

# Gesimuleerde migratie van paling naar de Sargasso Zee: opmerkelijk hoge efficiency en lage energiekosten

Vincent van Ginneken<sup>1</sup>, Erik Antonissen<sup>1</sup>, Ulrike K. Müller<sup>2</sup>, Ronald Booms<sup>3</sup>, Ep Eding<sup>3</sup>, Johan Verreth<sup>3</sup>, and Guido van den Thillart<sup>1</sup>.

1: Biologie Leiden, Universiteit Leiden.

2: Experimentele Zoölogie, Universiteit Wageningen.

3) Visteelt en Visserij, Universiteit Wageningen

Een van de grote mysteries in het dierenrijk is de lange afstand migratie (5000-6000 km) van de Europese paling (*Anguilla anguilla* L.) van de kusten van Europa naar zijn paaigebieden in de Sargasso Zee. De enige aanwijzing dat de paaigebieden van de Europese paling in de Sargasso liggen is de ontdekking van Johannes Schmidt aan het begin van de vorige eeuw van de kleinste wilgenbladlarven (leptocephali) in het gebied van de Sargasso Zee (figuur 1). Dit na een twintigtal jaren van bemonstering op de Oceaan en de Middellandse Zee (figuur 2). Reeds jaren vroeg men zich af of niet-etende palingen deze afstand konden zwemmen op hun vetreserves. Wij hebben Schmidt's theorie getest door palingen in grote zwemtunnels in het laboratorium te plaatsen en ze een gesimuleerde afstand van 5500 km te laten ondergaan. Via het zuurstofverbruik en door de energie-inhoud van de karkassen (voor en na 5500 km) te bepalen kunnen we precies berekenen hoeveel energie het kost om deze afstand te zwemmen. We hebben ook een vergelijking gemaakt hoe efficiënt de aalvormige (anguilliform) manier van voortbewegen is ten opzichte van een 'gewone' (subcarangiform) vissoort als de regenboogforel (Figuur 3).

## HYDRODYNAMICA

De zwem efficiency van een volwassen paling om terug te zwemmen naar de Sargasso Zee is in sterke mate afhankelijk van hydrodynamische parameters. De basis vragen van de hydrodynamica zijn a) Hoe zwemt een vis?, b) wat is de weerstand ten opzichte van de beweging? c) hoeveel vermogen wordt uiteindelijk in zwemarbeid vastgelegd? en d) wat is de zwemefficiëntie ten opzichte van andere zwemstijlen?

Ik zal niet teveel in detail op de hydrodynamica ingaan omdat prof. Dr. Johan van Leeuwen in dit nummer er al een stuk over schrijft. Omdat het lichaam en de staart van het dier onder invloed van spiercontractie tegen het water aanduwen wordt vermogen omgezet in voorwaartse stuwung wat de vis doet voortbewegen.

## GENUS ANGUILLA

Het genus *Anguilla* heeft zijn naam afgeleid

van zijn anguilliforme manier van voortbewegen, waarbij het grootste gedeelte of bijna de gehele lengte deelneemt in de voortbewegingen en voortstuwing overdraagt naar water. Er zijn in principe 4 zwemstijlen: a) anguilliform, b) subcarangiform, c) carangiform en d) thunniform. Een indeling naar zwemstijlen is gebaseerd op het feit welk deel van het lichaam bij constant zwemmen bijdraagt aan de voortstuwing. Dit is onder andere afhankelijk van het aantal wervels. Er zijn soortspecifieke verschillen in aantal wervels: de anguilliforme manier van voortbewegen, Europese paling 110-119 wervels, de Amerikaanse paling 103-110 wervels, subcarangiform zoals de forel 61-65 wervels en thunniform zoals de tonijn 40-41 wervels. Bij de subcarangiforme en

carangiforme manier van voortbewegen is de staartvin een belangrijk orgaan in de voortbeweging.

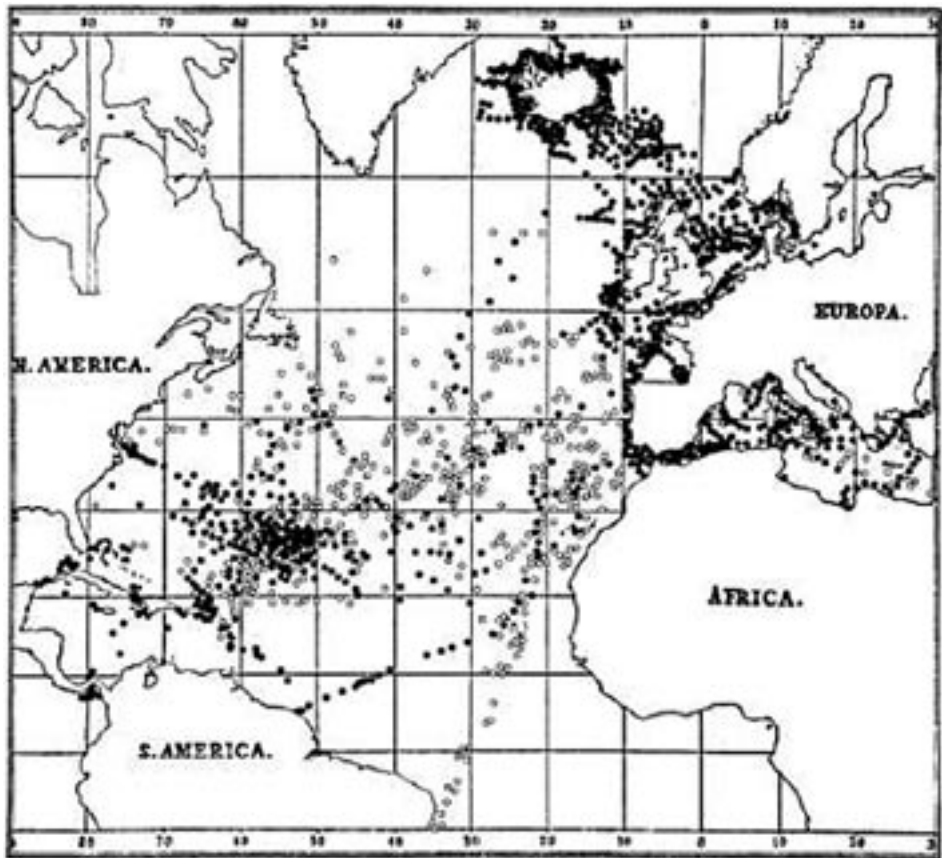
### **KARAKTERISTIEKEN ANGUILLIFORM ZWEMMEN**

De anguilliforme manier van voortbewegen is wijdverspreid in het dierenrijk. Vele larven van vissen bewegen zich op de anguilliforme manier voort terwijl dit in het volwassen stadium vaak plaats maakt voor (sub)carangiform.

Hoge snelheid is niet karakteristiek voor de anguilliforme manier van voortbewegen. De meeste studies vermelden een zwemsnelheid tussen de 0,5-1,0 Lichaamslengte per seconde. Zo is bij Amerikaanse paling uitgerust met drukbestendige ultrasone



Figuur 1: Kleinste leptocephali larven (10 mm) werden door Johannes Schmidt in het gebied van de Sargasso Zee gevonden.



Figuur 2: Plaatsen waar op de Atlantische Oceaan en in het Middellands Zeegebied door voornamelijk Deense onderzoekers gedurende een periode van 20 jaar naar palinglarven is gezocht. De kleinste larven werden uiteindelijk in het gebied van de Sargasso Zee gevonden (zie figuur 1). Dichte cirkels geven vangsten vanaf onderzoeksschepen aan, open cirkels zijn vangsten vanaf andere schepen.

zenders een zwemsnelheid 0,8-1,1 lichaamslengte per seconde gemeten. Migrerende Japanse palingen hadden midden in de oceaan een gemiddelde snelheid van 0,48 lichaamslengte per seconde.

#### **HET EXPERIMENT**

We hebben drie-jarige, niet-schiere paling (gewicht 800-900 gram) bij 19 °C

laten zwemmen op zoet water met een zwemsnelheid van 0,5 lichaamslengte per seconde gedurende een periode 173 dagen. Het zuurstofverbruik werd gemeten en de karkassen werden verbrand in een bomcalorimeter om het energieverbruik over 5500 km te meten.

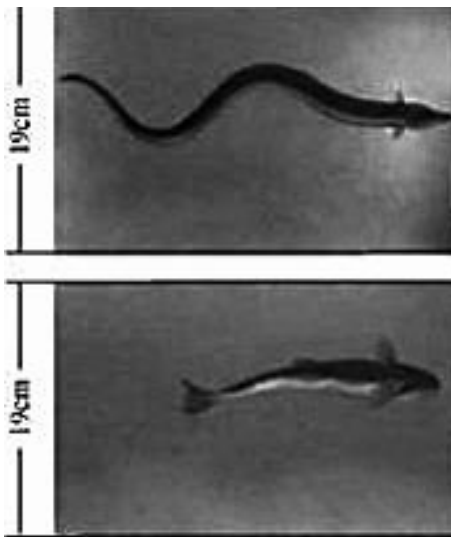
Het zou optimaler geweest zijn om bij lagere temperatuur te werken met schiere

migrerende paling maar zoals al eerder uitgelegd in voorgaande artikelen kon dit niet vanwege virussen in de wildpopulatie.

Daarnaast hebben we forellen met vergelijkbaar gewicht als een tweede groep palingen (beiden ongeveer 160 gram) in een tweede experiment laten zwemmen om de efficiëntie van zwemmen tussen anguilliform en (sub-)carangiform te vergelijken. In figuur 3 is de maximale staartuitslag van de dieren in de tunnels te zien.

## RESULTATEN

De zuurstofdata over de periode van 173 dagen laten zien dat zwemmen bij palingen maar twee keer zoveel energie kost als rusten. Verder zien we uit tabel 1 dat



*Figuur 3: Paling en forel van vergelijkbaar gewicht (ongeveer 160 gram) in de zwemtunnels. De dieren laten een maximale uitslag van het lichaam zien. Door vergelijking van de zwemefficiëntie (gemeten in zuurstofverbruik) kan een uitspraak worden gedaan welke manier van voortbewegen efficiënter is: anguilliform (palingachtig) of (sub-)carangiform (forel).*

we via twee onafhankelijke methoden (zuurstofverbruik, en bom calorimetrie) de 'Kosten van Transport' (COT) (in KJ per kg lichaamsgewicht per kilometer) in dezelfde orde van grootte liggen. Rond de 0,42-0,62 kJ/km/kg. Verder zien we in tabel 2 dat de lichaamssamenstelling (vet, eiwit, koolhydraten, droge stof) procentueel niet verandert na 5500 km ten opzichte van de beginsituatie. Dit betekent dat niet alleen vet als substraat wordt gebruikt maar dat alle substraten in dezelfde mate gebruikt worden. Ook in de rustgroep verandert de lichaamssamenstelling niet (tabel 2).

Bij de vergelijking tussen forel en paling (zwemproef 1 week) blijkt dat de COT voor forel 4 tot 6 keer zo hoog ligt als bij paling: 2,73 kJ/km/kg. Dit betekent dat paling 4-6 keer zo efficiënt zwemt als forel.

Dit gegeven wordt ondersteund door energie efficiëntie proeven uit Canada uit de jaren 70 met zalm en forel waarbij dezelfde COT waarden werden gevonden als wij gevonden hebben voor forel. Verder vonden we tussen beide palingzwemproeven (173 dagen vs. 1 week) dat de COT overeenkwam.

## CONCLUSIES

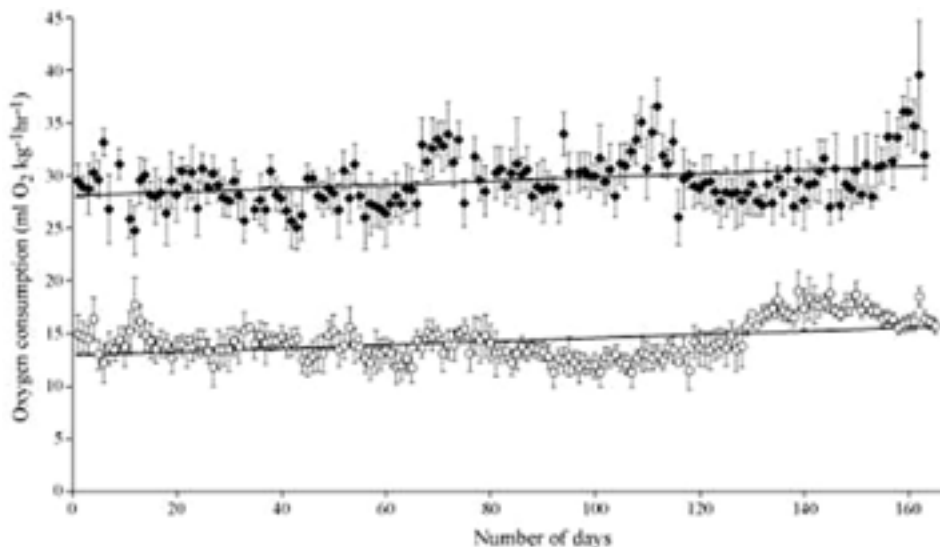
De belangrijkste conclusie van dit onderzoek is dat de aalvormige (anguilliform) manier van voortbewegen veel efficiënter is als (sub-)carangiform zwemmen. Bij de laatste manier van zwemmen is voortstuwing uit de staart veel belangrijker. De anguilliforme manier van voortbewegen stelt palingen in staat om hun katadrome levenswijze met paaigebieden duizenden kilometers ver te kunnen bereiken. Een vergelijking met de energie-inhoud van 'gewone levensmiddelen' kan een indruk geven hoe efficiënt dit zwemmen is (tabel 3). Waarom anguilliform zwemmen zo efficiënt is wordt nog niet begrepen. Het blijft een uitdaging voor biomechanici en fysiologen om hiervoor in de toekomst een verklaring te vinden.

	Zuurstof consumptie		Bom-calorimetrie	
	Zwemgroep (n=9)	Rustgroep (n=6)	Zwemgroep (n=9)	Rustgroep (n=15)
<b>Lengte dier (cm)</b>	74.7 ± 3.4	70.6 ± 3.6	74.7 ± 3.4	71.7 ± 3.3
<b>Begingewicht (g)</b>			914.7 ± 58.4	795.0 *** ± 71.9
<b>Eindgewicht (g)</b>			734.3 ± 44.9	691.1 ± 70.7
<b>Gewichtsverlies (g)</b>			180.3 ± 38.2	103.9 *** ± 26.3
<b>Verlies drooggewicht (gram kg<sup>-1</sup> vis)</b>			84.3 ± 12.6	42.7 *** ± 22.2
<b>Zuurstofconsumptie (ml O<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> vis uur<sup>-1</sup>)</b>	29.55 *** ± 4.2	14.26 *** ± 1.8		
<b>Totale energie consumptie (kJ kg<sup>-1</sup> vis)</b>	2316.58 ± 221.31	1122.86 *** ± 107.72	3450.6 ± 723.9	1941.0 *** ± 1172.0
<b>COT (kJ /kg /km)</b>	0.42		0.62	

TABEL 1 : Energie verbruiksparementers van vrouwelijke niet-schiere paling na 6 maanden rust en 6 maanden zwemmen bij 0,5 lichaamslengte per seconde. De palingen zwommen 5533 ± 354 km over een periode van 173 dagen. COT: Energie kosten van Transport (mean gross Energy Costs of Transportation) .

	Start (N=15)	5500 km Zwemmen (N=9)	6 maanden rusten (N=15)
<b>Vet</b>	67.92 (1.91)	68.16 (2.47)	68.09 (2.20)
<b>Eiwit</b>	28.17 (1.79)	28.28 (2.16)	27.99 (1.90)
<b>Koolhydraat</b>	0.9 (0.43)	0.57 (0.49)	0.87 (0.53)
<b>As</b>	2.97	2.99	3.05
<b>Droge stof</b>	49.57 (2.41)	50.25 (2.86)	50.77 (2.18)

TABEL: 2 Lichaamssamenstelling in % van het nat gewicht van vrouwelijke niet-schiere paling bij het begin van het experiment en na 6 maanden zwemmen of rusten.



Figuur 4: Zuurstofconsumptie van vastende niet-schiere paling van een kwekerij ( $860 \pm 81,9$  g,  $73,1 \pm 3,8$  cm) gedurende een 6 maandelijkse periode van rust en een 6 maandelijkse periode van continue zwemarbeid bij lichaamslengte/seconde at  $19^\circ\text{C}$ . Regressie lianen Rust-groep:  $Y=0,0326 X + 25,294$ ; Zwem-groep:  $Y=0,0394 X + 54,86$ . zwarte vierkantjes: (zwemgroep), open cirkels (rustgroep).

### DANKBETUIGING

Dit project werd gesponsord door STW (Ir. J.van Rijsingen, Royaal BV, was sponsor in de gebruikerscommissie), en het EU project EELREP.

### REFERENTIES

- Van Ginneken, V.; Antonissen, E.; Müller, U.E.; Booms, E.; Eding, E.; Verreth, J.; van den Thillart, G. (2005). Eel migration to the Sargasso: remarkably high swimming efficiency and low energy costs. J.Exp.Biol. 208: 1329-1335.

### EEN PALING KAN 6000 KM ZWEMMEN OP:

1 liter Chocomel (3800 kJ)
140 gram Pindakaas (3794 kJ)
1.2 liter Chocoladevla (3812 kJ)
220 gram Calvé knoflooksaus (3828 kJ)
210 gram Jong Belegen Kaas (3650 kJ)
150 gram Paprika Chips (3700 kJ)
5 boterhammen met chocoladepasta (3900 kJ)

TABEL 3: Om een indruk te geven hoe weinig energie een paling verbruikt bij 6000 km migratie wordt een vergelijking gemaakt met gewone levensmiddelen.