen blir turbulent. Turbulente strømmer øker bredden på grenselaget og dette gir mer motstand enn når strømmen er laminær. Den strømlinjeformede formen til fisk fremmer laminære strømmer og reduserer dermed motstanden, mens rye overflater på den andre siden kan skape turbulens. Gode svømmere har en strømlinjeformet kroppsform, hvor kroppen er tykkest nær 1/4 av lengden på fisken fra hode til hale. Denne formen fremmer laminære strømmer av vann i grenselaget, og minimerer motstanden på store deler av fisken. Det vil imidlertid oppstå turbulens nær den bakre delen av fisken. Gode svømmere kan i tillegg brette finnene inn til kroppen, eller inn i spesifikke hulrom som bidrar til å opprettholde den strømlinjeformede flyten av vann over kroppen. Dette vil også redusere motstanden.

Huden er svært viktig rolle for svømmedynamikken til fisk og bidrar til at de kan overføre energi fra muskler til halen. Skjellene danner et beskyttende lag rundt fisken. Skjellene bidrar også til at fisken kan gjøre den karakteristiske bølgende bevegelsen under svømming. Dette ville vært vanskelig dersom det kun var et stivt hudlag som dekket kroppen. Det er mye som tyder på at skjellene kan kanalisere vann over overflaten av huden, og at dette bidrar til å opprettholde laminær strøm i grenselaget. Skjellene er innebygd i dermis (lærhuden) foran, mens de i den bakre enden er mer utstående og ikke helt ulikt det som man for eksempel finner på smørefrie fjellski. Dette kan hjelpe til å skyve vann bakover når fisken svømmer fremover. Det er også sannsynlig at slimet som skilles ut av begercellene i huden kan lette den laminære strømmen i grenselaget, og dermed være med på å redusere motstanden.

7.2 ULIKE MÅTER Å SVØMME PÅ

Fremdriftsmåtene til ulike fiskearter er svært forskjellige. Den vanligste metoden for jevn fremdrift er bølgende bevegelser, eller bølger som beveger seg gjennom fiskens kropp fra hode til hale (**figur 7.2**). Vannets treghet beveger fisken fremover når bølgene skyver vann bakover. Disse bølgende bevegelsene er ofte delt inn i kategorier avhengig av bølgelengden og amplituden (utslaget av svingningene) til bevegelsene. Underkategoriene (**figur 7.2**) er oppkalt etter arter som typisk bruker disse svømmebevegelsene: **Anguilliform** er for arter som svømmer som en ål med slangelikende bølger som passerer hele veien fra hodet til halen. **Subcarangiform** svømming finner man i for eksempel laksefisk og torsk og karakteriseres av at mesteparten av fremdriften leveres av den kaudale delen av fisken. Ved **Carangiform** svømming (fisk som for eksempel makrell) er svømmebevegelsene begrenset til bakre del av kroppen og halen. **Thunniform** (f.eks. tunfisk) svømming er der hvor bevegelsen i all hovedsak er begrenset til halen og halefinnen. Amplituden og bølgelengden i svingningene avtar fra anguilliform, til carangiform og til slutt thunniform svømming. Redusert amplitude reduserer også treghetsmotstanden.

Når bølgen beveger seg nedover kroppen til en ål fra hode til hale, skyver den vann bakover idet den beveger fremover (**figur 7.2**). Hos subcarangiforme svømmere, som laks, genereres fremdriften primært fra halen. Her er amplituden til kroppsbølgen mindre enn ålens. Fisk som bruker thunniform modus har en stiv halvmåneformet halefinne som fungerer som flyvinge. Når finnen brukes i en svømmebevegelse, skapes et høyere trykk på baksiden av finnen enn på forsiden. Trykkforskjellen over finnen skaper en fremoverrettet fremdrift. Det lavere trykket på forsiden av halen kalles løft. Dette er tilsvarende løftet som skapes av en flyvinge. Den fleksible halen til laksefisk krummer seg og skaper et tilsvarende løft. Den undulerende (bølgelignede bevegelsen fra halen og fremover) til fisk som svømmer skaper en sideveis bevegelse som stabiliseres av rygg-, bryst- og analfinner. Dette bidrar til å opprettholde svømmeretningen. Vannet som skyves bakover av fisken skaper ett kjølvann. Noe av vannet i kjølvannet beveger seg bakover langs svømmeaksen mens noe lager virvler på begge sidene av fisken (**figur 7.2d**). Stimfisk ser ut til å utnytte de virvlene som lages av fisken som svømmer foran dem slik at de kan redusere sitt energiforbruk.



Figur 7.2. Anguilliform, subcarangiform, carangiform og thunniform svømming. a) sidevisning, b) sett mot ryggviden, c) fremdriftskreftene som genereres av undulasjonene, og d) det etterfølgende kjølvannet produsert av fisken. Andelen av kroppen som aktivt deltar i svømmebevegelsen avtar fra anguilliform til thunniform svømming (a) og (b). Ved anguilliform svømming dannes den undulerende bølgen over det meste av kroppen og sidebevegelsen er forholdsvis stor. Ved thunniform svømming er bevegelsen først og fremst begrenset til halen og haleroten mens hodet har liten eller ingen sidelengs bevegelse. Subcarangiform og carangiform er midt mellom disse. c), den undulerende bølgen skyver vann bakover og til siden, og skaper en lik kraft som skyver fisken fremover og sidelengs. Rygg- og analfinnen har en viktig funksjon for å redusere bevegelsen sideveis til svømmende fisk. Hos en laksefisk skapes mesteparten av kraften av halens bevegelse som skyver vann bakover.

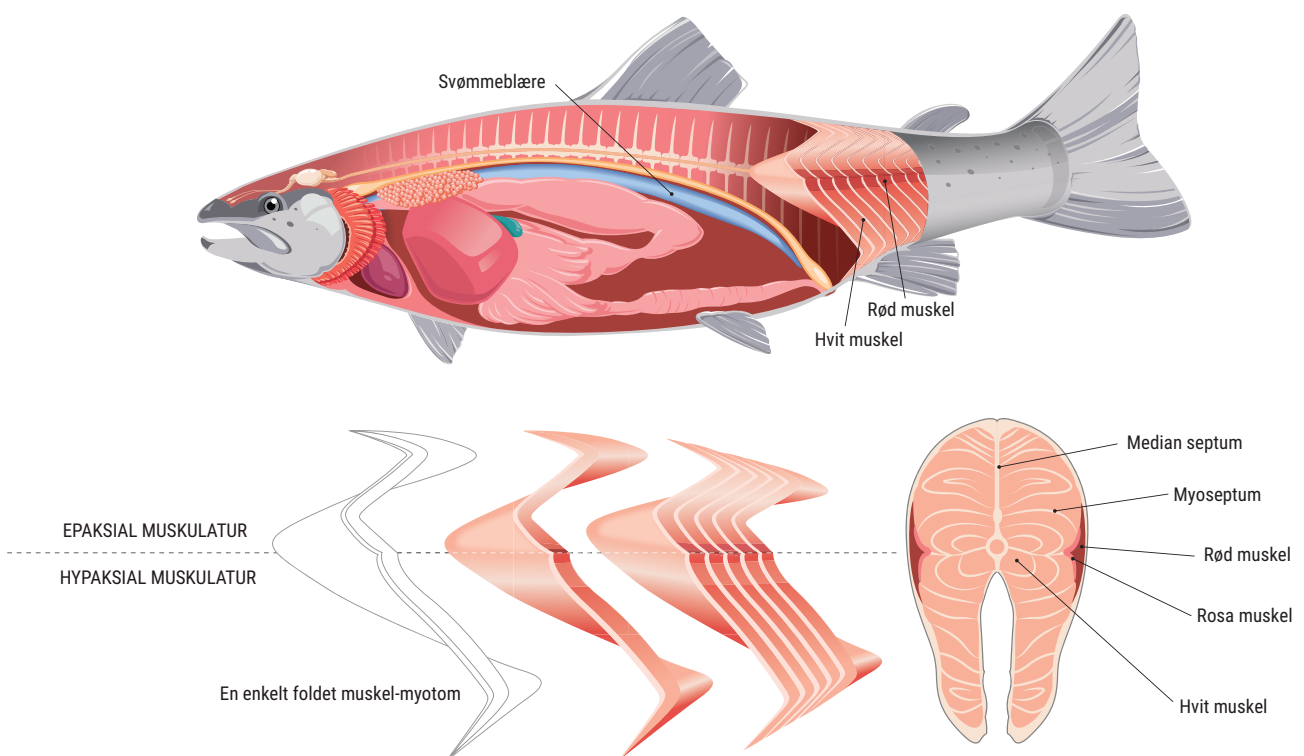
Fisk som svømmer med undulerende bevegelser, justerer svømmehastigheten ved å endre frekvensen på bølgen. Svømmehastigheten øker gradvis med økt frekvens. Imidlertid har amplituden til svingningene en tendens til å være nesten konstant. Økt amplitude av kroppsbølgen kan være lite effektivt siden det øker treghetsmotstanden.

Noen arter bruker undulerende eller oscillerende bevegelser av pærede rygg- og analfinner for svømming. Eksempelvis har metamorfisert flatfisk en ryggfinne, som går fra hodet til halen, og en analfinne som strekker seg fra analåpningen til halen. Hos flatfisk beveger bølgen seg fra finnene og kroppen slik at den beveger seg fremover. Skater og stråler (Rajiform) beveger seg fremover ved hjelp av undulerende bevegelser av forstørrede brystfinner mens andre fisk som leppefisk beveger seg med oscillerende bevegelser av brystfinnene. Hver art kan bruke mer enn én svømmemetode avhengig av situasjon og utviklingsstadium. Hos arter som hovedsakelig er avhengige av muskelkontraksjoner for bevegelse,

kan bryst- og bukfinnene spille en viktig rolle for flere svømmebevegelser. For eksempel, kan finnene hos laksefisk plasseres mot kroppen under aktiv svømming, mens de i stille vann brukes til å holde posisjonen i elver, svinge og bremse opp.

7.3 MUSKLENE

Svømmemusklene til fisk er arrangert på begge sider av ryggvirvlene, og utgjør vanligvis 50-70 % av fiskens totale kroppsmasse. Når en fisk fileteres, fjernes nesten alt av svømmemusklene som er godt synlige. Svømmemusklene danner to distinkte lag som ofte er kalt rød og hvit muskulatur (**figur 7.3**). Denne klare separasjonen mellom røde og hvite muskelgrupper er ikke vanlig hos andre virveldyrgrupper. De røde musklene består av to mørke bånd under sidelinjen. Disse er godt synlige like under huden på begge sider hos de fleste fiskearter. De løper langs hele kroppen fra hodet og inneholder muskelfibre (muskelfibre) som er tettpakket med mitokondrier. Disse er primært avhengige av aerob metabolisme (tilgang på oksygen) for å fungere best mulig. De har et tett nettverk av kapillærer som letter transporten av oksygen fra blod til muskelfibrene, og for hurtig å kunne fjerne avfallsstoffer som karbondioksid (CO_2). Den mørke fargen på de røde musklene kommer først og fremst fra den høye konsentrasjonen av mitokondrier og myoglobin som lagrer oksygen og som letter diffusjonen av oksygen inn i muskelfibrene. Muskelfibrene i rød muskel er først og fremst langsomme fibre som trekker seg sammen saktere enn de raske fibrene som er i de hvite musklene. De er derfor godt egnet og effektive til å produsere kraft for langvarig og vedvarende svømming. Andelen røde og hvite muskler varierer mellom ulike fiskearter. Raske svømmere med høy aerob kapasitet har proporsjonalt mer røde muskler enn sakesvømmende arter. Hos tunfisk kan mer enn 15% av musklens tverrsnitt bestå av rød muskulatur, mens hos laks er tilsvarende andel 1 % og i stingsild er den totalt fraværende.



Figur 7.3. Struktur og arrangement av laksens svømmemuskler, myotomer. Merk den foldede formen på muskelen og ulik mengde av hvit og rød muskel i tverrsnittet. Epaksiale muskler ligger dorsalt til det horisontale septumet av vertebra (midtlinjen og oppover) mens hypaksiale muskler ligger ventralt til septumet og vil også inkludere mellomgulv og magemuskler. Rosa muskulatur er lokalisert mellom rød og hvit muskel, indikert i kotelettsnittet.

De hvite musklene brukes til hurtig respons, som for eksempel når fisk fanger byttedyr eller unnslipper predatorer. For laks som vandrer oppover en elv, er de hvite musklene svært viktige for å passere stryk og fossefall. De hvite musklene har raske muskelfibre som lar dem trekke seg raskt sammen og produsere kraften som kreves under akselrasjonen. De er først og fremst avhengige av energi fra anaerob metabolisme og kan skape stor kraft over korte perioder. De hvite muskelfibrene har færre mitokondrier og færre kapillær-systemer enn de røde musklene. De inneholder også mindre myoglobin og er derfor blekere i fargen. Merk at den oransje fargen på kjøttet til mange laksefisk ikke er relatert til myoglobin-konsentrasjonen. Denne fargen skyldes astaxanthin, et pigment som fisken får gjennom kosten og deponeres i muskelen. Det har ingen effekt på oksygenutvekslingen. Noen fiskearter har såkalte rosa muskelfibre som er mellomstore i størrelse. Disse har en funksjon som ligger mellom de røde og hvite muskelfibrene. Vanligvis er de plassert mellom de røde og hvite muskelgruppene.

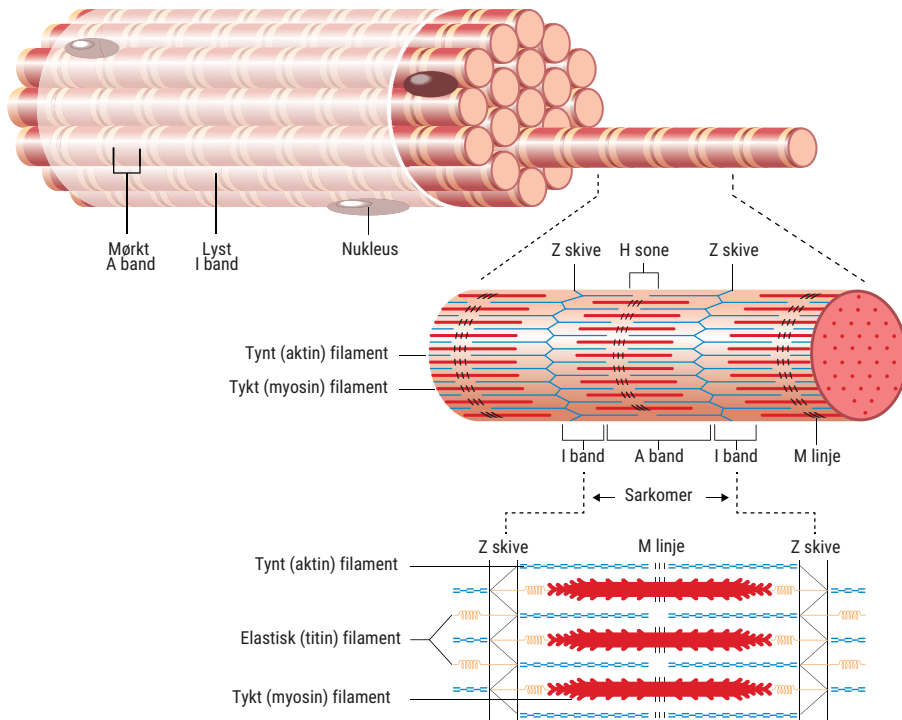
Mange ulike anatomiske strukturer har viktige roller i bevegelsen hos fisk. Medianskillevæggen løper langs fiskens kroppslengde, og deler de to laterale sidene. Det er ryggvirvlene som støtter denne strukturen. Den ene enden av svømmemuskulaturen fester seg til bukhalens skillevegg (median septum) og ryggvirvlene på den ene siden og til huden på den andre siden. Disse hjelper til med kraftoverføringen fra musklene til halen.

De laterale svømmemusklene til fisk er ordnet i segmenter som kalles «myomerer» som er krysset av tynne lag av bindevev kalt «myosepter» (figur 7.3). Myoseptene krysser både de røde og hvite musklene. I den røde muskelen er muskelfibrene anordnet på langs av fiskens lengde. Strukturen og fibrenes orientering til de hvite muskelmyomerene er mye mer kompleks enn i de røde musklene. Myomerene danner i hovedsak en konisk struktur der tuppen av kjeglen er vendt fremad mot ryggvirvlene og med en medianskillevegg hvor de kobles sammen. Basen av kjeglen forbinder med bakre myosepta. Muskelfibrene danner en spiralformet struktur som strekker seg over flere myomerer.

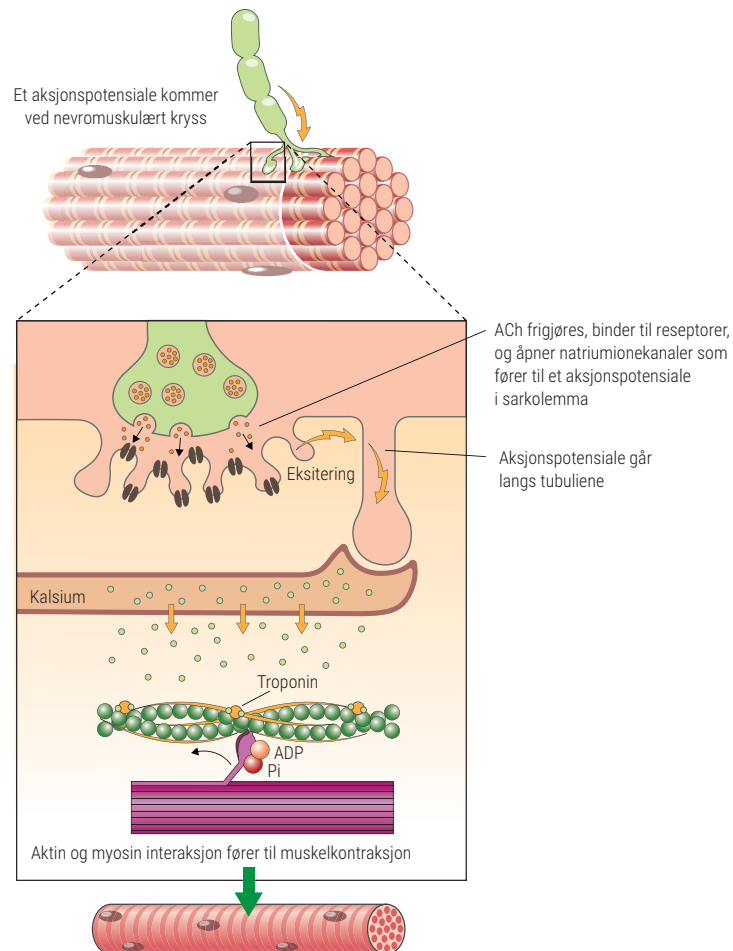
Muskelfibrene i tverrstripet muskulatur hos fisk ligner på det en finner hos andre virveldyrarter. Leseren henvises til fysiologiske lærebøker for en mer utdypende beskrivelse av muskelstruktur og funksjon. Muskelfibrene er flerkjernede, dvs. de inneholder mer enn én kerne og er omgitt av en membran, «sarkolemma» (figur 7.4). Bølgene av muskelkontraksjon som går langs kroppen av fisken dannes når signaler fra spinale nevroner sendes til myomet som trekker seg sammen vekselvis langs lengden av fisken fra hodet til halen.

Figur 7.4. Tverrstripet muskulatur. a) Strukturen til de flerkjernede muskelfibrene (muskelcellene). Hver muskelfiber er tettpakket med myofibriller som inneholder de kontraktile proteinene aktin og myosin. b) Nevralt signal og sammentrekning av muskelen. Muskelfibrene innerveres med spinalnerv og hver nerve kan innervere mer enn en muskelfiber. Sammentrekningene av muskelfibrene initieres av et nevralt signal som frigjør acetylkolin til det nevro-muskulære krysset. Det frigjorte acetylkolinet fester seg til reseptorer på muskeloverflaten som igjen depolariserer sarkolemmaet. En bølge av depolarisering overføres langs T-tubiliene gjennom det sarkoplasmatiske retikulum som fører til at Ca^{2+} frigjøres til cytosol. Ca^{2+} binder seg til et protein kalt troponin C som deretter eksponerer bindingsstedet mellom aktin og myosin, slik at de to proteinene kan danne en kryssbinding (bro) og gli forbi hverandre når myosinhodet beveger seg på grunn av konformasjonsendringer. ADP frigjøres deretter fra myosinhodet. Når en ny ATP fester seg til myosinhodet, frigjøres den fra aktin. ATP hydrolyseres til ADP og gir energien som trengs for å få myosinhodet til å svinge som forberedelse til neste kontraksjonssyklus. Sammentrekningene vil fortsette mens cytosoliske konsentrasjoner av Ca^{2+} forblir høye og ATP er til stede. Muskelen slapper av når konsentrasjonen av Ca^{2+} reduseres ved at det pumpes tilbake til det sarkoplasmatiske retikulum. ATP bidrar med energi både til å skyve aktin og myosin forbi hverandre når muskelen kontraherer, og å pumpe energien som kreves for å skyve aktinet og myosinet forbi hverandre når muskelen trekker seg sammen og for å pumpe Ca^{2+} inn i sarkolemmaet når muskelen slapper av.

a)

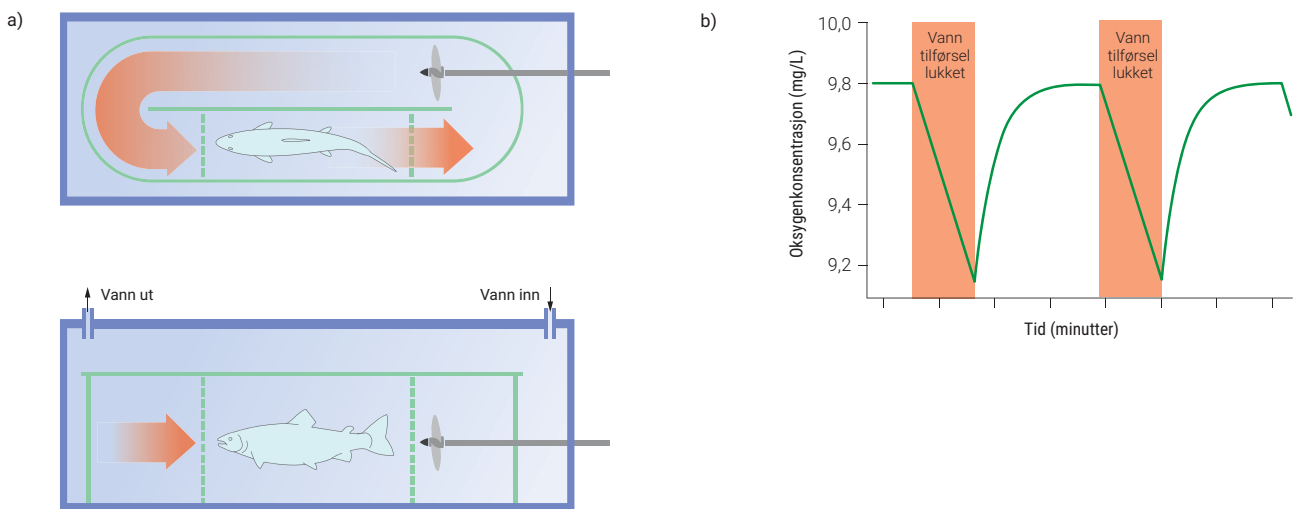


b)



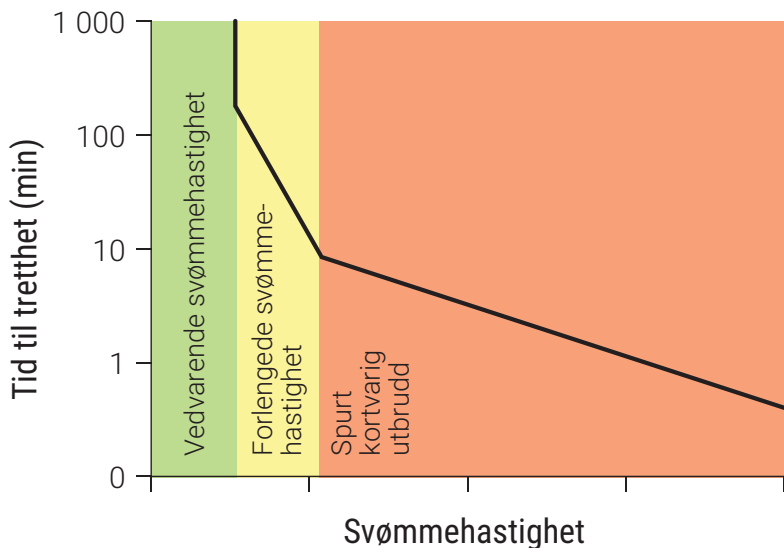
7.4 SVØMMEPRESTASJON OG UTHOLDENHET

Svømmeytelsen til fisk måles ofte i svømmetunneler (**figur 7.5**), hvor hastigheten på vannstrømmen kan justeres. Laksefisk og mange andre arter vil instinktivt svømme mot strømmen, og det gir dermed mulighet til å måle maksimal svømmeytelse under forskjellige forhold. Den maksimale svømmehastigheten, og utholdenheten til fisk, er nært knyttet til hverandre. De høyeste svømmehastighetene kan bare opprettholdes i korte perioder, mens fisk kan være i stand til å holde lavere hastigheter på ubestemt tid. Dette kan man se i migrerende atlantisk laks, og laks i sirkulære landbaserte kar.



Figur 7.5. En svømmetunnel som brukes til å måle svømmeytelsen til fisk. a) En pumpe eller en propell brukes til å sirkulere vannet i tunnelen. Vannhastigheten reguleres ved å variere hastigheten på propellen. Fisken plasseres i en spesiell del av svømmetunnelen, og etter en restitusjonsperiode måles svømmeytelsen med protokoller hvor strømmen øker trinnvis til fisken blir utmattet og slutter å svømme. Hvert trinn opprettholdes i en fast tidsperiode (vanligvis 10-60 minutter) eller til fisken blir utmattet. Oksygennivåene og andre vannkvalitetsparametere i svømmetunnelen opprettholdes med tilstrekkelig vannutveksling i tunnelen. b) Oksygenforbruket til fisken kan også estimeres i svømmetunnelen. Da vil vanninntaket skrues av slik at en kan følge oksygenforbruket over en gitt periode. Ved en terskelverdi vil friskt vann slippes inn og prosessen kan gjentas flere ganger. Det er viktig at oksygenmetningen i vannet ikke blir så lav at den påvirker målingene.

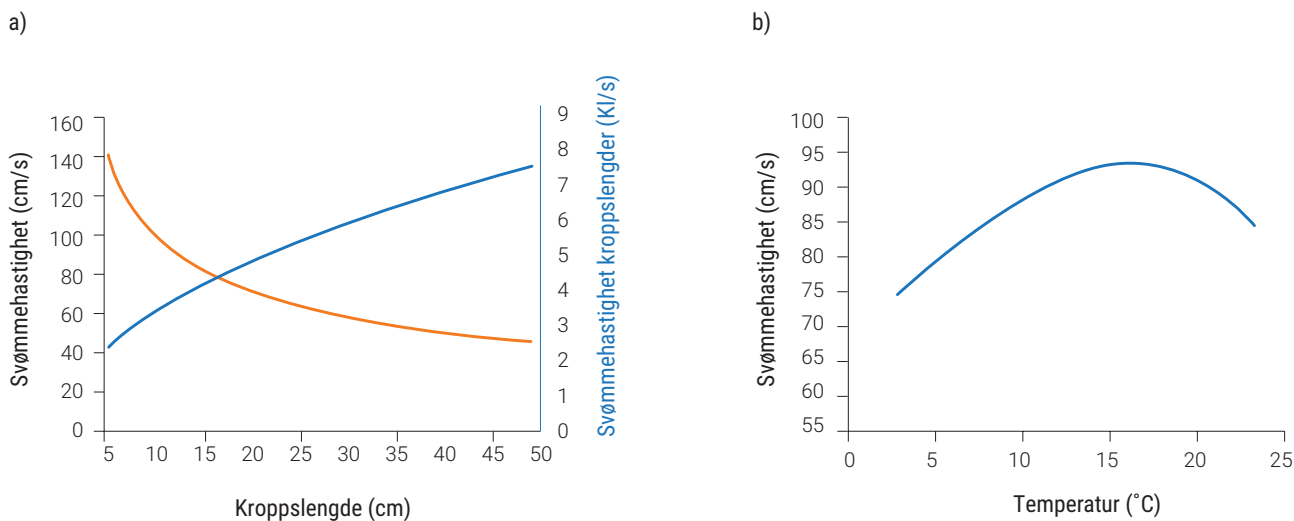
Den maksimale svømmehastigheten som fisken kan opprettholde i lengre perioder (>200 minutter), uten å bli sliten, kalles vedvarende svømmehastighet (**figur 7.6**). Ved vedvarende svømmehastighet er fisken helt avhengig av aerob metabolisme for energi. Da brukes de røde musklene. Den «maksimale» forlengede svømmehastigheten er raskere enn den «vedvarende» svømmehastigheten, men dette kan ikke opprettholdes på ubestemt tid (<200 minutter). Når fisken når den høyeste hastigheten med vedvarende svømming, bruker den både røde og hvite muskelfibre og er dermed avhengig av både aerob og anaerob metabolisme. Som ett resultat vil fisken til slutt bli utmattet ettersom energireservene tømmes og muskel-pH reduseres. En spesiell kategori av langvarig svømming er kritisk svømmehastighet (U_{crit}). Dette er den maksimale svømmehastigheten som fisken kan holde i perioder på mellom 10 og 60 minutter. Når laksefisk svømmer i nærheten av U_{crit} bruker de både røde og hvite muskelgrupper og kan være avhengig av korte perioder med spurt for å holde farten oppe. Spurt er den høyeste hastigheten hvor fisken er helt avhengig av anaerob metabolisme for energi, og genereres i hovedsak ved bruk av den hvite muskelmassen. Spurtsvømming kan bare opprettholdes i korte perioder, sekunder eller minutter, og vil ende med utmattelse. Fisk bruker spurtsvømming når de fanger byttedyr eller rømmer fra rovdyr.



Figur 7.6. Effekt av svømmehastighet på utholdenhet til en stillehavslaks, sockeye laks (*Oncorhynchus nerka*). Ved den høyeste svømmehastigheten vil fisken bli utslitt i løpet av sekunder. Den vedvarende svømmehastigheten er hastigheten som fisken kan opprettholde i det uendelige uten tretthet. Den forlengede svømmehastigheten er en hastighet som kan opprettholdes i <200 minutter, men lenger enn 10 minutter. Spurt (burst) svømmehastighet kan bare opprettholdes i mindre enn 10 minutter. Omtegnet fra Brett 1964.

Svømmeevnen til fisk varierer mellom ulike arter og innenfor en art ved ulike utviklingsstadier. Flere faktorer bidrar til disse forskjellene. Den viktigste faktoren for maksimalhastighet er størrelsen eller rettere sagt lengden på fisken (**figur 7.7a**). Større fisk svømmer raskere enn mindre (kortere) fisk målt i meter per sekund (m/s). Dette lager utfordringer i forsøk hvor man ofte benytter fisk av ulike størrelser. Derfor benytter man i dag hovedsakelig svømmehastighet i kroppslengder per sekund som generelle mål på svømmeevne. Maksimal svømmehastighet for små fisk, målt i kroppslengder per sekund, er høyere enn for større fisk.

Omgivelsestemperaturen er også en viktig faktor som påvirker svømmevnen (**figur 7b**). Kroppstemperaturen til de fleste fiskearter er den samme som omgivelsestemperaturen. Kjemiske reaksjonshastigheter er avhengige av temperatur. Derfor påvirkes sammen trekningen av muskelproteiner og energiproduksjonen i mitokondrier av temperaturen. Ytelsen til disse kontraktile proteinene og energiproduksjonen til mitokondrier er på topp ved den optimale temperaturen til arten og avtar når temperaturen faller over eller under dette optimumet. Kontraksjonshastigheten til muskelproteiner er en viktig faktor for haleslagsfrekvensen og maksimal svømmevne. Ikke overraskende har atlantisk laks sin maksimale U_{crit} nær sin optimale temperatur i området mellom 12 og 18 °C.

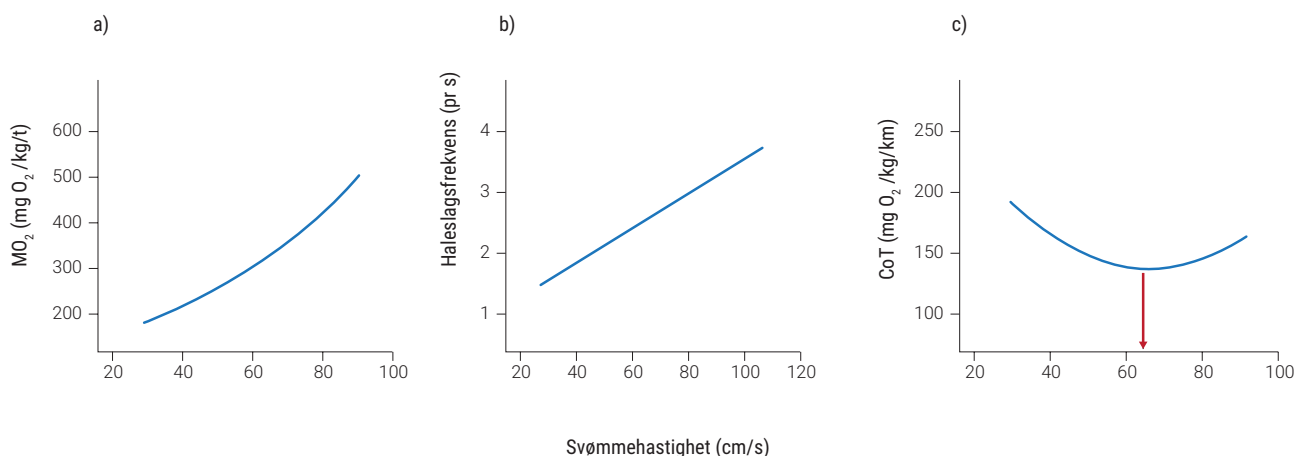


Figur 4.7. a) Den kritiske svømmehastigheten (U_{crit}) for sockeye laks målt enten som cm/s (blå linje eller kroppslengder/s (brun linje). Større fisk når høyere maksimal svømmehastighet målt i cm/s (blå linje) mens den kritiske svømmehastigheten målt i kroppslengder/s reduseres med økt størrelse (brun linje) b) U_{crit} av atlantisk laks ved forskjellige temperaturer. Figur 4.7a er tilpasset fra Brett, 1964 og figur 6b fra Hvas et al. 2017.

4.5 METABOLISKE KOSTNADER VED SVØMMING

Som beskrevet ovenfor kommer energien som kreves for å trekke sammen og slappe av svømmemusklene primært fra ATP. ATP produseres i mitokondriene og må produseres enten gjennom aerobe eller anaerobe prosesser. Det er ikke mulig å måle produksjonen av ATP direkte hos levende dyr. Imidlertid fungerer oksygen som en elektronakseptor under oksidativ fosforylering når ATP produseres, og derfor vil oksygenforbruket alltid være proporsjonalt med ATP-produksjonen så lenge metabolismen er aerob. Under slike forhold kan oksygenforbruk benyttes til å estimere metabolisme og ATP produksjon.

De metabolske kostnadene ved svømming øker eksponentielt med økt svømmehastighet (**figur 7.8**) og oksygenforbruket øker derfor også proporsjonalt. Endringene i oksygenforbruket ved økt svømmehastigheten skyldes imidlertid ikke bare økt energibehov til musklene. Når oksygenforbruket øker, må fisk også øke ventilasjonshastigheten og pumpe mer vann over gjellene. Når laksefisk øker svømmehastigheten, skifter de fra pumping av vann over gjellene til ram ventilering (svømmer med åpen munn), hvor vannutvekslingen over gjellene reguleres av munnåpningen. Sistnevnte form for ventilasjon er mer energieffektiv, men krever at fisken svømmer for at vannet skal transporteres over gjellene. Svømming ved høye hastigheter øker også kostnaden til osmoregulering. Når oksygenforbruket øker, vil det effektive overflatearealet til gjellene øke på grunn av økt perfusjon med blod. Dette vil igjen øke diffusjonen av gasser over gjellene inklusive ioner og vann. Fisk må dermed bruke mer energi på å opprettholde en osmotisk balanse. Dette kalles for det osmotiske kompromiss (osmotic compromise).

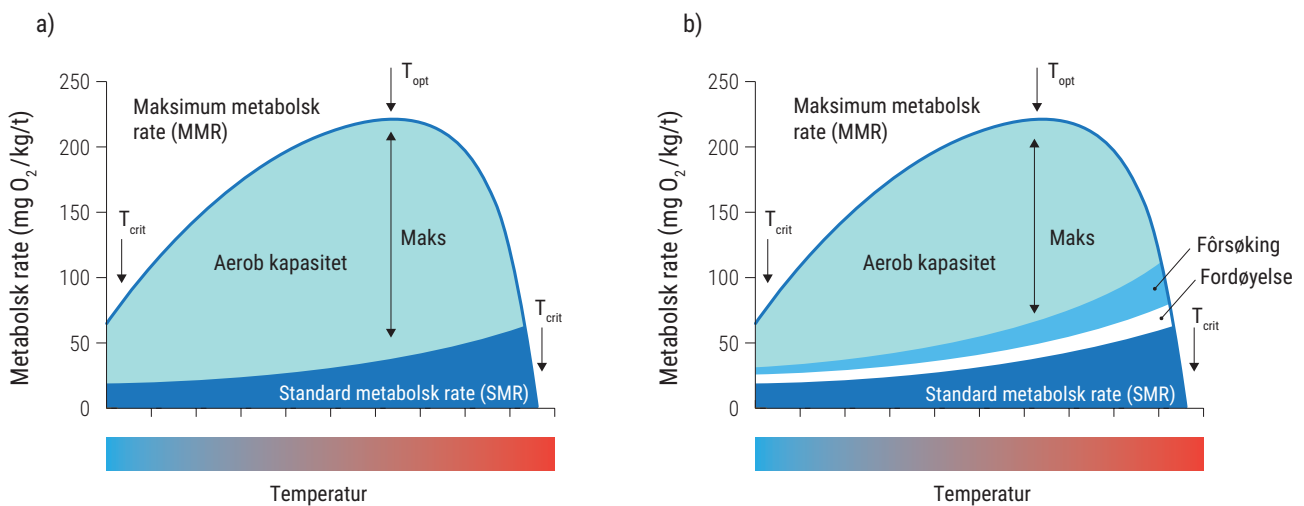


Figur 7.8. a) oksygenforbruk, b) haleslagsfrekvens c) og transportkostnader målt i mg oksygen forbrukt pr kg/km (CoT) av atlantisk laks som svømmer i forskjellige hastigheter. Den optimale svømmehastigheten til laksen er indikert med den røde pilen. Tilpasset fra Hvas et al. (2021)

For migrerende fisk er de metabolske kostnadene ved vandring (drivstoffeffektivitet) svært viktig. Mengden med bytte som spises er ofte proporsjonal med området som dekkes under jakt på mat, og derfor vil energiinntaket være avhengig av svømmehastighet. Imidlertid øker de metabolske kostnadene ved svømming eksponentielt med svømmehastigheten og dette vil redusere utbyttet fra å dekke større områder. De metabolske «transportkostnadene» for laksefisk (som joule/km) varierer med svømmehastigheten (**figur 7.8c**). Den mest kostnadseffektive svømmehastigheten ligger mellom 0,5 og 1,5 kroppslengder/s avhengig av fiskens størrelse. Dette kalles den optimale svømmehastigheten. Ikke overraskende er svømmehastigheten til migrerende laksefisk ofte nær den optimale svømmehastigheten. Selv om optimum svømmehastighet er viktig for villfisk under vandring eller spising, så er den lite viktig i akvakultur hvor tilgangen til mat er ubegrenset og uavhengig av svømmehastighet.

Under vedvarende svømming må fisken kunne opprettholde alle nødvendige fysiologiske funksjoner som respirasjon, blodsirkulasjon, osmoregulering, nervøs-, muskel- og vedlikeholdregulering, samtidig produsere tilstrekkelig med energi til svømming. De metabolske kostnadene for disse grunnleggende funksjonene kalles standard metabolsk rate (SMR). SMR er analog med den basale metabolske hastigheten til mennesker og andre endoterme

dyr, og representerer minimumsenergien som kreves for å holde fisken i live. SMR måles enten som det laveste oksygenforbruket til fisk målt i respirometre eller som det antatte oksygenforbruket til ikke-svømmende fisk. Den maksimale aerobe metabolske raten (MMR) for fisk måles enten i svømmetunneler når fisken svømmer i nærheten av U_{crit} eller umiddelbart etter at fisken har blitt kjørt til utmattelse (figur 7.9a). Ved lave temperaturer blir metabolismen så liten at MMR nærmer seg SMR med liten aerobisk kapasitet. Forskjellen mellom SMR og MMR kalles aerob kapasitet og viser stoffskiftet som er tilgjengelig for funksjoner som svømming, fôring, kjønnsmodning og andre ikke livsviktige funksjoner (figur 7.9). Etter at fisken har spist et måltid, øker stoffskiftet. Dette kalles den spesifikke dynamiske virkningen eller specific dynamic action (SDA) og skyldes de metabolske kostnadene ved inntak, fordøyelse og absorpsjon av maten. Etter et måltid kan oksygenforbruket til fisk øke med 50-100 % på grunn av SDA og som resultat vil potensialet til fri energi reduseres (reduced scope of activity). Dette fører til at U_{crit} i fôret fisk reduseres i forhold til fisk som ikke har spist. Det er imidlertid viktig å huske på at svømmehastigheten til villfisk som jakter på mat (foraging) er mye lavere enn U_{crit} slik at fisk kan svømme og kontrollere SDA samtidig.



Figur 7.9. Forholdet mellom standard metabolsk rate (SMR) og maksimum metabolsk rate (MMR). X-aksen viser endringer ved økende temperatur, Y-aksen viser eksemplere på metabolsk rate uttrykt som variasjoner i oksygenforbruk uttrykt som mg oksygen forbrukt pr kg fisk pr time. Verdiene vil variere mellom arter og størrelse på fisken. Forskjellen mellom MMR og SMR er aerob kapasitet (aerobic scope), den energi som fisken kan bruke til svømming, kjønnsmodning, spising, bekjempelse av sykdom eller andre aktiviteter. a) Aerob kapasitet er på sitt optimale i de midlere temperaturområdene for fisken (T_{opt}). Dette gir størst forskjell mellom SMR og MMR. Ved lave temperaturer vil MMR synke til den nærmer seg SMR med lite handlingsrom for økt energibruk og fisken vil nærme seg kritisk temperatur (T_{crit}). Ved høye temperaturer vil SMR øke betydelig samtidig som den aerobe kapasiteten ikke øker tilsvarende. Dette reduserer betydelig den aerobe kapasiteten. b) Aerob kapasitet synker når fisken har spist siden den må bruke energi til fôring, fordøyelse og fôropptak. Dette tapet av tilgjengelig energi kalles den spesifikke dynamiske virkningen (SDA). Ved svært høye temperaturer vil kostnadene til fordøyelse og fôrinntak være såpass høyt at det opptar en stor del av den frie energien og fisken vil ikke vokse lenger.

7.6. SVØMMEADFERD I AKVAKULTUR

Noen arter av oppdrettsfisk, som laksefisk, svømmer kontinuerlig, mens andre kan velge å holde seg på bunnen (flyndrefisk) eller feste seg til vegger (rognkjeks). I sirkulære tanker har man ofte en konstant vannstrøm for å sikre god rengjøring av tankene, og laksefisk vil instinktivt svømme mot strømmen. Dette fører også til mindre aggresjon mellom fiskene. Videre kan laksefisk i åpne merder vise lignende svømmeatferd og de opplever ofte store svingninger i ulike strømtyper som tidevannsstrømmer. Det er åpenbart en grense for hvor fort oppdrettsfisk kan svømme. Strømmene i kar og merder bør ikke overskride svømmekapasiteten til fisken. Dette er en bekymring i åpne merder i utsatte havområder hvor nettopp dette kan skje. Videre krever høy svømmehastighet betydelige mengder energi, som ellers kunne ha blitt brukt til vekst. Dette reduserer føreffektiviteten hvor mindre av maten kan brukes til vekst. På den andre siden kan moderat svømmetrening for fisk være gunstig. Å utsette fisk for strøm reduserer stress og aggressive interaksjoner. Faktisk viser laksefisk som ikke er utsatt for strøm, redusert vekst og dårligere fôromsetning. Tilsvarende har studier vist gunstige effekter av svømming, som eksempelvis forbedret sykdomsmotstand og redusert kjønnsmodning.

7.7. LIKEVEKT

Oppdrift er et mål på kroppens evne til å flyte eller stige til overflaten på grunn av en oppadrettet kraft som utøves av væsken og motvirker tyngdekraften. Oppdriften avhenger av tettheten (g/cm^3) til kroppen i forhold til væskens tetthet. Et legeme med lavere tetthet enn væsken vil flyte, mens et legeme med høyere tetthet vil synke. Et legeme med samme tetthet som væsken er nøytralt flytende, og verken synker eller flyter. Tettheten av ferskvann er høyest ved 4 °C, ca. 1 g/cm^3 , og lavere ved andre temperaturer, mens tettheten til sjøvann er 1,02-1,03 g/cm^3 , avhengig av saltholdighet og temperatur. Tettheten til de fleste vev i fisk er høyere enn for vann. For eksempel har bløtvev (som muskler) hos laksefisk en tetthet på 1,04 g/cm^3 og skjelettet 1,9 g/cm^3 . Imidlertid har fisk ulike tilpasninger. For eksempel bruker de svømmeblæren for å motvirke tendensen til å synke. Å være tilnærmet nøytralt flytende gir en betydelig fordel for fisk som ellers må bruke energi på å opprettholde dybden i vannet.

Mange benfiskarter har en gassfylt svømmeblære som reduserer den totale tettheten slik at de kan holde posisjonen i vannet. Noen arter som bunnfisk mangler imidlertid svømmeblære. Noen hurtigsvømmende pelagiske arter som tunfisk og makrell har heller ikke svømmeblære. For å motvirke tyngdekraften må disse fiskene svømme for å skape et løft med de pærede finnene og sammen med kroppens form bidrar dette til løft. Bruskfisk har heller ikke svømmeblære, men deres bruskskjelett har lavere tetthet enn et benskjelett. Både ben- og bruskfisk har skjeletter med lavere tetthet enn landdyr. Stor og fet lever hos mange bruskfisk reduserer også den totale tettheten. I noen benfisk, som sild og makrell, kan høyt lipidinnhold bidra til redusert tettheten. Generelt er bruskfisk tettere enn vann og må svømme for å unngå å synke.

Svømmeblæren er et spesialisert gassfylt organ som regulerer oppdriften til fisk (**figur 7.10**). Den ligger i øvre del av buken, over tyngdepunktet til fisken, og hjelper dermed på balansen og stabiliteten. Formen på svømmeblæren varierer mye mellom forskjellige arter. Overflaten på svømmeblæren er laget av bindevev med guaninkrystaller som gjør den nesten er lufttett. Selv om svømmeblærens primære funksjon er å regulere oppdriften, kan den også ha andre roller. Hos noen arter, som sild, har den en rolle i oppfatningen av lydølger og kobles til det indre øret. Svømmeblæren kan hjelpe til med produksjon av lyd hos noen arter. Svømmeblæren er homolog med lungene hos andre virveldyr, og hos noen arter som lungefisk, har den en rolle som åndedretsorgan.

Svømmeblæren har utviklet seg som en utvekst fra spiserøret. Hos mer primitive arter, og noen benfisk som laksefisk, er svømmeblæren forbundet med spiserøret gjennom en kanal (ductus pneumaticus). Disse kalles fysostome fisker. Hos andre arter degenereres denne kanalen under utviklingen slik at koblingen mellom svømmeblæren og spiserøret forsvinner helt. Fisk uten kontakt mellom svømmeblære og spiserør kalles fysokliste fisk. Noen arter har kanaler mellom svømmeblæren og andre deler av fordøyelseskanalen. For eksempel har sild en kanal mellom svømmeblæren og anus, som raskt kan slippe ut luft om nødvendig. Benfisk som ikke har noen svømmeblære, for eksempel flatfisk, kan ha den i tidlige utviklingsstadier.

Fiskens tetthet er proporsjonal med volumet til svømmeblæren, og vanligvis opptar svømmeblæren til en nøytralt flytende fisk omtrent 5-10% av kroppsvolumet. Dette tallet er høyere i ferskvann, da ferskvann har lavere tetthet enn sjøvann. Siden svømmeblæren er gassfylt, komprimeres den og reduseres i volum ettersom det ytre trykket på fisken øker. Dette skjer når fisken dykker, og tilsvarende øker volumet når fisken stiger opp mot overflaten. Disse endringene i svømmeblærens volum påvirker oppdriften til fisken, og de vil ha negativ oppdrift (synke) når de dykker og ha en tendens til å flyte opp når de stiger hvis ikke gasstrykket i blæren justeres. En fisk som stiger opp fra dypere vann må derfor redusere gasstrykket i svømmeblæren for å holde seg nøytralt flytende. Dette er lett for fysostome fisk som kan rape ut luft når de stiger opp. Imidlertid er hastigheten som fysokliste fisk kan justere trykket i svømmeblæren på relativt langsomt. Fisk som hos torsk og uer kan da få barotraume (skader på grunn av trykkendringer) og dersom oppstigningen skjer for raskt kan svømmeblæren sprenges eller ødelegges.

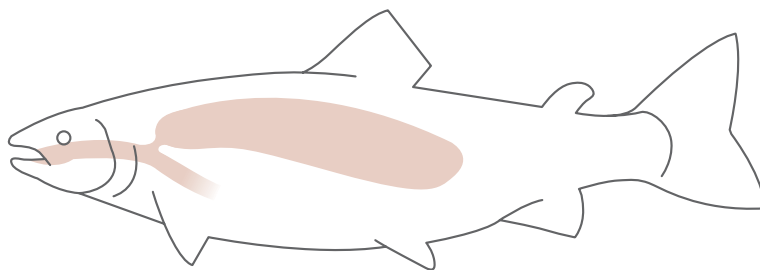
Fysostom fisk, som atlantisk laks, suger luft i overflaten eller raper ut luft for å justere oppdriften (**figur 10a**). Svømmeblæren til laksefisk tømmes over tid. Derfor må de opp til over-

flaten med jevne mellomrom for å ta opp luft for å justere volumet til blæren. Dette er en utfordring til enkelte oppdrettsformer som nedsenkbare merder hvor de ikke har tilgang til luft. Dette problemet kan forebygges ved å gi fisken tilgang til luftflommer, domer under vannet hvor laksen får fylt svømmeblæren.

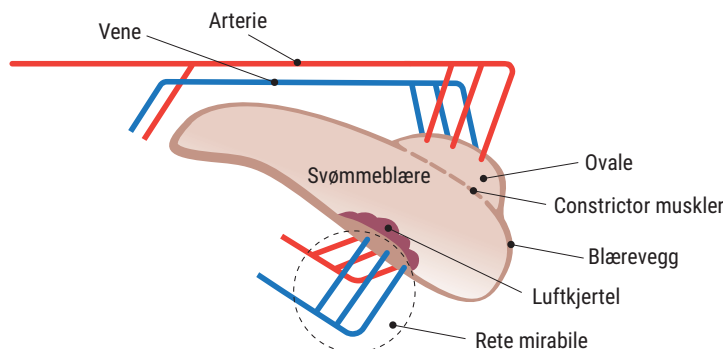
Hos fysokliste fisk overføres gasser til og fra svømmeblæren med blodet (**figur 10b**). To organer på overflaten av svømmeblæren leverer (gasskjertelen) eller fjerner (ovalen) gassene. Ovalen er svært rik på blodårer (vaskularisert) og når den eksponeres reabsorberer den gasser fra svømmeblæren. Fjerning av gasser gjennom ovalen reguleres av sirkulære muskler som kontraherer eller slapper av og eksponerer området i ovalen. Imidlertid har ikke alle arter en oval. I mange fisk reguleres diffusjonen av gasser fra svømmeblæren ved at blodstrømmen til de absorberende områdene styres. Redusert blodtilførsel til disse områdene vil redusere eller stoppe frigjøringen av gasser fra svømmeblæren.

Gasskjertelen leverer gasser fra blodet inn i svømmeblæren hos fisk med lukket svømmeblære (**figur 10b**). Diffusjonen av gasser inn eller ut av svømmeblæren drives av partialtrykkgradientene, primært av oksygen, mellom blod og lumen i svømmeblæren. Når fisken dykker ned, presses svømmeblæren sammen og fisken taper likevekt på grunn av høyere tetthet. Derfor er det nødvendig å justere flyteevnen med å fylle opp svømmeblæren med gasser og det krever høyt gasstrykk. Hydrostatisk trykk økes om omtrent én atmosfære (atm) per 10 meter og presser forholdsvis mer på svømmeblæren. Fisk som og dykker ned til 10 meter opplever to ganger så høyt hydrostatisk trykk som ved overflaten og på 1000 m dyp er trykket 100 ganger høyere. Derfor må det genereres ett svært høyt partialtrykk til å drive gasser inn i svømmeblæren. Det er stort sett to mekanismer fiskene benytter for dette: Anaerob metabolisme i gasskjertelen som hovedsakelig reduserer affiniteten av hemoglobin for oksygen (**figur 11**) og et motstrømssystem for blodstrøm, *rete mirabile* (**figur 10b**), som øker deltrykket av gasser i blodet i gasskjertelen. Begge funksjoner er beskrevet i mer detalj herunder.

a)



b)



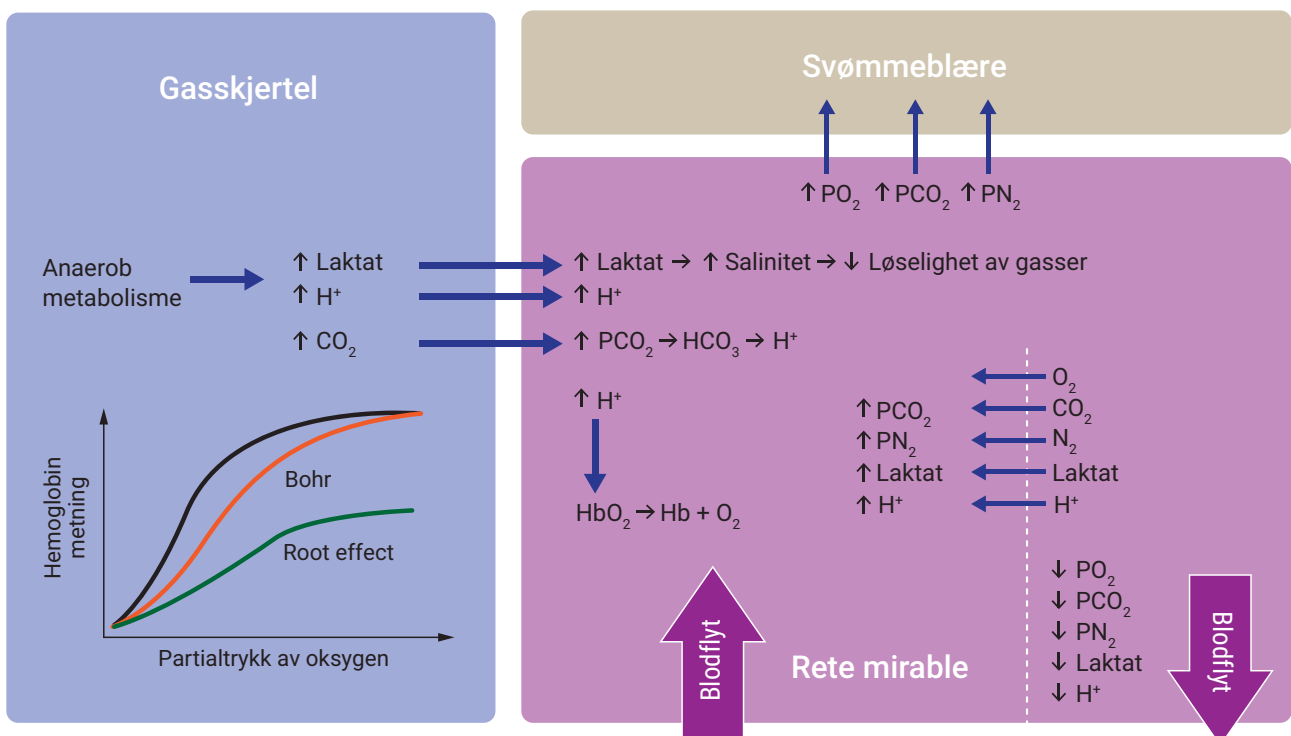
Figur 7.10. Svømmeblærer hos fysostom (a) og fysoklist fisk (b). Hos fysostom fisk er svømmeblæren koblet til spiserøret gjennom en kanal, ductus pneumaticus. Fysoklist fisk har ingen forbindelse mellom svømmeblæren og spiserøret, i hvert fall ikke i voksne stadier.

Mestparten av oksygenet i blodet er bundet til hemoglobin i blodlegemene. Bæreevnen av hemoglobin for oksygen er avhengig av pH og går ned når pH reduseres (Root effekten) (**figur 7.11**; se også kapittel 8 Sirkulasjonssystemet i fisk). Det er ikke alle arter av fisk som har en Root effekt, men den er nødvendig for funksjonen av svømmeblæren i fysoklister.

I gasskjertelen produseres melkesyre (laktat) og H^+ gjennom anaerob metabolisme (glykolyse). Dette reduserer blodets pH lokalt og frigjør oksygen fra hemoglobin gjennom Root effekten. Partialtrykket av oksygen i blodet økes når det løses fra hemoglobin. Det kan sammenlignes med en gassfylt ballong med fast mengde luft som presses sammen til mindre volum (reduert bæreevne/løselighet) så trykket i ballongen økes. Gassene som fyller svømmeblæren vi i stor grad være oksygen, og i mindre grad andre gasser som nitrogen og CO_2 , se under.

Drivstoffet til den anaerobe metabolismen, glykolsen, er glukose som transporteres til gasskjertelen med blodet. Glukosen blir delvis brukt til å produsere melkesyre som beskrevet ovenfor, men en del kanaliseres også gjennom pentose fosfatveien (parallell prosess til glykolyse men med andre produkter) som produserer både H^+ og CO_2 som diffunderer inn i svømmeblæren. CO_2 diffunderer også fra gasskjertelen og inn i blodet hvor det hydreres med vann for å produsere HCO_3^- og H^+ . Reaksjonen katalyseres av enzym som kalles karbonsyre anhydrase og finnes i blodkarene i gasskjertelen og i de røde blodlegemene. Derfor er det to prosesser som bidrar til redusert pH og økt Root effekt: Den anaerobe metabolisme og produksjon av CO_2 .

Melkesyren som blir produsert i gasskjertelen bidrar også indirekte til å øke partialtrykket av gasser og fylle opp svømmeblæren. Økt mengde melkesyre (ioner) vil også øke saltinnholdet lokalt i rete mirabile. Dette kalles utsalting, og fører til redusert løselighet og økt deltrykk av gasser som O_2 , CO_2 og ikke minst N_2 som vil diffundere inn i svømmeblæren. På grunt vann bidrar N_2 mye til å fylle svømmeblæren, men med økt dyp så fylles svømmeblæren hovedsakelig av O_2 .



Figur 11. Funksjonen til gasskjertelen i svømmeblæren. Det er høyt deltrykk av gasser i blodet i gasskjertelen som driver diffusjonen av gasser inn i svømmeblæren. Hovedsakelig er det oksygen som fyller svømmeblæren, men andre gasser oppløst i blodet kan også bidra. Anaerob metabolisme i gasskjertelen produserer H^+ som reduserer pH og det påvirker hemoglobins bæreevne for oksygen (Root effekt). Den reduserte pH fører til at hemoglobin slipper oksygen som diffunderer ut av blodlegemene og driver opp deltrykk av oksygen i plasma. Produksjon av CO_2 gjennom pentosefosfatveien øker deltrykk av CO_2 som kan diffundere direkte fra gasskjertelen inn i svømmeblæren. CO_2 kan også diffundere i blodet hvor den hydreres med vann og produserer bikarbonat (HCO_3^-) og H^+ . Melkesyren (laktat) som produseres i gasskjertelen øker salinitet i plasma som videre reduserer løselighet av alle gasser i blodet og bidrar dermed til å nitrogen kan diffundere inn i svømmeblæren. I rete mirabile ligger arterier og vener svært tett sammen som gjør at gasser diffunderer lett mellom afferente og efferente blodkar og multipliserer deltrykk av gasser i motstrømssystem og fanger gasser i svømmeblæren.

Det økte partialtrykket av gasser i blodet i svømmeblæren multipliseres i *rete mirabile* (figur 10b og 11). Der er det et motstrømssystem hvor de efferente og afferente kapillærer, til og fra gasskjertelen, ligger side ved side og tillater diffusjon av gasser mellom de to (figur 11). Blodet som forlater gasskjertelen har gasser med høyere partialtrykk enn blodet som kommer inn. Det betyr at oksygen, nitrogen og CO₂ diffunderer fra vener til arterier og driver opp partialtrykket av disse gassene i blodet som strømmer til gasskjertelen. Trolig kan melkesyre også diffundere fra vener til arterier og forsterke utsaltningseffekten. Egentlig er *rete mirabile* en slags felle som fanger gasser, protoner og salter i gasskjertelen og det er en forutsetning for å bygge opp partialtrykket som kreves for å fylle svømmeblæren, særlig på dypt vann.

7.8 LITTERATUR

7.8.1. Anbefalt litteratur

Videler JJ. 1993. Fish Swimming. Chapman & Hall, London doi.org/10.1007/978-94-011-1580-3

Fish Physiology, Volume 7 - Locomotion. 1978. Hoar WS, Randall DJ (Eds.). Academic Press, London. ISBN 0-12-350407-4

Fish Locomotion - An Eco-ethological Perspective. 2010. Domenci P, Kapoor BG (Eds.). CRC Press, Boca Raton. doi.org/10.1201/b10190.

Fish Physiology. Volume 23 - Fish Biomechanics. 2006. Shadwick RE, Lauder GV (Eds.) Elsevier Inc. [Doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23011-X](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23011-X)

Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment. 2011. Farrell AP (Ed.) Elsevier Science & Technology. doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.03063-6

7.8.2. Referanser til figurer og tabeller

Brett JR. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J Fish Res Brd Canada 21, 1183. doi.org/10.1139/f64-103

Hvas M, Folkedal O, Imsland A and Oppedal F. 2017. The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon, *Salmo salar*. J Exp Biol 220, 2757. doi.org/10.1242/jeb.154021.

Hvas M, Folkedal O and Oppedal F. 2021. Aquacult Environ Interact 13, 189. doi.org/10.3354/AEI00401

ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Samtlige illustrasjoner er laget av Knut Gangåssæter, Doghouse. Eventuelle copyrightrettigheter beholdes uten avkortning.