

INSTITUTO DEL MAR DEL PERU

Boletín

ISSN-0378-7699
VOLUMEN 7 N°3

**COSTOS METABOLICOS DE *Engraulis ringens*
Y *Sardinops sagax* EN RELACION AL PESO,
TEMPERATURA Y NIVEL DE ACTIVIDAD**

Zoila Villavicencio R.
Peter Muck

Publicación N° 4 de PROCOPA
pagada por la Agencia Alemana
de Cooperación Técnica (GTZ)

CALLAO - PERU 1983

C Instituto del Mar del Perú
Esq. Gamarra y Gral. Valle s/n
Teléfono 297630
Apartado postal 22
Callao, PERU

Hecho el depósito de ley.
Reservados todos los derechos de reproducción total o parcial,
la fotomecánica y los de traducción.

Impreso en el Perú
Servicios de Impresiones de IMARPE
Esq. Gamarra y Gral. Valle s/n
Teléfono 297630
Apartado postal 22
Callao, PERU

Conducción editorial: Dr. Antonio Landa Cannon, Editor Científico

Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. 7, N° 3, 49-70, junio 1983

COSTOS METABOLICOS DE Engraulis ringens Y
Sardinops sagax EN RELACION AL PESO, TEMPERATURA Y
NIVEL DE ACTIVIDAD

por:

Zoila Villavicencio R.
Peter Muck

CONTENIDO

	<u>Pag.</u>
RESUMEN	52
SUMMARY	53
INTRODUCCION	53
METODOS	54
RESULTADOS	55
DISCUSION	57
REFERENCIAS - REFERENCES	60
TABLAS - TABLES	63
FIGURAS - FIGURES	65

COSTOS METABOLICOS DE Engraulis ringens Y
Sardinops sagax EN RELACION AL PESO, TEMPERATURA Y
NIVEL DE ACTIVIDAD

Por: Zoila Villavicencio R.¹ y Peter Muck²

- 1 Instituto del Mar del Perú, Apartado 22, Callao, Perú
- 2 Programa Cooperativo Peruano-Alemán de Investigación Pesquera (PROCOPA), Instituto del Mar del Perú, Apartado 22, Callao, Perú

RESUMEN

El metabolismo estándar de la anchoveta es más alto que el de la sardina; en las larvas por un factor promedio de 2.3 y por 2.1 en juveniles y adultos en el rango de temperaturas de 14-20°C. Lo opuesto sucede en el metabolismo activo: para una velocidad de natación de un cuerpo por segundo (=metabolismo de rutina), la anchoveta adulta con un peso mayor de 20 g a 20°C y mayor de 50 g a 14°C gasta menos energía que la sardina de tamaños similares; incrementándose la velocidad a 3 c.p.seg a 17°C todos los tamaños mayores de 1.5 g de sardina necesitan más energía que las anchovetas de pesos similares (una sardina de 5 g 1.5 veces y una de 25 g 3.8 veces más).

Un cambio de temperatura de 6°C (de 14°C a 20°C) afecta a ambas especies en una forma diferente: asumiendo una velocidad de natación de 1 cuerpo por segundo, una larva de anchoveta (0.1 g) tiene que incrementar sus gastos metabólicos dos veces más que la larva de sardina, pero una anchoveta adulta (40 g) necesita sólo un 60% de lo que requiere una sardina del mismo tamaño.

SUMMARY

The standard metabolism (calculated for 14°C-20°C) is higher for anchovy than for sardine; for the larvae by an average factor of 2.3 and by a factor of 2.1 for juveniles and adults. The contrary occurs with the active metabolism: for a swimming speed of 1 body length per second (=routine metabolism) an adult anchovy (bigger than 20 g at 20°C and bigger than 50 g at 14°C) requires less energy than a sardine of the same size. Increasing the swimming speed to 3 body lengths per second, at 17°C, all sardines bigger than 1.5 g require more energy than anchovy (a sardine of 5 g by a factor of 1.5 and one of 25 g by a factor of 3.8).

A temperature change of 6°C (from 14°C to 20°C) affects both species in a different way; assuming a swimming speed of 1 body length per second an anchovy larva (0.1 g) has to increase its metabolic expenditure twice as much as a sardine larva but an adult anchovy (40 g) needs just 60% of that of a sardine of the same size.

INTRODUCCION

Para comprender los efectos en el crecimiento y reproducción causados por factores ambientales como la temperatura y la densidad de alimento, se necesita información sobre los parámetros biológicos específicos que controlan el metabolismo y la alimentación.

En este estudio se presentan los resultados de los cálculos de los costos metabólicos en relación a diferentes temperaturas, pesos y niveles de actividad para Engraulis ringens y Sardinops sagax.

Ambas especies del sistema de afloramiento peruano son de gran im-

portancia comercial y de interés científico, entre otras cosas, por los cambios drásticos de sus biomásas en los últimos 10 años.

MÉTODOS

En experimentos en acuario se determinaron las tasas de respiración para juveniles de sardina y adultos de anchoveta (Villavicencio, 1981), obteniéndose una ecuación con las variables de temperatura y de velocidad de natación. Esta ecuación ha sido ampliada con la variable de peso, determinándose así la gama de valores correspondiente a las especies sardina y anchoveta en lo referente a los requerimientos energéticos de rutina a un valor convencional de un cuerpo por segundo. Esta velocidad, utilizada por diferentes autores (Small, 1975; Brett, 1962; Brett and Sutherland, 1965; Moore, 1976) es conveniente debido a que: en primer lugar, permite hacer comparaciones interespecíficas del metabolismo al mismo nivel de actividad en ambas especies; en segundo lugar, porque esta velocidad corresponde al punto en que la variabilidad en el consumo de oxígeno debido a la excitación se hace insignificante; y en tercer lugar, porque es una velocidad realística en el ambiente natural (Lasker, 1970: Sardinops caerulea, 0.95 cuerpos seg^{-1} ; Moore, 1976: Mugil cephalus 0.95-2 cuerpos seg^{-1}).

Con el fin de calcular la velocidad en cuerpos por segundo de cada pez, se ha usado la fórmula siguiente para determinar la longitud respectiva

$$1) \quad L = e^{(\ln W - \ln f)/h}; \text{ (cm)}$$

Ver Tabla 1 para el significado de f y h.

El exponente de relación de metabolismo y peso (c, Tabla 1) se ha basado en la ecuación de Winberg (1960) y en el rango de 0.7 - 1.2 de la literatura para peces marinos, tales como para lenguados 0.70 - 0.84 (Sundness, 1957), para sanddab 0.90 (Hickman, 1959), para Mugil cephalus 0.92 y Mugil curema 0.89 (Moore, 1976), y para bluegill 0.89 (Wohlschlag and Juliano, 1959). Este exponente se ajusta a los datos experimentales.

La ecuación múltiple usada para el metabolismo activo es en cal/pez/día:

$$2) \quad Y = a e^{bT} + dVW^c \quad (3.34 \times 24)$$

T = Temperatura (°C)

V = Velocidad de natación (cm seg⁻¹)

W = Peso húmedo del pez en gramos

Para los valores a, b, c, y d ver Tabla 1.

RESULTADOS

Para ambas especies los costos metabólicos estándar por unidad de peso decrecen con el peso del pez, siendo los de la anchoveta más altos que los de la sardina en todo el rango de pesos y temperaturas (Fig. 1).

Para el metabolismo activo con una velocidad de un cuerpo por segundo se observa la misma tendencia (Fig. 2): los costos metabólicos

por unidad de peso decrecen con el incremento del peso y generalmente las larvas y juveniles de sardina tienen menores requerimientos que las de anchoveta. Sin embargo, los costos metabólicos de la anchoveta se incrementan rápidamente a partir de los 10 gramos y los de la sardina a partir de 1 g (3.5 cm); ésto trae como consecuencia que pasados los 20 g la anchoveta tenga superioridad (menores costos metabólicos) que la sardina.

Las diferencias del metabolismo activo entre las dos especies parecen estar relacionadas con su diferente eficiencia en la natación. Esto se ve en la Fig. 3 donde los costos metabólicos (por animal por hora) se han ploteado contra la velocidad de natación a 17°C, para 4 diferentes pesos. Las larvas de anchoveta de 0.1 g (1.8 cm), tienen mayores costos metabólicos que las de sardina del mismo peso (1.7 veces más). Esta relación empieza a cambiar en la fase de la metamorfosis (1.0 g, 4.3 cm) habiendo una drástica superioridad de la anchoveta para los juveniles y adultos cuando la velocidad de natación es más de 1.5 - 2 cuerpos por segundo. Cuando los costos metabólicos son expresados en porcentaje en relación al cuerpo (escala en el borde de la derecha*) una sardina de 25 gramos nadando a 4 cuerpos por segundo necesitará el 1.4% de su propio contenido calórico en comparación con una anchoveta de ese mismo peso la cual solamente requerirá 0.4%.

Los efectos de los cambios de temperatura en los gastos de energía en relación a diferentes pesos, a un nivel de actividad de rutina (velocidad de natación = 1 cuerpo por segundo) están demostrados en la Fig. 4. El eje de las Y demuestra la cantidad extra de calorías que el animal tiene que gastar adicionalmente para moverse cuando la temperatura cambia bruscamente 6 grados (de 14°C a 20°C). Hasta los 7 gramos estos costos son más altos para la anchoveta que para la

* Para simplificar la escala del porcentaje de peso del cuerpo hemos usado para ambas especies el mismo factor de conversión calorías/gramo tomando un promedio de la Tabla 1.

sardina. Pero a mayores pesos sucede lo opuesto, así tenemos que la sardina de 40 gramos tiene un gasto de 1.6 veces mayor que la anchoveta del mismo peso.

DISCUSION

Las comparaciones de la Tabla 2 muestran en general que los valores calculados están en el rango de los de la literatura con diferencias altas en el caso de las larvas y menores en el de los adultos, las que pueden deberse a diferentes razones. No sabemos las diferencias especie-específicas entre la anchoveta peruana y la de California, y con toda seguridad los errores metodológicos se suman en los procedimientos de transformación. Un factor sensible parece ser la relación peso seco/peso húmedo (Tabla 1) que es una aproximación muy general y que puede variar mucho (Trumble, 1979). De igual manera los niveles de actividad para las larvas no han sido definidos en forma precisa pues la comparación se basa en el supuesto que la actividad de rutina es una velocidad de un cuerpo por segundo, pudiendo este no ser un buen ajuste.

También es necesario tener en cuenta que el exponente de relación de metabolismo y peso, "c", el cual es usado como constante en la fórmula 1) puede variar por diferentes razones:

- (i) temperatura (Job, 1955) para Salvelinus fontinalis; estándar: $c = 0.94 - 0.75$,
- (ii) nivel de actividad (Job, 1955) para Salvelinus fontinalis; estándar: $c = 0.86$, rutina: $c = 0.94$,
- (iii) estacionalmente (Moore, 1976) para Mugil cephalus: $c = 0.79 - 1.06$ y para Mugil curema: $c = 0.65 - 1.25$; (Wohlschlag and

Juliano, 1959) para bluegill: $c = 0.85 - 1.06$ invierno y verano respectivamente.

Estos dos últimos autores demostraron de igual manera que las otras "constantes" de las relaciones parciales de la ecuación (a, b, d) varían con las estaciones.

Si comparamos nuestros pesos para las larvas con los datos de otros autores, encontramos discrepancias grandes. En efecto, la fórmula 1 da para las larvas de anchoveta de 10 mm un peso húmedo de 0.02 g, o sea (usando un factor de 5.), 4.0 mg de peso seco. El peso seco para la misma talla de Engraulis mordax según Hunter (1975) es 0.38 mg, para "larva clupeido" según Lasker (1970) de 0.32 mg y para "bay anchovy" según Houde and Schekter (1980) de 0.8 mg.

Esta discrepancia puede deberse a que hemos extrapolado a las larvas una fórmula de adultos la cual se ajusta muy bien a los datos de campo de Alamo (1980) para anchoveta y de Samamé (1977) para sardina. La extrapolación se justifica porque todavía hay un vacío en los datos de longitud-peso para estas clases de tamaño de Engraulis ringens y Sardinops sagax. Por otro lado, es muy conocido que E. ringens tiene un peso mayor que E. mordax de la misma longitud (Jordan and Evermann, 1976). También hay diferencias en la talla de los huevos; para E. mordax, eje mayor = 1.35 mm y eje menor 0.66 mm (Lasker, 1964; Hunter, 1976), para E. ringens eje mayor 1.42 y eje menor 0.71 mm (Einarsen, 1963; Fischer, 1958).

La tendencia del metabolismo estándar calculado (Fig. 1), un decremento de los costos metabólicos por unidad de peso cuando se incrementa el peso del cuerpo, es ya conocida para todos los animales y descrita por los peces en Beamish (1978), Saunders (1963) y Everson (1967).

Para el metabolismo de rutina (Fig. 2) nosotros encontramos la misma tendencia pero sólo hasta 1 g en la sardina y 10 g en la anchoveta. Para tamaños mayores los costos se incrementan para la sardina en una forma drástica. Hemos encontrado en Saunders (1963) para Gadus morhua a 15°C un cambio comparable en la tendencia: una disminución continua para tamaños de 0.22 Kg hasta 1.20 Kg y un incremento para pesos mayores.

Esto puede explicarse por el elevado costo de energía en locomoción, el cual se incrementa con el peso del cuerpo. Lo opuesto a esto es que los costos por unidad de peso para larvas y adultos de anchoveta son más o menos los mismos. Observaciones de laboratorio acerca del diferente comportamiento de ambas especies en su natación sostienen la asunción de que la anchoveta nada más eficientemente que la sardina pues ésta tiene una natación constante mientras que la anchoveta después de cada impulso permanece flotando un lapso de tiempo ("swim and glide") como tomando descanso (Lasker, 1975). Weihs (1974) muestra que el costo de energía de la natación puede ser disminuído hasta en un 50% comparado con el costo de movimiento a una velocidad constante si el pez intercala períodos de natación activa y flotación.

El diferente método de natación de la anchoveta parece ser su estrategia para compensar su alto metabolismo estándar. Sin embargo, si asumimos una velocidad de natación más o menos real de 1-2 cuerpos por segundo, las larvas juveniles y primeras tallas adultas de la sardina tienen en el rango de 14-20°C menos costos metabólicos que las anchovetas de los mismos tamaños, especialmente en el rango larval.

REFERENCIAS

- ALAMO, A. 1980. Estudio sobre la alimentación de la anchoveta peruana Engraulis ringens J. durante el año 1976. Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario, ICANE, 258-263
- BEAMISH, W. 1964. Respiration in fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of gold fish (Carassius auratus L.). Canadian J. Zool., 42:161-175
- 1978. Fish swimming capacity (draft). Guelph University, Dept. of Zoology.
- BRETT, J.R. 1962. Some considerations in the respiratory metabolism in fish, particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 19(6): 1025-1038
- 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 21(5):1183-1226
- and D.B. SUTHERLAND. 1965. Respiratory metabolism of pumpkinseed (Lepomis gibbosus) in relation to swimming speed. J. Fish. Res. Bd. Can. 22(2):405-409
- ETNARSSON, H. y B. ROJAS DE MENDIOLA. 1963. Descripción de huevos y larvas de anchoveta peruana (Engraulis ringens). Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. 1(1):1-23
- EVERSON, E. 1976. The respiratory metabolism of some Antarctic fishes. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 27, pp 299-307
- FISCHER, W. 1958. Huevos, crías y primeras pre-larvas de la anchoveta (Engraulis ringens J.). Rev. Bio. Mar. Valparaíso, Vol. 8, 3, 113, 23.

- HETTLER, W.F. 1974. Influence of temperature on metabolic rate and growth of young Atlantic menhaden. J.Fish.Biol., 8:55-65
- HICKMAN, C.P., Jr. 1959. The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, Platichthys stellatus. Can. J.Zool. 37:997-1060
- HOUDE, E.D. and R.C. SCHEKTER. 1980. Functional and developmental responses of fish larvae to varying prey concentrations. Symposium on Early Life History of Fish, Woods Hole, Massachusetts, April 1979. Rapp.P.-v.Réun.Cons.int.Explor.Mer 178 (in press).
- HUNTER, J. 1976. Culture and growth of northern anchovy, Engraulis mordax, larvae. Fish.Bull.U.S.A. 74:81-88
- JOB, S.V. 1955. The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis. Pub.Ontario Fish.Res.Lab. N° 73, 39 pp.
- JORDAN, D.S. and B.W. EVERMAN. 1896. Fishes of north and middle America. A descriptive catalogue of the species found in the waters of North America, North of the isthmus of Panama. Bull.U.S.Nat.Mus. 47(1):124
- LASKER, R. 1970. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California Current. in Marine Food Chains, edited by J.H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh. p. 165-184
- 1975. The physiology of Pacific sardine embryos and larvae. W.S. Bureau of Commercial Fisheries Biological Lab., La Jolla, Calif. Rep. Vol. X
- and THEILACKER. 1962. Oxygen consumption and osmoregulation by single Pacific sardine eggs and larvae (Sardinops caerulea Girard). J.Cons.Int.Explor.Mer. 27(1):25-33
- MOORE, R. 1976. Seasonal patterns in the respiratory metabolism of the mullets Mugil cephalus y Mugil curema. Contributions in Marine Science. Vol. 20:133-145

- SAMAME, M. 1977. Determinación de la edad y crecimiento de la sardina (Sardinops sagax sagax). Bol.Inst.Mar Perú-Callao N° 3(3):95-112
- SAUNDERS, R.L. 1963. Respiration of Atlantic cod. J.Fish.Board. Can. 20:373-386
- SAUNDNESS, G. 1957. Notes on the energy metabolism of the cod (Gadus callarias L.) and the coalfish (Gadus virens L.) in relation to body size. Fiskeridirektorat.Skrifter, Ser. Havundersøck 11, 1-10
- TRUMBLE, R. 1979. The bioenergetic equation (Thesis PH.D. Dissertation), Washington University.
- VILLAVICENCIO, Z. 1981. Investigación preliminar de los requerimientos energéticos de anchoveta adulta (metabolismo estándar y actividad). Bol .Inst.Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario, ICANE, 193-205
- F. LAZO y G. CONTRERAS. 1981. Estudio del metabolismo estándar, requerimiento total de energía y actividad en juveniles de sardina (Sardinops sagax). Bol.Inst.Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario, ICANE, 206-214
- WEIHS, D. 1974. Energetic advantages of burst swimming of fish. J.Theor.Biol. 48:215-229
- 1980. Energetic significance of changes in swimming modes during growth of larval anchovy, Engraulis mordax. Fishery Bull. Vol. 77(3):597-604
- WINBERG, G. 1966. New information of metabolic rates in fishes. Fish.Res.Bd.Canada, trans. Serie 362. Darmouth, N.S. p. 202
- WOHLSCHLAG, D. and R. JULIANO. 1959. Seasonal changes in bluegill metabolism. Limnol.Oceanog. 4(2):195-202

Tabla 1. Coeficientes de relación y factores de conversión.

Table 1. Coefficients and factors used in this work.

SIMBOLOS	COEFICIENTES DE RELACION	VALORES	
		Anchoveta	Sardina
a	Coef. general de metabolismo	0.02655 ¹	0.00603 ¹
b	Coef. de temperatura	0.09589 ¹	0.13679 ¹
c	Coef. de peso	0.90 ²	0.90 ²
d	Coef. de velocidad	0.03601 ¹	0.99710 ¹
f	Coef. de peso-longitud	0.0215 ³	0.02688 ⁴
h	Coef. de peso-longitud	2.60400 ³	2.70530 ⁴

FACTORES DE CONVERSION:

1 mg O ₂	= 3.34 cal	1 ml O ₂	= 4.8 cal ⁶
1 g anchoveta	= 1151 cal ⁵	1 g peso seco	= 5 g peso húmedo ⁶
1 g sardina	= 1400 cal ⁵		

1 Villavicencio, 1981

2 Moore, 1976

3 Datos del sur de la pesquería industrial, 1980

4 Datos del BIC Profesor Siedlecki, 1980

5 Comunicación personal de G. Sánchez, 1981

6 Trumble, 1979

Tabla 2. Comparación entre los valores calculados para anchoveta y sardina en este trabajo y los datos de la literatura para otras especies.

Table 2. A comparison of values calculated in the present work, for anchoveta and sardines, with those in the literature for other species.

Referencia	Especie	Temp. (°C)	Long. (cm)	Peso húmedo	Nivel de actividad	Costos metabólicos		Unidades
						literatura	calculados	
LASKER (1970)	Engraulis mordax	17-20	1.4	6.5mg	"descanso activo"	0.013-0.024	0.005-0.007	cal/Aa/h.
LASKER (1970)	Engraulis mordax	14	0.4-2.0	0.15-2.3mg	"activo"	0.48 -100.2	0.63-65.9	$\mu\text{lo}_2/\text{Aa}/\text{d}$
WEIHS (1980)	Engraulis mordax	17	0.3-0.4	0.06-0.15mg	"descanso-activo"	0.07 - 0.5	0.014-0.035	$\mu\text{lo}_2/\text{Aa}/\text{h}$
LASKER & THEILACKER (1962)	Engraulis mordax	15.5	" a d u l t o s "		rutina	14.4	12.0	cal/g/d
VILLAVICENCIO (1981)	Engraulis ringens	15	12.0	12.6g	estandar	8.97*	7.0	cal/g/d
VILLAVICENCIO (1981)	Sardinops sagax	15	8.5	3.2g	estandar	13.84*	10.6	cal/g/d
LASKER (1970)	Sardinops	19	12.2	25.0g	rutina	3.76*	3.4	cal/g/d
MOORE (1976)	Mugil cephalus	20		140.0g	rutina	8.73*	7.8	cal/g/d
HETTLER (1974)	Brevoortia	15		6-78g	rutina	336.7	345.	cal/Aa/d
BRETT (1964)	Oncorhynchus nerka	15	18.8	55.2g	estandar	104.0	96. (S) 110. (A)	$\text{mgO}_2/\text{Aa}/\text{h}$
BEAMISH (1981)	Tilapia nilótica	20	19.5	62.6g	estandar	330.0	603. (S) 315. (A)	$\text{mgO}_2/\text{Aa}/\text{h}$
						0.17-0.23	0.08-0.20 (S)	$\text{mgO}_2/\text{g}/\text{h}$
							0.14-0.17 (A)	$\text{mgO}_2/\text{g}/\text{h}$
						71.	31. (S) 75. (A)	$\text{mgO}_2/\text{kg}/\text{h}$
						120.	63. (S) 120. (A)	$\text{mgO}_2/\text{kg}/\text{h}$
						0.185	0.185 (S)	$\text{mgO}_2/\text{g}/\text{h}$
							0.292 (A)	$\text{mgO}_2/\text{g}/\text{h}$

(A) = Anchoveta (Engraulis ringens) (S) = Sardina (Sardinops sagax)

* = valores experimentales

Figura 1. Metabolismo estándar de anchoveta y sardina a tres diferentes temperaturas para diferentes pesos y longitudes.

Figure 1. Standard metabolism of anchovy and sardine at three different temperatures in relation to body weight and length.

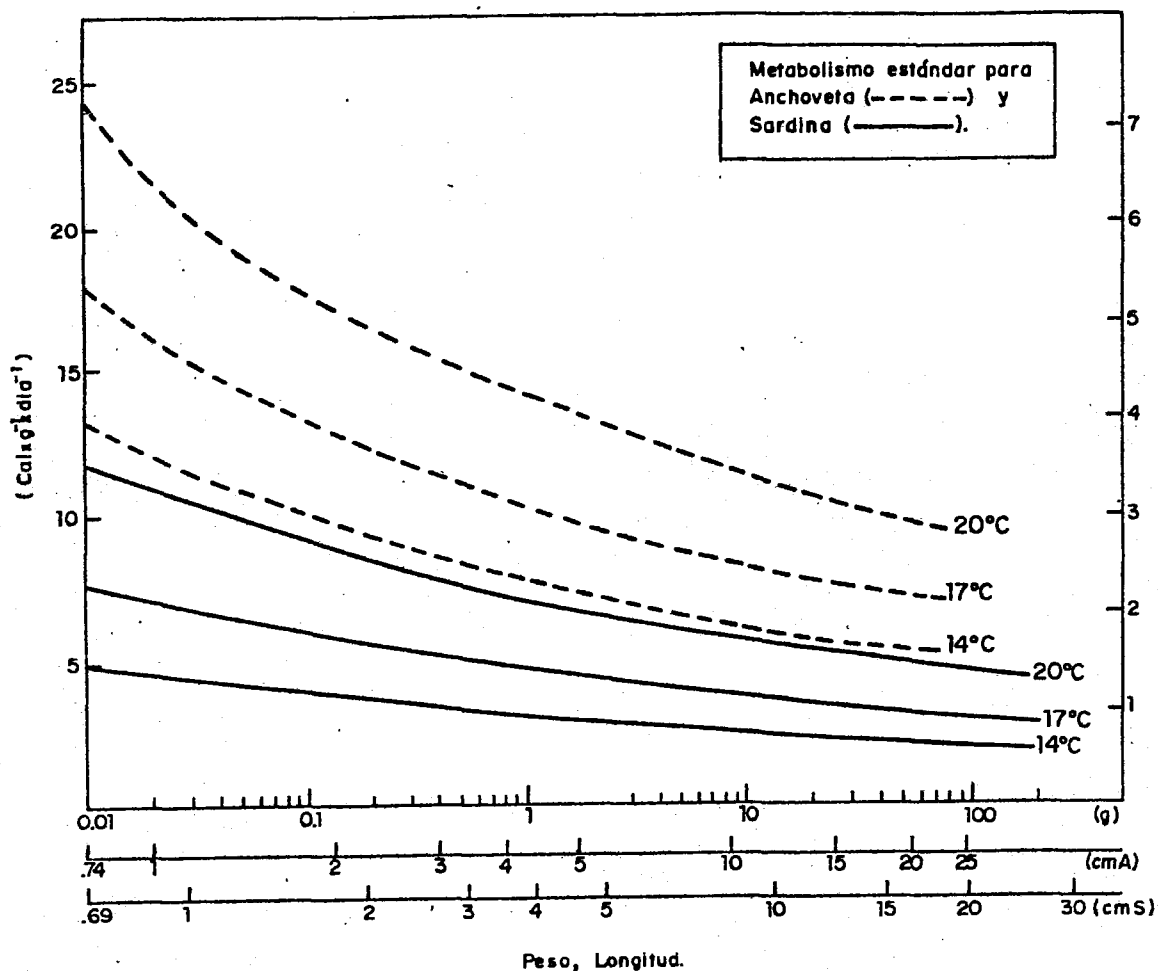


Figura 2. Metabolismo de rutina (velocidad de natación = 1 cuerpo por segundo) de anchoveta y sardina a tres diferentes temperaturas para diferentes pesos y longitudes.

Figure 2. Routine metabolism (swimming speed = 1 body length per sec.) of anchovy and sardine at three different temperatures in relation to body weight and length.

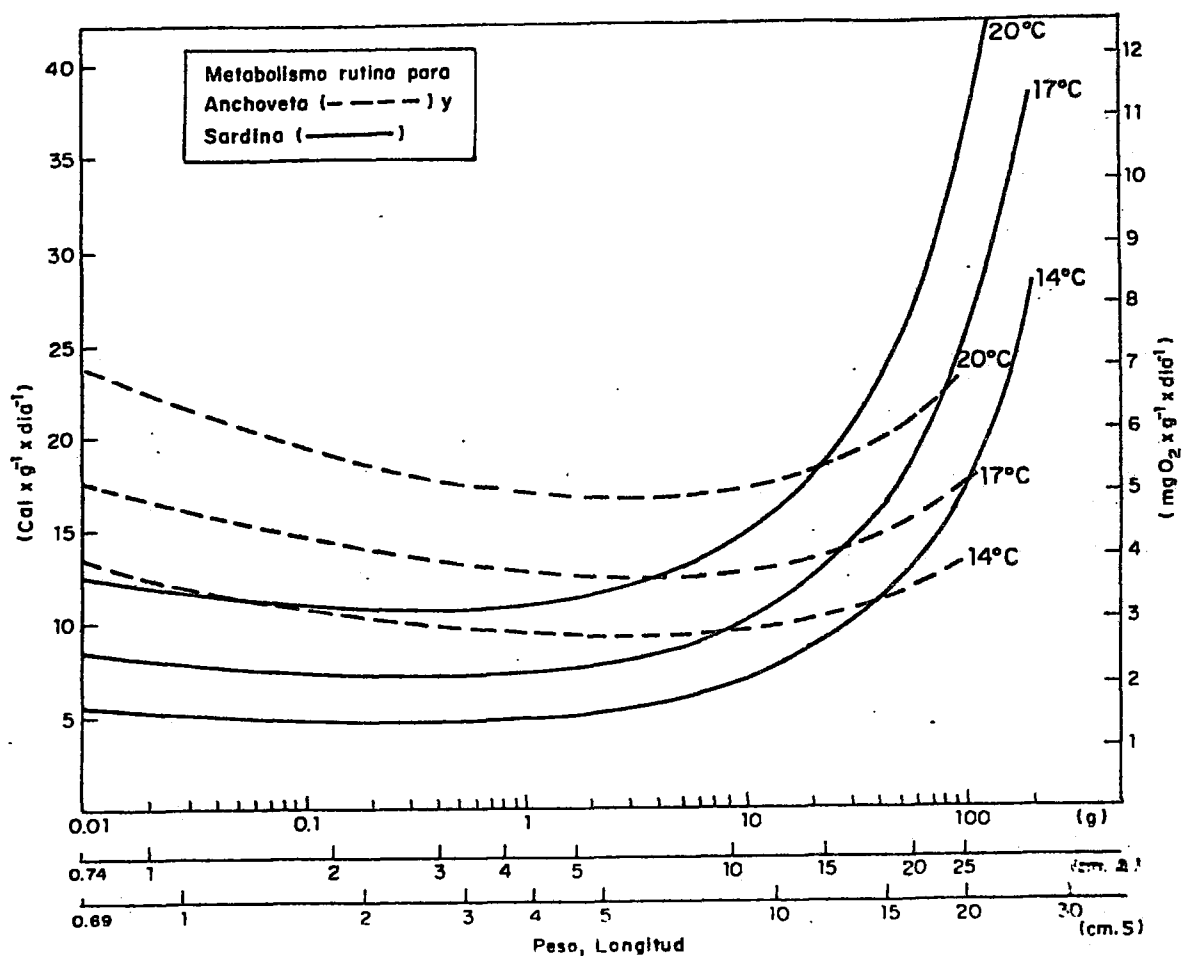


Figura 3. Metabolismo activo a diferentes niveles de velocidad de natación (cuerpos por segundo) para cuatro diferentes pesos de anchoveta (---) y sardina (—) y a una temperatura constante de 17°C.

Figure 3. Active metabolism of anchovy (---) and sardine (—) at 17°C in relation to swimming speed and body length.

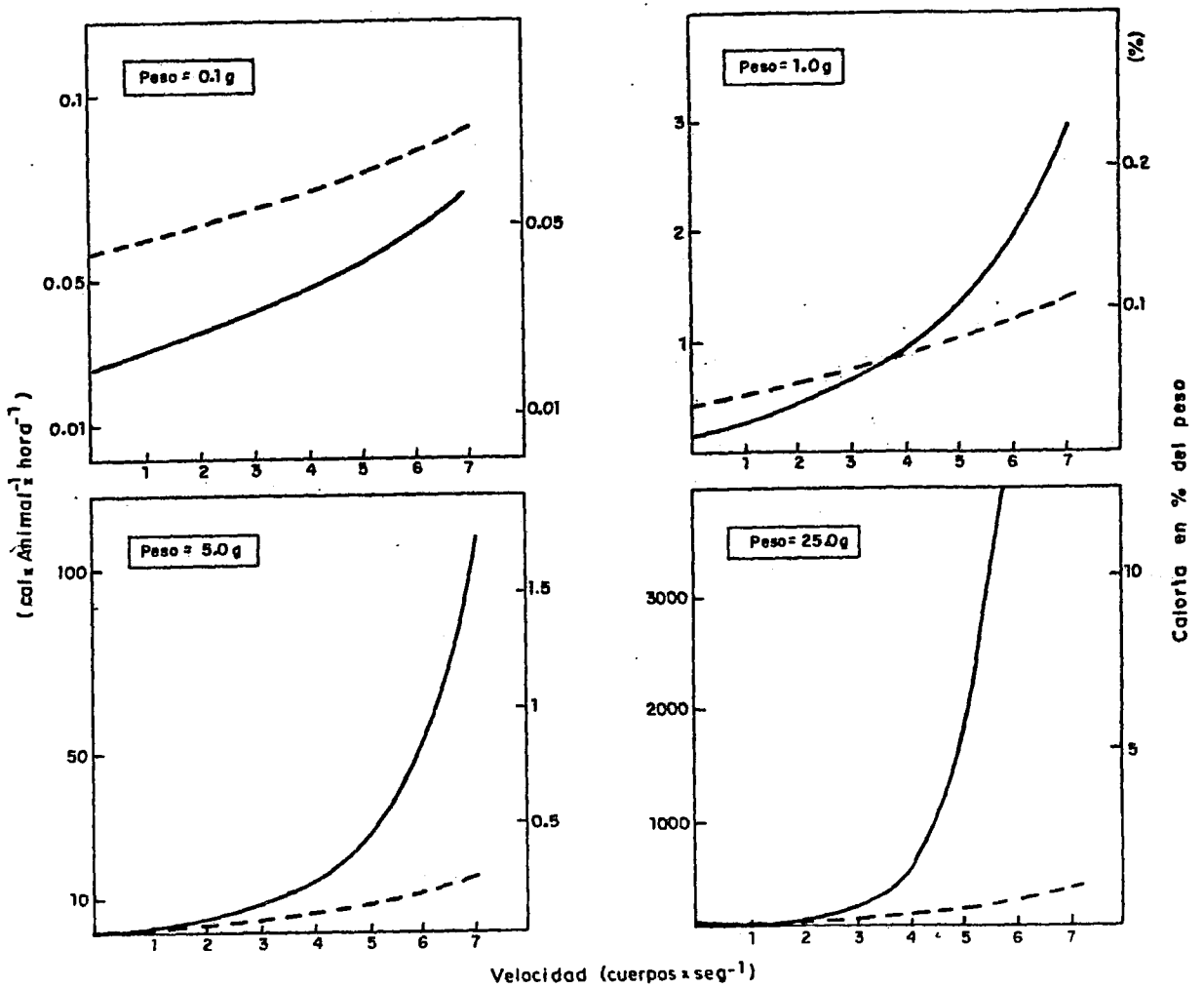


Figura 4. Influencia de 6 grados de diferencia (14 a 20°C) de la temperatura en el gasto de energía adicional necesaria para este cambio para diferentes pesos de anchoveta (---) y sardina (—), (velocidad de natación = 1 cuerpo por segundo).

Figure 4. The additional energy which anchovy (---) and sardine (—) have to invest for a temperature change of 6°C (from 14°C to body weight (swimming speed = 1 body length per sec.)

