

EL MECANISME DE DEGLUCIÓ DE L'ALIMENT
A *GADUS CALLARIAS*, LINNAEUS 1758
(DADES PRELIMINARS)

Comunicació presentada el dia 16 de novembre de 1973
pel senyor

ADRIÀ CASINOS

Departament de Zoologia. Facultat de Biologia.
Universitat de Barcelona

S U M M A R Y

The feeding mechanism of *Gadus callarias*,
Linnaeus 1758 (Preliminary data)

Cod is in a very interesting group of teleostean fishes (Paracanthopterygii) intermediate between the higher and lower ones. Two different kinds of techniques were used: a radiographic technique¹⁰ and a cinematographic and pressure recording technique^{2, 3}. Pressure records of -150 cm of water were registered. The increasing volume of the buccal cavity during the feeding action was calculated. The values were: $6,3$ cm³ for the total increase; $4,3$ cm³ for the increase due to the abduction of the suspensorium; $0,8$ cm³ for the increase due to movement of cranium and girdle; $1,2$ cm³ due to the depression of the tongue. All the values are referred to a theoretical fish 100 g weight. The angle through which suspensorium was abducted is 12° ; the same angle moved the cranium relative to pectoral girdle. ALEXANDER's formulae that relate weight of the muscle, length of the fibres or distance between two consecutive aponeurosis, angle of pinnation (if the muscle is pinnated) and experimental stress for the frog muscle, were used. The fibres of epaxial trunk musculature have a pinnation angle between 0° and, at least, 20° ; the structure of the levator hyoidei is very similar to the *Idus* one²; you can consider that from a functional point of view dilator operculi is a parallel fibre muscle; the rectus abdominis inserts only on the ventral end of the pectoral girdle, not in the urohyal. The problem is the transmission of the rectus abdominis force, because it is necessary to counteract the moment of the pressure over the suspensorium and, maybe, the lower jaw. Anyway, the epaxial trunk muscles, levator hyoidei, sternohyoideus and rectus abdominis must exert almost the maximum forces that they are able in isometric conditions.

INTRODUCCIÓ

El bacallà (*Gadus callarias*) és un peix ossi de l'ordre dels gadiformes. Aquest ordre és inclòs per GREENWOOD, ROSEN, WEITZMAN i MYERS⁷ dins el superordre dels paracantopterigis. Aquest és un grup intermediari entre els teleostis inferiors, tipus *Salmo*, i els superiors: els acantopterigis. Segons els autors abans esmentats, el mecanisme bucal dels paracantopterigis es caracteritza per la superposició dels ossos maxillar i pre-maxillar, bé que en absència de protracció bucal, entre d'altres coses. L'autor comentà en un treball anterior⁶ la inexactitud d'aquesta darrera afirmació.

Hom només coneix un treball anterior sobre aquest tema en aquesta espècie⁹, en què són utilitzats mètodes molt simples, de tipus manual.

MATERIAL I MÈTODES

La part experimental del present treball fou duta a terme en el Laboratoire d'Anatomie Comparée del Muséum de París i al Department of Zoology de la Universitat de Leeds (Anglaterra). Els exemplars procedien de la costa francesa (Bretanya) i de l'anglesa (West Yorkshire), respectivament. Pesaven uns 150 g i tenien una longitud *standard* de 29 cm. Tanmateix, tots els càlculs són referits a un peix teòric de 100 g de pes.

En primer lloc fou dut a terme un estudi radiogràfic d'exemplars morts, bé que frescos, amb els principals ossos implicats en el moviment marcats mitjançant radioopacitants del tipus de petits perdigons i puntes de clau. Foren preses tres radiografies (boca tancada, boca oberta al màxim i situació intermèdia) en posició lateral, i una (corresponent a la de boca completament oberta) en posició ventral. A grans trets, el mètode és molt semblant a l'utilitzat per ROBINEAU i ANTHONY en el seu treball sobre el celacant¹⁰.

Posteriorment, i al segon dels centres citats, hom treballà amb animals vius, utilitzant cinematografia d'alta velocitat (200 imatges per segon). La cambra utilitzada fou una «Hitachi»; la pel·lícula era de 350 ASA («Ilford» MKV); el diafragma fou regulat a una obertura focal de 8; el tanc que contenia el peix era a una distància de 2,10 m de l'objectiu. Foren fetes pel·lícules en dues situacions. En la primera, el peix fou acostumat a agafar l'aliment a partir d'una plataforma situada al fons de l'aquari. Per sota d'aquesta plataforma hi havia un mirall que formava un angle de 45° amb l'horitzontal, de tal manera que la cambra captava alhora la visió lateral del peix i la ventral, reproduïda pel mirall. En la segona, el peix

fou filmat mentre xuclava el menjar, que consistia en un anell de paret cuticular de cuc de terra, posat entorn d'un tub fi de plàstic connectat a un transductor de pressió; el senyal, degudament amplificat, era registrat per un sistema ultraviolat. Sota el tub fou col·locat també el mirall. El tub i el transductor s'ompliren amb una barreja de glicerina i aigua (40 % de glicerina i 60 % d'aigua, aproximadament) per tal d'obtenir un

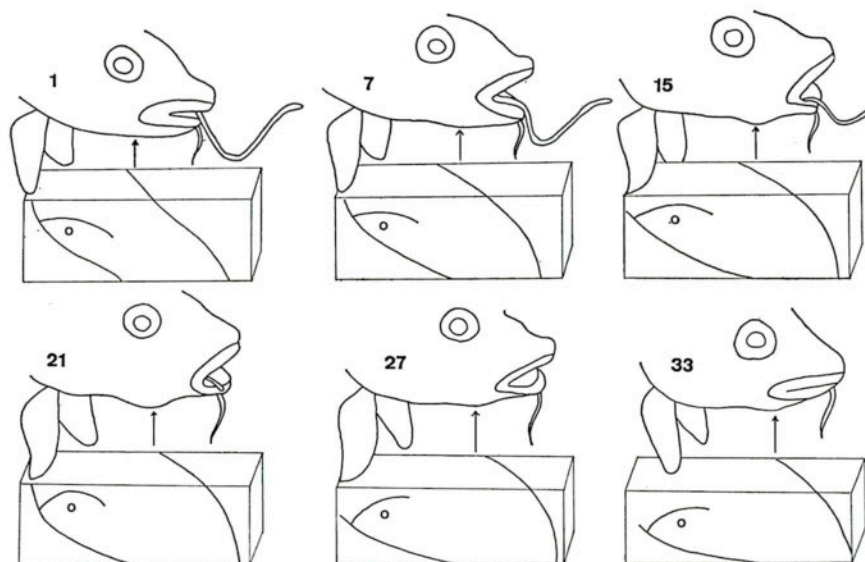


FIG. 1. — Aquesta figura reproduïx sis dels trenta-tres fotogrames de què consta la seqüència total. Són els números 1, 7, 15, 21, 27 i 33. Aquests fotogrames intermedis han estat escollits, precisament entre el primer i el darrer, perquè hom ha considerat que són representatius dels diferents estadis del procés. En el mirall situat per sota el peix és possible de distingir el progressiu eixamplament de la cavitat bucal. Ha estat marcat amb una sageta l'hipohial per veure també el seu procés de depressió. Símbols: o, opercular

sistema esmorteït al màxim. En general la tècnica fou la mateixa que la utilitzada per ALEXANDER^{2,3}, i per a qualsevol altre aclariment del mètode cal consultar els treballs indicats; la principal diferència és que l'esmentat autor filmà només a 60 imatges per segon. La seqüència amb la qual hom treballà pertany a un film obtingut mentre el peix prenia l'aliment de la plataforma. ALEXANDER² demostrà que les diferències entre ambdós films eren mínimes i es reduïen a això:

Quan el peix xucla l'aliment del tub manté la boca menys temps oberta que quan el xucla a partir de la plataforma i, potser, les caigudes de pressió són més importants. Vegem com ha estat resolta cadascuna d'aquestes dificultats. La seqüència completa comprèn 33 fotogrames, dels quals,

a la figura 1, són representats els números 1, 7, 15, 21, 27 y 33. Els càlculs han estat fets quan el cuc ja és completament dins la cavitat, és a dir, després del fotograma 27. En realitat pot ésser pres qualsevol fotograma entre aquest i el 32 (no pas el 33, on els opercles ja s'han abduït, ja ha sortit l'aigua i ha augmentat la pressió), per tal com en ells no hi ha gaires diferències en la posició dels elements anatòmics. ALEXANDER² (1969b) ens diu que el cuc entra dins la boca del peix al llarg de dos fotogrames, però cal recordar la diversitat entre les dues velocitats de filmació. Parlarem de la segona diferència a l'apartat que es refereix als resultats de les mesures de pressió.

Alguns càlculs que no foren possibles a partir del film, foren duts a terme amb els mateixos peixos una vegada morts i dissecats. L'estudi de l'estructura muscular fou feta per mitjà de seccions microscòpiques, tenyides amb el mètode de Mallory.

RESULTATS

1. *Caiguda de pressió.*—Foren presos registres de la caiguda de pressió dins la boca, amb l'aigua de l'aquari a una temperatura de 18° C. El màxim valor assolit fou de —162 centímetres d'aigua; per als càlculs hom prengué un valor de —150 centímetres d'aigua per les raons abans exposades. La tabulació fou feta a partir de la pressió a què era sotmesa l'aigua exterior a la cavitat bucal (fig. 2), que representaria el nivell zero; per aquesta raó foren presos valors negatius. Observeu que a continuació del pols negatiu en ve un de positiu (per damunt del nivell zero), que correspondria al moment que el peix obre els opercles i expulsa l'aigua.

2. *Estudi cinètic.*—L'estudi radiogràfic i la dissecció posaren en clar que les diferents unitats biomecàniques que hi intervenien, en trets generals, coincidien amb les definides per BALLINTIJN i HUGUES⁴ per a la truita; això mateix podem dir dels acoblaments (*couplings*) entre elles.

En primer lloc, i seguint el mètode d'ALEXANDER^{2,3}, fou calculat l'increment de volum de la cavitat bucal durant el procés de deglució de l'aliment. Ja des dels clàssics treballs de TCHERNAVIN¹¹ hom sap que l'augment de volum de la cavitat bucal és degut a tres moviments: I) Moviments simultanis d'alçament del crani i de retrocés de la cintura escapular; II) Abducció dels suspensoris; III) Depressió del sòl de la cavitat bucal. Vegem els resultats obtinguts dels càlculs fets per a cada cas.

I) L'angle que girà el crani en relació amb la cintura escapular fou de 12°. És cert que, en ésser el moviment del crani relatiu respecte a la cintura, aquests 12° serien el resultat de sumar l'angle de retrocés de la

cintura i el d'alçament del crani. Tanmateix, càlculs aproximats han demostrat que, en aquest cas, igual que en el d'ALEXANDER², el moviment de retrocés de la cintura té molt poca importància, contràriament a la idea clàssica (TCHERNAVIN, *op. cit.*).

L'increment de volum degut a l'alçament del crani és engendrat per la paret posterior de la cavitat bucal en girar sobre un eix transversal, que passa aproximadament a l'altura de la columna vertebral. Per a calcular

FIG. 2.— Un registre de la pressió de la cavitat bucal molt proper a la mitjana. L'escala és en centímetres d'aigua

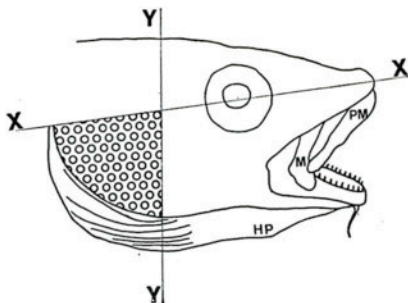


FIG. 3.— Visió lateral del cap. Hi són mostrats els eixos d'abducció del suspensori (XX) i de l'opercle (YY). La regió marcada és l'opercular. Símbols: HP, hipohial; PM, pre-maxillar; M, maxillar

aquest volum, hom multiplicà el primer moment de l'àrea de la paret posterior, en relació amb l'esmentat eix, per l'angle de rotació en radians. El primer moment fou calculat per integració numèrica segons la fórmula que donen WARNOCK i BENHAM¹². Hi foren apreciats 1,2 cm³ d'increment.

II) Els suspensoris s'abdueixen en relació amb un eix longitudinal que passa pels punts d'articulació del palatí i del hiomandibular amb el neurocrani (fig. 3). Hom calculà que l'angle d'abducció de cada suspensori és també de 12°. Per a calcular aquest volum fou utilitzat el mateix procediment que per a l'anterior; és a dir, multiplicar el primer moment de l'àrea per l'angle en radians. En realitat, la superfície que es desplaça inclou també la de l'opercle. El resultat fou de 6,5 cm³ per a l'abducció dels dos suspensoris.

III) Si la depressió del sòl de la cavitat fos uniforme, n'hi hauria prou multiplicant l'àrea de la superfície ventral pel valor mitjà de la depressió per a conèixer el volum incrementat. Ara bé, a les vores de la cavitat no hi ha depressió, mentre que aquesta, al centre, és màxima. Cal tenir, doncs, en compte que, en secció transversal, l'increment de volum és igual a mitja el·lipse. El resultat fou de 1,8 cm³.

Tenim doncs els següents resultats globals:

Increment de volum a causa de l'abducció dels suspensoris	6,5 cm ³	4,3 cm ³ /100 g
Increment de volum a causa del moviment del neurocrani i de la cintura escapular	1,2 cm ³	0,8 cm ³ /100 g
Increment de volum a causa de la depressió del sòl de la cavitat	1,8 cm ³	1,2 cm ³ /100 g
Increment total	9,5 cm ³	6,3 cm ³ /100 g

Com podem comprovar, aquests resultats són dins l'entorn de valors trobats per ALEXANDER³ per a espècies diverses de teleostis.

3. *Estudi dinàmic.* — L'estudi dinàmic consisteix a fer un càlcul de les forces màximes que poden exercir els diferents músculs que intervenen en el moviment en condicions isomètriques. La forma de càlcul ha estat la utilització de les fórmules emprades i definides per CALOW i ALEXANDER, en llur treball sobre la locomoció de la granota⁵. Segons els autors esmentats, la força exercida per un múscul de fibres paral·leles és igual

a $F = \frac{V}{l} \sigma$, on V és el volum del múscul, l la longitud de les fibres i σ el

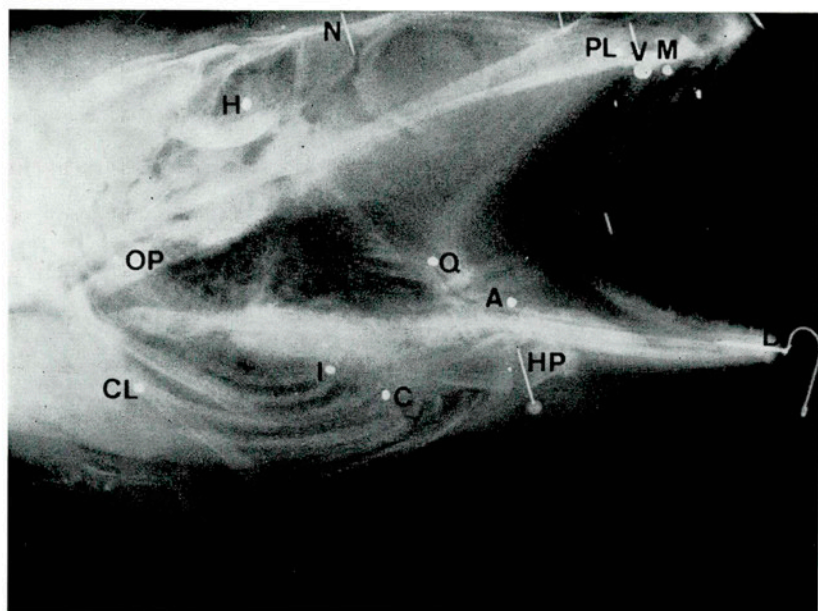
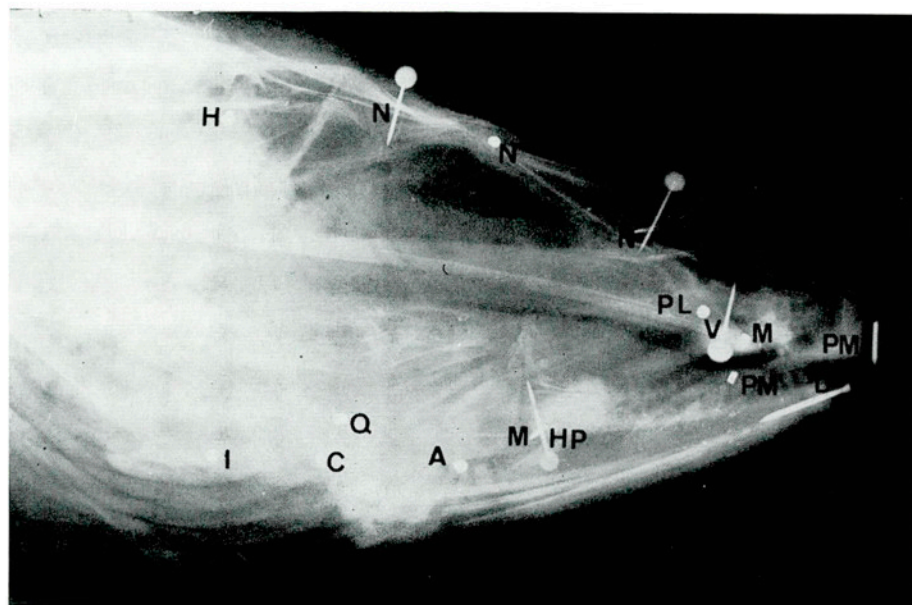
stress experimental o força màxima que pot exercir el múscul per unitat de superfície de la secció transversal de la fibra.

Per a un múscul pinnat, la fórmula seria: $F = \frac{V}{2t} \cdot \sigma \cdot \sin 2\alpha$, on t és

la distància que hi ha entre el tendó i el límit del múscul i α l'angle mitjà de les fibres amb el tendó. Els altres valors són idèntics als del cas anterior.

En ambdós casos, hom pot substituir el volum pel quocient entre el pes i la densitat; aquesta darrera és considerada igual a 1.000 kg/m³.

Pel que fa al *stress*, ens trobem en el mateix cas que ALEXANDER^{2, 3}: no és conegut cap valor experimental per al múscul dels teleostis; per aquesta raó utilitzem el trobat per al de la granota: de 2,5 a 3 · 10⁵ N.m⁻² a 20° C de temperatura; hom suposarà que és 2,5 · 10⁵ N.m⁻².



Radiografies d'un crani de bacallà en posició de boca tancada i boca completament oberta, en visió lateral. Foren preses amb les següents constants: 20 mA, 90 Kv, 20 seg. i 1 m de distància entre el focus de raigs i l'animal. Símbols: A, articular; C, ceratohial; CL, cleitrum; D, dentari; H, hiomandibular; HP, hipohial; I, interopercular; M, maxillar; N, neurocrani; OP, opercular; PL, palatí; PM, pre-maxillar; Q, quadrat; V, vòmer

Com ja ha estat dit, fou obtingut un valor de caiguda de pressió de -150 cm d'aigua, o sigui $-1,5 \cdot 10^4$ N.m⁻². Caldrà, doncs, calcular el moment que aquesta pressió exerceix sobre cadascuna de les articulacions i veure si és compensat o no pels deguts als diferents músculs implicats.

I) Articulació del neurocrani amb la columna vertebral

Les fibres de la musculatura epiaxial del tronc s'insereixen sobre la part posterior del neurocrani. ALEXANDER¹ demostrà que aquestes fibres no són totes paral·leles a l'eix longitudinal del peix, ans formen angles que van de 0° a 40° . En el cas present, l'angle varia entre 0° i, almenys, 20° ; fou pres el valor de 15° com a terme mitjà. Aquesta massa muscular és la que produeix l'alçament del neurocrani durant el procés de deglució de l'aliment, i ha de compensar la força que en sentit contrari és exercida per la caiguda de pressió i pel múscul *sternohyoideus*.

Les fibres de la musculatura epiaxial ocupen una superfície de $3,8 \times 10^{-4}$ m²; per tant, la força que les esmentades fibres poden exercir és igual a $95,57$ N. El moment serà igual a $0,4$ N.m per a 100 g de pes.

El *sternohyoideus* és un múscul de natura bipinnada amb les fibres convergint sobre l'urohial amb un angle de 30° . La superfície d'inserció sobre l'esmentat os és de $0,3 \times 10^{-4}$ m²; per tant, la força és de $7,0$ N i el moment de $0,14$ N.m per a 100 g de pes.

El primer moment de l'àrea de la superfície posterior de la cavitat bucal és $0,006 \times 10^{-3}$ m³; el moment degut a la pressió serà, doncs, igual a $0,06$ N.m per a 100 g de pes.

Si sumem el moment degut al *sternohyoideus* i el degut a la caiguda de pressió, obtenim una xifra de $0,20$ N.m. Per tant, la funció de deglució de l'aliment necessita que les fibres d'aqueixa musculatura actuïn quasi al màxim de llur força.

II) Articulació de la mandíbula inferior

La depressió de la mandíbula inferior és efectuada per una rotació segons un eix que passa pels extrems dels articulars, en la zona de contacte amb els dentaris (fig. 4). El primer moment de la mandíbula inferior fou calculat igual a $0,005 \times 10^{-3}$ m³; el moment degut a la pressió era de $0,05$ N.m per a 100 g de pes.

Si tenim en compte els resultats electromiogràfics d'Osse⁸ el complex de l'*adductor mandibularis* és pràcticament inactiu durant el procés de desclosa de la boca. Només el fascicle A_1 és actiu, però aquest està molt reduït en el bacallà i, a més, distribueix la força entre la mandíbula infe-

rior i el maxillar. En conseqüència, podem admetre que l'única força que tendirà a evitar la depressió de la mandíbula inferior serà la deguda a la caiguda de pressió.

ALEXANDER² suposa que aquesta força és compensada per l'acció conjunta del *sternohyoideus* i del *rectus abdominis*. Tanmateix, en aquesta espècie, aquest darrer múscul no s'insereix sobre l'urohial, sinó que arriba solament fins a l'extrem ventral de la cintura escapular (fig. 4) i no pot

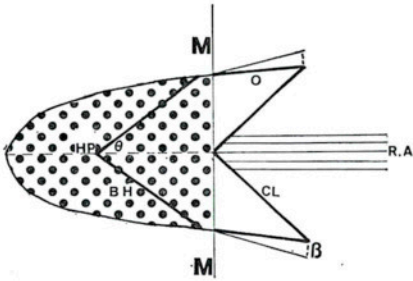


FIG. 4.—Visió ventral del cap. La part marcada és la mandíbula inferior; el seu eix d'abducció és el MM. Notem que el *rectus abdominis* (R.A.) arriba només fins a la cintura escapular. Altres símbols: BH, barra hioide; CL, cleitre; HP, hipohial; O, opercle; β , angle d'abducció de l'opercle; θ , angle que formen les barres hioides amb l'eix longitudinal

exercir, doncs, cap força sobre l'interopercular, força que seria transmesa pel lligament operculomandibular.

La força del *sternohyoideus* (7,0 N) és transmesa pel lligament hioide-mandibular que és inserit 0,008 m per sota l'eix de rotació de la mandíbula inferior. Per tant, el moment serà de 0,04 N.m per a 100 g de pes. Aquest moment no arriba a compensar el degut a la pressió negativa. Per tant, cal pensar en l'acció d'altres músculs com és ara el *geniohyoideus*, a causa de la seva posició i els resultats d'OSSE³, o pensar que la força del *rectus abdominis* pot ésser exercida sobre l'urohial. A l'apartat següent tornarem a parlar sobre això.

III) Articulació del suspensori

El primer moment de l'àrea del suspensori (exclòs l'opercle, que té un moviment propi) és igual a $0,010 \times 10^{-3} \text{ m}^3$. El moment degut a la pressió sobre aquesta superfície serà igual a 0,15 N.m per a 100 g de pes.

Aquest moment és compensat en primer lloc pel *levator hyoidei*. Aquest és un múscul bipinnat d'estructura semblant a la d'*Idus*²; pot exercir una força màxima de 7,4 N; el tendó central corre a una distància de $2 \times 10^{-3} \text{ m}$ de l'articulació hiomandibular; el seu moment serà, doncs, de 0,01 N.m per a 100 g de pes.

Les barres hioides pressionen sobre els interoperculars amb una força igual a $P \cdot \tan \theta/2^2$, essent P la força que actua sobre l'urohial i θ l'angle que forma cada barra hioide amb l'eix longitudinal (fig. 4). Aquesta for-

ça P tendeix a abduir el suspensori i, en el cas d'*Idus*, seria la suma de la força màxima del *sternohyoideus* i la del *rectus abdominis*, però ja hem dit que a *G. callarias* aquest darrer múscul s'insereix a la cintura escapular. Suposem que P sigui solament la força del *sternohyoideus*. Hom trobà θ igual a 35° ; P valdrà, doncs, 2,2 N. La barra hioide pressiona sobre l'interopercular en un punt situat a 0,024 m per sota de l'articulació del hiomandibular; el moment serà de 0,035 per a 100 g de pes. Si sumem aquest moment amb el degut al *levator hyoidei*, tenim un total de 0,045 N.m, que no arriba a compensar el degut a la pressió. Suposem ara que actua el *rectus abdominis*; és un múscul de fibres paraleles que pot exercir una força màxima de 12 N; el moment hauria d'ésser llavors de 0,001 N.m per a 100 g de pes; tindriem, doncs, un moment total igual a 0,10 N. m. Els càlculs són massa aproximats perquè puguem fer massa cas d'una diferència de centèsimes. Caldrà, doncs, pensar que potser d'alguna manera la força del *rectus abdominis* és exercida sobre l'urohial.

IV) Articulació opercular

El primer moment de l'àrea de l'opercle (opercular i subopercular) és igual a $6,2 \text{ cm}^3$. Per tant, la pressió actuarà amb un moment de 0,062 N.m per a 100 g de pes sobre aquesta àrea. Aquest moment ha d'ésser compensat pel *dilator operculi*. Aquest és un múscul que, a efectes funcionals, pot ésser considerat com de fibres paraleles; pot arribar a desenvolupar una força màxima de 0,4 N; el braç és igual a 0,08 m i el moment a 0,02 N.m per a 100 g de pes.

Hom ha de concloure, per tant, que el *dilator operculi* no té un paper important en la funció de deglució de l'aliment perquè no és capaç de compensar el moment degut a la caiguda de pressió. Així arribem, doncs, al mateix resultat a què arribà ALEXANDER².

CONCLUSIÓ

Encara que les dades obtingudes en aquest treball són encara preliminars, hom pot concloure que els resultats als quals hem arribat confirmen que, des del punt de vista quantitatiu, la funció de deglució de l'aliment en el bacallà és molt similar a la d'altres teleostis. En efecte, l'increment de volum de la cavitat bucal cau dins la mitjana trobada per ALEXANDER³ per a una sèrie de teleostis de característiques anatòmiques normals. D'altra banda, també en aquest cas, els músculs *levator hyoidei* i *rectus abdominis* i la musculatura epiaxial del tronc han d'actuar quasi amb les màxi-

mes forces de què són capaços en condicions isomètriques. L'única diferència és la deguda al *rectus abdominis*: estructuralment és diferent, però funcionalment sembla tan indispensable com en el cas d'*Idus*.

BIBLIOGRAFIA

1. ALEXANDER, R. MCN. — *The orientation of muscle fibres in the myomeres of fishes*. «J. mar. biol. Ass. U.K.», 49, 269-290 (1969).
2. ALEXANDER, R. MCN. — *Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish*. «J. Zool. Lond.», 159, 1-15 (1969).
3. ALEXANDER, R. MCN. — *Mechanics of the feeding of various teleost fishes*. «J. Zool. Lond.», 162, 145-156 (1970).
4. BALLINTJN, C. M. i HUGHES, G. M. — *The muscular basis of the respiratory pumps in the trout*. «J. Exp. Biol.», 43, 349-362 (1965).
5. CALOW, L. J. i ALEXANDER, R. MCN. — *A Mechanical analysis of a hind leg of a frog (Rana temporaria)*. «J. Zool. Lond.», 171, 293-321 (1973).
6. CASINOS, A. — *Algunas consideraciones sobre la anatomía funcional del cráneo de los teleósteos*. «P. Inst. Biol. Apl.», 53, 17-24 (1972).
7. GREENWOOD, P. H., ROSEN, D. E., WEITZMAN, S. H. i MYERS, G. S. — *Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms*. «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», 131, 339-456 (1966).
8. OSSE, J. W. M. — *Functional morphology of the head of the perch (Perca fluviatilis L.): an electromyographic study*. «Netherlands Journal of Zoology», 19, 289-392 (1969).
9. PETERSEN, H. — *Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. I. Das Kiefergelenk Kabeljaus, Gadus morrhua*. «Arch. Entw. Mech. Org.», 39, 54-111 (1914).
10. ROBINEAU, D. i ANTHONY, J. — *Anatomie fonctionnelle du crâne chez Latimeria chalumnae*. «C. R. Acad. Sc. Paris», 276, 1305-1308 (1973).
11. TCHERNAVIN, V. V. — *The feeding mechanism of a deep sea fish Chauliodus sloani Schneider*. British Museum (Nat. Hist.), London (1953).
12. WARNOCK, F. V. i BENHAM, P. P. — *Mechanics of Solids and Strength of Materials*. Pitman, London (1970).