

CREIXEMENT RELATIU I AL·LOMETRIES

Comunicació presentada el dia 28 d'abril de 1967 per

C. BAS i PEIRED

Investigador de l'Institut d'Investigacions Pesqueres
(Barcelona)

El creixement és sens dubte una de les característiques fonamentals de tots els éssers vivents. Créixer, però, no és un fenomen senzill, bé que la seva presència universal li tregui vàlua aparent. Cal que considerem amb més de precisió què entenem per creixement. Podem distingir dues formes diferents: creixement per augment de matèria viva, fruit d'alguna manera de la pròpia activitat vital, i creixement per augment de volum inherent a l'augment de matèria encara que aquest augment no estigui directament lligat a l'activitat vital, per exemple, l'augment de turgència per osmosi en les plantes mústiques. Caldria, això no obstant, indicar aquí que la diferència podrà no ésser essencial, ja que en l'exemple utilitzat, l'aigua de cap manera no podria ésser considerada com una matèria inerta en l'organització de l'ésser viu. A més, l'organisme no es pot considerar totalment passiu quant a l'entrada de l'aigua dins d'ell.

D'altra banda, el creixement experimenta en moltes espècies una certa ritmicitat; no creix d'una manera contínua; almenys no mostra tostemps la mateixa intensitat. Possiblement, en aquest aspecte els peixos són animals que es presten molt a l'estudi d'aquests ritmes. Això, a semblança del que passa en els arbres, resta marcat en les estructures dures i pot ésser utilitzat per a la interpretació de l'edat i de la manera com el creixement ha estat portat a terme fins al moment present.

Un dels aspectes més suggestius en l'estudi del creixement és la possibilitat d'expressar-ne matemàticament les lleis fonamentals. Són ja moltes les expressions matemàtiques en tal sentit; em sembla, això no obstant, que Bertalanffy és qui ha donat una expressió més clara i constructiva. La seva idea arrenca del fet que el creixement no és altra cosa que el balanç entre allò que s'integra en l'organisme per diferents mitjans, i allò que és destruït per tal de proporcionar l'energia necessària i suficient per al manteniment de la vida.

$$\frac{dp}{dt} = Hn^n + Kn^m$$

En el segon membre de l'expressió anterior la primera part representa tot el que és assimilat, essent H la taxa de síntesi de matèria viva per la

unitat de superfície fisiològica activa. La segona part correspon a tot el que és destruït i K és la unitat de massa destruïda per unitat de massa vivent. Aquí són usats conceptes purament biològics i d'equilibri energètic, que és el que en definitiva compta en l'activitat dels éssers vivents. Altrament, l'expressió esmentada és susceptible de transformació no massa complicada que li permet d'integrar-se dins les mesures utilitzades ordinàriament en l'estudi de la dinàmica de les poblacions naturals, en la qual dinàmica el creixement fa un paper transcendental.

Per tal de continuar en el nostre camí cal que diguem dues paraules de la forma. Podríem dir que la forma dels éssers vivents és una superfície d'equilibri entre el medi intern i el medi extern. Bé és cert que es poden donar circumstàncies una mica d'això, però en la majoria dels exemples que podríem assenyalar ens trobaríem amb fenòmens de tipus residual aliens al medi del moment, no florents en el moment actual. Possiblement el que hi ha de més interessant en l'estudi de la forma són els models i llurs limitacions. Moltes d'aquestes limitacions arrenquen d'una concepció purament física del problema. Efectivament: només tenint en compte que la relació entre superfície i volum esdevé com un és a tres, ja deduïm que en tot organisme en creixement l'augment de volum —diguem-ne pes— és força més accelerat que el de les superfícies sobre les quals gravita aquest pes. Bé que, com es pot deduir i són nombrosos els exemples, això representa una seriosa limitació, també és l'origen d'on arrenquen noves estructures —adaptacions— per tal d'esmenar aquesta dificultat. Així, per exemple, els arbres estan limitats en llur creixement en alçària pel fet que la secció basal augmenta més lentament que no la massa total de l'arbre que gravita sobre ella. En un altre aspecte l'augment en diàmetre implica una dificultat en la provisió del nodriment; o bé s'estructura un sistema de vasos, que és el cas dels organismes superiors, o el vegetal va morint per dintre, cosa que s'esdevé en els arbres; recordem que la fusta és un acull de cèl·lules mortes i endurides; no mengem i serveixen al sosteniment de la planta. Un cas semblant al que acabem d'esmentar és el que es dona en l'esponja d'aigua dolça *Ephydatia fluviatilis*, en la qual la petita massa de l'esponja redueix excessivament el nombre de coanoflagellats encarregats de la captura de les partícules alimentàries al mateix temps que la força en què l'aigua és succionada per l'òsculum esdevé massa fluixa. Aquesta situació és millorada mitjançant l'estirament de l'òsculum en forma de xemeneia.

L'evolució de les formes i fins i tot del mateix creixement pot donar lloc a l'aparició de sèries estructurals verament sorprenents. A títol solament d'exemple fixem-nos en la sèrie que s'esdevé de la transformació de l'alga cloroficea *Monostroma* unistratificada que podria donar lloc per embolcallament a una altra espècie estretament emparentada amb ella

Enteromorpha intestinalis, i d'aquesta passem a *Enteromorpha linza* mostrant un principi d'esclafament entre les dues làmines, i finalment *Ulva*, igual que *Monostroma* però constituïda per la doble paret de cèl·lules prismàtiques ben característiques. Aquest és solament un dels exemples que poden sorgir i de les sèries que hom podria escatir en una investigació d'analogies morfològiques.

Certament que en aquest moment l'equilibri resulta força més interessant. Hem dit també que la forma resulta d'una situació d'equilibri entre medis. És, d'altra banda, inherent a la natura dels éssers vivents l'existència d'anomalies, irregularitats, ritmes, etc. Mentre aquests mostren una amplitud permesa dins els límits d'elasticitat de la forma en equilibri sempre trobem que d'una manera o altra hom retorna a l'estat primitiu. Però quan aquestes oscil·lacions depassen aquesta elasticitat poden ocórrer dues coses: o s'esdevé la mort o s'adquireix una nova constant d'equilibri. Ben pensat, la mort és també una nova forma d'equilibri, bé que encloï un sentit més transcendent en la seva transformació. Encara que sigui solament a títol informatiu sense implicar res en allò que toca a la seva validesa, cal dir, seguint les idees de MAC-BRIDE, que el creixement de l'ou fecundat expressat d'alguna manera en funció del seu ritme de divisió cel·lular marca una oscil·lació de ritme cada cop més alt que finalment queda destruïda; en aquest moment és quan apareix en la massa cel·lular aparentment uniforme un principi de diversificació: l'equilibri s'esdevindrà en un nou pla; de primer tenim uniformitat, ara tenim organització.

Passem ja al concepte d'allometria. Aquest concepte ha estat molt emprat en l'estudi de les diferents parts d'un organisme en creixement; creixement relatiu, i d'aquí, d'alguna manera estructura de la forma. Com sigui que l'expressió formulística emprada mostra una constant exponencial, aquesta és la que veritablement ens dona la natura de les relacions existents entre les mesures o quantitats comparades.

És clar que per a entendre'ns d'alguna manera assignem un valor constant a un factor de relació que en més o menys escala ha d'ésser variable. Precisament el mèrit d'aquesta expressió posada per HUXLEY prové del fet que amb força exactitud això és cert, almenys per a determinats períodes del cicle biològic. Aquestes relacions es mouen dins camps estrets: al voltant d'1 quan comparem mesures d'igual ordre; al voltant de 2 quan hi ha en joc llargades i superfícies, per exemple; i de 3 quan la massa o el pes són comparats amb la llargada.

Cadascun dels períodes vitals als quals s'adapta una constant específica, podem anomenar-lo «període de regularitat», i en la relació proposada per HUXLEY:

$$y = a + x^k$$

k romandrà constant.

També veurem que la variació de k és el que veritablement té interès, car ens diu sobre la variació en la forma i ens permet de comparar situacions ambientals i les reaccions dels organismes a elles exposats. Altra-ment, com veurem més endavant, la comparació sobre el cos dels diferents valors obtinguts en comparar les diferents parts de l'organisme sembla poder-se dibuixar uns gradients morfogenètics.

En general, les relacions entre mesures en no mantenir-se constants al llarg de tota la vida poden mostrar dos tipus de variacions: unes queden reflectides en el valor de k , i gràficament en una inclinació de l'expressió gràfica logarítmica; d'altres s'expressen millor variant la constant a , o sigui que la gràfica roman paral·lela però a diferent nivell; la seva interpretació és certament difícil, ja que s'hi barregen influències de la pròpia expressió matemàtica.

En realitat, l'allometria porta en ella mateixa quelcom més que una simple relació de mesures; porta d'una manera implícita el sentit d'un impuls desencadenat en una direcció donada. Aquest sentit, el creiem força més interessant que el valor absolut allomètric. Podríem avançar que si imaginem el creixement descompost en una sèrie de fraccions des del punt de vista allomètric una variació implicarà una nova i diferent distribució de l'energia de creixement disponible i, per tant, pot portar implícita una disminució de l'impuls en una altra part o funció orgànica. Certament, això només esdevindrà cert si considerem integrats en els fenòmens allomètrics les relacions de tipus químic —aquí cal recordar la llei de masses— i els fenòmens fisiològics en el sentit més ampli. Aquestes distribucions de l'impuls de creixement són la causa que a vegades, mentre el total de l'organisme disminueix, l'impuls de creixença d'una part d'ell, especialment el cap, pot mantenir el seu ritme primitiu.

Resumint aquestes idees hom pot dir que si els valors allomètrics s'estudien sobre el cos dels organismes vivents i ensems es distribueixen segons els temps —això és el cicle vital— sorgirà a la nostra consideració un gradient allomètric indicador d'un flux morfogenètic que certament hom haurà de relacionar amb l'estat funcional i amb l'ambient que envolta l'ésser vivent estudiat.

La formulació ideal hauria de donar-nos la variació múltiple de diferents punts. Certament que l'anàlisi de la covariància és una bona arma en aquest punt. Ajudaria molt a la solució dels problemes referir les variacions a una mesura de ritme uniforme. En aquest sentit s'ha suggerit el pes com a millor que la longitud total; entre altres raons, de la mateixa formulació de BERTOLANFFY hom dedueix que, certament, és el pes el que en resulta immediatament; la longitud n'és solament una conseqüència.

Abans de passar endavant caldrà dir quelcom referent al mecanisme en el canvi de forma. Diferències en la forma del cos es troben entre po-

blacions d'un any a l'altre, entre grups semblants, etc., sense que això vulgui dir de cap manera canvis del bagatge genètic, sinó simplement variacions, oscil·lacions dèiem abans, del model establert. Aquí pot succeir, o bé un canvi en el pendent d'un determinat període de regularitat, o bé que aquest canvi tingui lloc a mides corporals diferents de les normals. Caldrà esbrinar si són ambdós factors conjuntament els que influeixen, o bé si cadascun actua per separat en el mecanisme de la forma. És molt comú que hi hagi influències del segon grup. Al contrari, el valor de la k sembla ésser molt constant no solament entre individus del mateix grup, sinó fins i tot entre microgrups relativament afins. Així, solament com a exemples hom pot indicar que les variacions de temperatura en els primers estadis, variacions en el moment de la reproducció, influeixen decididament en la forma.

Sembla deduir-se que la forma és independent en el sentit de causalitat de la taxa de creixement, bé que, com hem vist abans, variacions en el moment de la inflexió poden servir de mecanisme de variació en la forma. Això ens inclina a pensar en una forta base genètica en allò que fa referència almenys al model general establert.

Un model de creixement que em sembla adient per a indicar influències i certs mecanismes en el desenvolupament és el que ens forneix *Gadus palasson*. El creixement d'aquesta espècie ha estat molt finament estudiat utilitzant els seus otòlits i les bandes anuals corresponents. Si les taxes de creixement expressades en funció de la diferent amplitud del nucli i de les bandes circumvoltants es relacionen mútuament, hom pot observar dos aspectes importants: primer, que existeix una relació negativa entre un major èxit del creixement inicial i els creixements semianuals posteriors, i segon, una major influència en els períodes hivernals quan l'impuls de creixença està minimitzat. Aquí, si no perdem de vista les especials circumstàncies que caracteritzen la biologia d'aquest peix, sorgeix un model que ens permet de regular automàticament el seu desenvolupament i l'èxit de les masses de poblament en anys successius. D'altra banda, si relacionem això amb la influència que la mida del cos té en la forma, podrem veure que no serà estranya l'aparició de variacions cícliques partint d'aquesta ritmicitat exposada.

Caldrà considerar encara diferents influències observades i que semblen manifestar-se en les variacions morfogenètiques. Prego que em permeteu d'utilitzar exemples extrets del meu treball quotidià. La influència ambiental és ben palesa en els peixos. Així, els peixos que viuen preferentment a la zona costanera, on les característiques ambientals són fonamentalment canviants, temperatura per poc gruix de la massa d'aigua, salinitat per la influència de les aportacions d'aigües continentals, la turbulència dels trencalls, també la constant evolució dels fons generalment

sorrencs, fa que els animals que hi viuen estiguin adaptats a aquestes variacions o bé independitzats en certa manera de l'ambient. Un bon exemple és el del *sonso* (*Ammodytes cicerellus*). Aquest peix té un cicle biològic molt curt i, altrament, una tendència a viure soterrat. En aquest aspecte el creixement relatiu del cap és interessant. Fins als sis centímetres de longitud total el cap creix lentament, $k = 0,512$; al contrari, des d'aquest moment fins a la maduresa sexual, que s'esdevé als 10 cm de longitud total, l'índex de creixement relatiu és gairebé isomètric ($k = 0,951$); finalment torna a regressar. Certament que el *sonso* barrinarà tant més fàcilment com més punxegut tindrà el cap. Aquí potser no hi ha un canvi ambiental immediat, però no hi ha cap dubte que la influència de l'ambient ha acabat per establir una variació en el model genotípic de la forma.

En aquest sentit són notables les variacions observades en comparar *Mullus barbatus*, roger de fang, i *Mullus surmuletus*, roger de roca. Mentre la primera d'aquestes espècies es caracteritza per la seva regularitat en el creixement relatiu, la segona mostra una forta inflexió corresponent al moment que abandona l'ambient sorrenc costaner per anar a viure entre les roques. Aquesta variació en el valor de k , considerada com a molt constant, és sempre negativa i mostra una inflexió molt sensible entre 10 i 12 cm tot passant la k de 0,845 a 0,688. A l'espècie *Mullus barbatus* en comparar, per exemple, el creixement relatiu del cap a les costes de Barcelona, Blanes i l'Egeu, es mostra una gran semblança entre aquests últims llocs; cal recordar també una semblança de l'estructura litoral.

Una gran adaptació al fons l'observem en *Phycis blennoides*, la molla; les diferents parts de l'organisme es mostren pràcticament isomètriques, solament el cap indica lleugeres variacions. En els ambients abissals, de gran esterilitat ambiental, la regularitat és ben patent; solament la mida dels ulls és digna d'ésser mencionada: tots coneixem que molts dels peixos abissals tenen ulls desmesuradament grossos, mentre que uns altres són gairebé cecs.

Finalment cal dir dues paraules d'aquells peixos que, al llarg de l'any, alternen el fons amb la superfície: en són exemples ben clars la sardina i el verat; la trajectòria de llur desenvolupament, un continuat zigzagueig ben d'acord amb aquestes variacions ambientals. Aquestes constants variacions fan que aquestes espècies siguin molt vulnerables, ja que els moments de crisi són portes obertes per on l'ambient pot actuar en el model de la forma. Així, a poc a poc es van modelant les espècies fins a adquirir les formes de major estabilitat i d'adaptació.

Cal distingir en considerar les influències que de manera més directa mostren llur influència sobre la forma; aquestes són les següents: el desenvolupament sexual, especialment la primera maduresa; l'ambient

i les seves variacions, i, finalment, existeixen canvis deguts a variacions en l'estructura genètica.

Influències de tipus sexual: molts dels peixos mostren d'una manera clara variacions que cal atribuir a influències de tipus genitat. En molts dels animals en general s'esdevé de forma semblant. Els vegetals no estan al marge d'aquesta llei general. En molts de casos les variacions en el valor de la constant k és de signe més o menys positiu, però en les nostres experiències particulars hem pogut observar alguns casos de variacions en el sentit contrari. Aquesta variació morfogenètica és especialment ostensible en el creixement relatiu del cap; fins i tot en aquelles espècies en les quals la isometria és la nota predominant. En les espècies que considerem bentopelàgiques, les variacions sembla que es repeteixen en cada cercle reproductiu de manera ben patent; al contrari, en els animals de fons això passa més desapercebut. A vegades aquestes variacions poden esdevenir emmascarades perquè variacions d'altre tipus les dissimulen.

Les experiències de PICKFORD, ARZ, etc., sembla que indiquen que l'acció diferenciadora recau especialment sobre l'hormona del tiroide anterior a la que la hipòfisi exerceix sobre el desenvolupament en general. D'altra banda, els factors de tipus ambiental exerceixen llur influència damunt la secreció del tiroide, i aquesta d'alguna manera controla la maduració sexual. Sabem també que el desenvolupament precoç del sistema genitat retarda el desenvolupament general. Aquí tenim un sistema d'autoregulació en el creixement relatiu.

Quant a les influències de tipus ecològic ja hem esmentat més amunt algunes idees. Aquí indicarem solament a títol d'exemple que en el verat es dona un canvi en gairebé totes les constants del creixement relatiu corresponent al moment que aquest peix abandona les aigües costaneres per anar a habitar en alta mar lluny de la costa. Aquí també, segons BOUGIS, existeix una relació ben clara entre la variació en la longitud de les aletes pectorals i dels filaments subbucals en el roquer i el desenvolupament de les cèl·lules del tiroide. Els autors anteriorment esmentats troben una relació entre la temperatura i l'acció de l'hormona tirotròpica que es podria relacionar en la disminució de la temperatura en les aigües més profundes. En l'espècie *Fundulus heteroclitus* la temperatura òptima és de 2° C. Recordem, però, que l'acció del tiroide és anterior a la de la hipòfisi. Possiblement aquí no es tracta d'influències immediates de l'ambient sobre la forma, sinó de ritmes adquirits d'alguna manera, bé que ben certament sota la influència de l'ambient.

Finalment, com a exemples de variacions clarament d'influència genètica podríem citar l'esmentat anteriorment d'*Ammodytes cicerellus*, i el desenvolupament de les aletes pèlviques filiformes de *Phycis blennioides*. En tots dos casos la utilitat de les variacions és manifesta, però aquestes

han estat ja integrades en l'organisme talment que esdevenen igualment amb independència de quines siguin les circumstàncies que envolten l'animal. Ha entrat a constituir un nou model de desenvolupament.

Per acabar voldria dir solament dues paraules sobre la significació que pugui tenir cada una de les dues constants assenyalades en l'expressió matemàtica anterior. Les variacions de a es representen en variacions gràfiques paral·leles. Sembla que la influència del temps pot tenir algun significat, com també petites variacions en l'ambient que envolta l'animal. Algunes variacions en aquest sentit, observades entre el roger de fang a Barcelona i a Blanes, poden ésser degudes a aquest motiu. D'altra banda, si comparem diferents sèries de relacions al·lomètriques entre distints animals, observem que aquells éssers que viuen normalment en medis ambientals caracteritzats per llur estabilitat mostren valor de h pròxims a la unitat i molt constant al llarg del desenvolupament. Mentre que en el cas contrari les variacions són la nota característica tot cercant en l'esdevenidor de la vida i de l'evolució llur la manera d'arribar a les formes d'estabilitat o almenys a un equilibri amb el medi que les envolta.

Totes aquestes variacions de què hem parlat es manifesten d'una manera especial a la regió cefàlica potser com a portadora dels òrgans rectors, i a partir d'ella podem establir una sèrie de línies d'igual gradient de diferenciació o morfogenètic. Aquí acabem tot recordant que aquesta organització no és d'una part, sinó que enclou la totalitat de les activitats de l'ésser vivent: créixer és viure.

BIBLIOGRAFIA

- BAS, C. 1964. — *Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterráneo Occidental*. «Inv. Pesq.» 27, 13-119.
- BAS, C. 1965. — *Développement de l'otolithe de Gadus potassou*. «R. et. Procès-Verbaux des Réunions de la C.I.E.S.M.M.», XVIII (2).
- BONNER, J. T. 1952. — *Morphogenesis*. Princeton University Press.
- MARTIN, W. R. 1949. — *The mechanics of environmental control of body form in fishes*. «University of Toronto. Biological series», LXX.
- NEEDHAM, J. 1950. — *Biochemistry and morphogenesis*. Cambridge at the University Press.

CARLES BAS: *Creixement relatiu i alometries.*
Relative growth and alometry.

SUMMARY

Together with the process of growth exists differentiation. The morphological differentiation is closely linked to growth in a special way, that is: differential growth. The study of differential growth implies comparison of the part with the whole: allometry. It is of great interest to compare the different ways of differential growth in living beings. The influence of the internal and external environment is manifested through all the variety of eminently functional structures.

From another point of view, allometry seems more related to a distribution of energy that to a variation of growth of the different parts. It is important to stress, with Needham, that the idea of allometry includes, besides the morphological aspect of growth, all the vital activities, for instance: the physiological rhythm, the chemical variations and so on... In this sense the activity of the entire living being may be integrated.