

**DETERMINACION DE LAS RELACIONES EXISTENTES ENTRE LA
TEMPERATURA AMBIENTAL, LA MASA VISCERAL Y CORPORAL, LA
LONGITUD CORPORAL, EL AREA MUSCULAR Y LA FRECUENCIA
RESPIRATORIA DE *Carassius auratus***

TRABAJO DE GRADO

RICARDO ALBERTO RINCÓN OBANDO

**HERNAN HURTADO GIRALDO Ph.D.
DIRECTOR**

**EDWIN GÓMEZ RAMÍREZ B.CMsc.
CODIRECTOR**

**UNIVERSIDAD MILITAR NUEVA GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGÍA APLICADA
2008**

TABLA DE CONTENIDO

1. JUSTIFICACIÓN
2. INTRODUCCIÓN
3. OBJETIVOS
 - 3.1 OBJETIVO GENERAL
 - 3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS
4. MARCO TEÓRICO
 - 4.1 Clasificación del *C. auratus*
 - 4.1.1. Teleósteos
 - 4.1.2. Familia Cypriniidae
 - 4.1.3. Especie *Carassius auratus*
 - 4.1.4. Morfología del *C. auratus*
 - 4.2. Variedades
 - 4.3. Distribución
 - 4.4. Alimentación
 - 4.5. Importancia económica
 - 4.6. Medios para la respiración
 - 4.6.1. Respiración en el agua
 - 4.6.2. Branquias
 - 4.6.3. Tipos de branquias
 - 4.6.4. Mecanismo de respiración
 - 4.6.5. Efectos de la hipoxia en peces
 - 4.7. Sistema muscular en peces
 - 4.8. Sistema circulatorio
 - 4.8.1. Anatomía del aparato circulatorio
 - 4.8.2. Sistema circulatorio
 - 4.8.3. El corazón
 - 4.8.4. El corazón en los peces
 - 4.8.5. Las arterias
 - 4.8.6. La sangre
 - 4.8.7. Bombeo del corazón
 - 4.9. Relación tasas metabólicas – masa corporal
 - 4.9.1. Tasa metabólica
 - 4.9.2. Efectos de la temperatura en los vertebrados
 - 4.9.3. Efectos de la temperatura en los peces
 - 4.9.4. Región visceral
 - 4.9.4.1. Estructura del tracto digestivo
 - 4.9.4.2. Esófago
 - 4.9.4.3. Estómago
 - 4.9.4.4. Ciego pilórico

- 4.9.4.5. Intestino
- 4.9.4.6. Páncreas e hígado
- 4.9.4.7. Riñón
- 4.9.4.8. Vejiga urinaria
- 4.9.4.9. Vejiga natatoria
- 4.9.4.10. Consumo de oxígeno en las vísceras de los peces
- 5. MATERIALES Y MÉTODOS
 - 5.1. Generalidades
 - 5.1.1. Aclimatación
 - 5.1.2. Medición de la frecuencia respiratoria
 - 5.1.3. Medición de longitud y peso
 - 5.1.4. Mediciones del área muscular
 - 5.1.5. Análisis estadístico
- 6. RESULTADOS
 - 6.1. Prueba de normalidad para los diferentes tamaños
 - 6.2. Influencia de la temperatura y el peso total sobre la Frecuencia respiratoria.
 - 6.3. Relación de la frecuencia respiratoria con la longitud total, longitud estándar, peso visceral y área muscular
 - 6.4. Relación entre el área muscular y el tamaño
 - 6.5. Relación del peso total con la longitud total, longitud estándar y el peso visceral
- 7. DISCUSIÓN
 - 7.1. Efecto de la temperatura y el peso en la frecuencia respiratoria
 - 7.2. Efecto de la longitud total, longitud estándar, peso visceral y área muscular en la frecuencia respiratoria
 - 7.3. Relación entre el área muscular y el tamaño
 - 7.4. Relación del peso total con el peso visceral, la longitud total y la longitud estándar
- 8. CONCLUSIONES
- 9. RECOMENDACIONES
- 10. AGRADECIMIENTOS
 - 10.1. Agradecimientos particulares
- 11. BIBLIOGRAFIA

JUSTIFICACIÓN

Uno de las actividades de mayor acogida desde hace varias décadas es la acuariofilia, pues los peces de gran colorido y las plantas que hacen parte de los acuarios se han convertido en parte esencial en la ornamentación de los hogares, brindando una excelente y distintiva apariencia a los recintos donde son ubicados (Grepe, 2001).

Inicialmente esta actividad no era fácilmente realizable, pero gracias a la tecnología desarrollada actualmente los obstáculos de años anteriores han quedado atrás y actualmente la acuariofilia puede ser practicada por cualquier persona gracias a los adelantos y a los equipos existentes (Grepe, 2001).

Entre la gran cantidad de peces ornamentales uno de los más, sino el de mayor importancia es *Carassius auratus* (Figura 1); el cual fué el primero reconocido como ornamental en el mundo entero (Smartt & Bundell, 1996).

El *C. auratus* es un pez anaerobio facultativo (Espelt *et al.*, 2003) con habilidad de sobrevivir sin oxígeno por períodos prolongados gracias a algunas estrategias metabólicas, como la conversión del lactato producto de la glucólisis anaeróbica en etanol y dióxido de carbono (Duncan & Storey, 1991; Shoubridge & Hochachka, 1981; van den Thillart *et al.*, 1983. En Duncan & Storey, 1991; Van den Thillart *et al.*, 1989). Por esta razón conociendo que el oxígeno es más escaso en aguas con temperaturas elevadas dada su poca solubilidad (Gratzek & Matthews, 1992), es de gran importancia determinar la respuesta metabólica de *C. auratus* (representada en su frecuencia respiratoria), al exponerlo a diferentes temperaturas; teniendo en cuenta que el *C. auratus* es un pez que aumenta sus requerimientos energéticos al encontrarse en temperaturas entre los 20°C y 26°C (Webster, 2002).

El hecho de conocer información como la frecuencia respiratoria de este pez puede ser un factor de importancia para los productores quienes podrían estimar la temperatura a la cual se deben mantener los peces para su óptimo desarrollo, teniendo en cuenta su desempeño según la etapa de crecimiento (mientras más pequeños requerirán más oxígeno por unidad de peso).

Además hay que considerar que la cantidad de oxígeno disuelto y los requerimientos de este, son factores principales que limitan la productividad en piscicultura siendo esencial para determinar la conversión alimenticia de la especie cultivada (Iwama *et al.*, 1997. En Peñuela-Hernández *et al.*, 2007).

Este estudio se realizó tomando en cuenta que el *C. auratus* es un pez con gran capacidad de adaptación fisiológica y bioquímica, especialmente a los cambios de temperaturas, por lo tanto se pretende evaluar su respuesta según el tamaño; teniendo en cuenta variables como la longitud, peso total, visceral y el área muscular.



Figura 1. *Carassius auratus*, el más famoso de los peces ornamentales.

INTRODUCCIÓN

Los peces han cobrado importancia frente a diferentes necesidades y requerimientos de los humanos; siendo utilizados como alimento, en la fabricación de fertilizantes, en compuestos de aceite de hígado, como concentrado de animales domésticos, en la fabricación de perlas artificiales y pegamentos, entre otros (Grepe, 2001).

El mantenimiento del *C. auratus* en estanques se inició gracias a que anteriormente los peces eran confinados hasta que eran necesitados como alimento. Este procedimiento hizo que los peces se reprodujeran iniciándose así un sistema primitivo de cultivo de peces que viene desde el siglo X después de Cristo. Inicialmente el *C. auratus* tuvo una finalidad meramente alimenticia, al ser un pez muy consumido en el lejano oriente, pero con el paso del tiempo adquirieron una importancia ornamental (Smartt & Bundell, 1996).

El *C. auratus* ha sido una de los peces ornamentales más importantes para el hombre siendo el primer pez domesticado. Aunque el *C. auratus* ha tenido un valor religioso en China, al ser la base de muchas leyendas respecto a su origen (Smartt & Bundell, 1996)

La diseminación del *C. auratus* se cree empezó en Indochina, Korea y países vecinos antes de su introducción a principios del siglo XVI a Japón, país en el cual se desarrollaron la mayoría de formas y colores exóticos conocidos. Se cree que hasta el siglo XVIII la cría de esta especie no se había realizado de manera importante (Smartt, 2001).

La primera introducción del *C. auratus* a Europa fué en Portugal. Los portugueses habían establecido un puerto en Macao en 1557 para tal fin y al

parecer los primeros *C. auratus* que serían enviados a Europa surgieron de Portugal, desde donde se dispersaría hacia el resto del continente (Smartt, 2001).

Para el mantenimiento de los peces en cualquier lugar en el cual se establezcan, es muy importante tener en cuenta condiciones como la temperatura, la cual tiene una influencia importante en el metabolismo del pez debido a que cuando presenta un aumento, el oxígeno se hace más escaso en el agua dada su poca solubilidad en aguas con elevadas temperaturas (Gratzek & Matthews, 1992).

Adicionalmente, para la producción de peces con finalidades de consumo u ornamentales, es oportuno realizar la medición de ciertas variables de crecimiento del pez, las cuales darán un indicio de los patrones de crecimiento de las especies cultivadas, proporcionando información importante con relación a la dieta y metabolismo del animal (Sagretti & Bistoni, 2001; Cook *et al.*, 2000; Cervero *et al.*, 2006. En Peñuela *et al.*, 2007; Steinarsson & Imsland, 2003. En Searle *et al.*, 2006; Glencross & Felsing, 2006; Valbuena & Cruz, 2006; Valbuena *et al.*, 2006; Randall & French, 2002; Pannevis & Earle, 1994. En Webster (2002); Zúñiga *et al.*, 2005 y Glencross & Felsing, 2006).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Determinar el efecto de la temperatura, la masa corporal, la longitud corporal y el área muscular en la frecuencia respiratoria del pez *Carassius auratus*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Definir la cinética de los cambios en la frecuencia respiratoria en respuesta a cambios en la temperatura ambiental.
- Definir la cinética de los cambios en la frecuencia respiratoria en respuesta a cambios en la masa corporal.
- Definir si hay una relación entre área muscular y frecuencia respiratoria.
- Definir si hay una relación entre el peso visceral y la frecuencia respiratoria.
- Definir si hay una relación entre la longitud corporal y la frecuencia respiratoria.

MARCO TEÓRICO

CLASIFICACIÓN DEL *C. auratus*

| | |
|-------------|-------------------|
| Reino | Animalia |
| Phylum | Cordata |
| Sub Phylum | Vertebrata |
| Superclase | Gnathostomata |
| Clase | Osteichthyes |
| Sub Clase | Actinopterygii |
| Infra Clase | Teleostei |
| Orden | Cypriniformes |
| Familia | Cypriniidae |
| Genero | <i>Carassius</i> |
| Especie | <i>C. auratus</i> |

Tomado de Smartt & Bundell (1996).

Teleósteos

Los teleósteos forman el grupo más grande de peces. Cuenta con más de 23.000 especies, más que en todas las otras clases de vertebrados combinados. Este grupo de peces surgió en la mitad o final del Triásico y aparentemente se dividió en cuatro radiaciones, tres que dieron origen a distintas subdivisiones primitivas y una cuarta que produjo los grupos más avanzados que viven hoy en día (Tyagi & Shukla, 2002b; Helfman *et al.*, 2000).

Este gran grupo se encuentra en África, Asia, Europa y Sur América y no está restringido a aguas tropicales ya que incluye algunas especies de agua fría como el *Carassius auratus* y el Koi (*Cyprinus carpio*) (Bailey & Burgess, 2000).

Dentro de los teleósteos, los Cipriniformes son el orden más grande y contiene las especies más familiares de su superorden (Helfman *et al.*, 2000).

Familia Cypriniidae

Los Cypriniidae son la familia más amplia de peces de agua dulce y la segunda familia más grande con 2000 de las 2600 especies de Cypriniformes (Helfman *et al.*, 2000). Son peces omnívoros que pueden ser encontrados en todo tipo de agua dulce en África y Asia (Bailey & Burgess, 2000), siendo originarios de China (Verhoeff, 2002).

Presentan un cuerpo ovalado y alargado, las escamas son cicloideas y evidentes (la cabeza carece de estas), la boca es protractil y desprovista de dientes y presentan uno o dos pares de barbillas. Tienen una aleta dorsal y las aletas escapulares exhiben una inserción baja (Padilla & Cuesta, 2003; Vriends, 1995).

Esta familia incluye más peces de agua dulce nativos del Hemisferio Norte que cualquier otro (Smartt & Bundell, 1996), habitando aguas quietas o de poco movimiento (Davidson & Goldspink, 1978).

Especie *Carassius auratus*

El nombre de *Carassius auratus* fue dado por Linneo en 1758 (Landines *et al.*, 2007) a este pez nativo de China (Gratzek & Matthews, 1992) y miembro de la familia de la carpa (Smartt & Bundell, 1996; Davidson & Goldspink, 1978); que se caracteriza por su gran número de variedades y por ser de bajo nivel de agresividad; aunque algunos estudios como el realizado por Jha *et al.* (2005), en el que se demostró que cuando es cultivado en policultivo con la carpa Koi (*Cyprinus carpio*) puede presentar algunos comportamientos que reflejan agresividad especialmente en el momento de la alimentación. Así mismo, cuando los peces han permanecido mucho tiempo en una pecera o un acuario muy reducido también pueden llegar a mostrar un comportamiento agresivo con los peces recién llegados (Verhoeff, 2002).

Morfología del *C. auratus*

El *C. auratus* es relativamente pequeño, alcanzando una longitud estándar que normalmente está entre los 13 y los 15 centímetros. Se caracteriza por poseer un cuerpo totalmente cubierto de escamas, las dos últimas vértebras se encuentran modificadas y junto con la vejiga natatoria las utilizan para la transmisión del sonido (Landines *et al.*, 2007).

Presenta unos dientes en forma de cono y de molares a nivel de la garganta (dientes faríngeos) los cuales están montados en la superficie de la parte inferior de la garganta (Landines *et al.*, 2007).

Aunque es difícil dar una descripción general de la especie teniendo en cuenta su gran número de variedades, todos provienen de una variedad color gris oliváceo, de cuerpo alargado y aletas pequeñas. La aleta caudal termina en dos lóbulos y las pectorales se insertan en el cuerpo orientándose hacia abajo (Landines *et al.*, 2007).

El *C. auratus* común se caracteriza por poseer una sola aleta en la cola, contorno liso, curvado dorsal, ventral y lateralmente. Esto ocurre por una mutación que conlleva a la pérdida de melanina durante el crecimiento de los juveniles, aunque este efecto puede retrasarse hasta la madurez del pez o inclusive algunos años después de esta (Smartt, 1996).

Presentan dimorfismo sexual pero la diferencia entre estos no puede apreciarse bien hasta que el pez ha alcanzado su madurez sexual. Cuando esto ocurre, la hembra, que generalmente posee un mayor tamaño, adquiere contornos redondeados y las denominadas protuberancias nupciales del macho son visibles en la época de celo, al igual que unas pequeñas manchas blancas

en las cubiertas de las branquias y a veces también en las aletas pectorales a nivel del primer radio. También puede haber presencia de semen después de un masaje leve en el abdomen (Landines *et al.*, 2007; Verhoeff, 2002).

Variedades

En general, ésta especie posee un buen número de variedades con formas, colores y tamaños diferentes (Figura 2). Pueden presentar tonos metálicos en rojo, naranja, amarillo, azul, marrón, negro y variegado, ser monocromos o con manchas de colores azules, negras, rojas o blancas (Verhoeff, 2002).

La diferencia de color presentada entre el *C. auratus* común y las variedades domésticas radica en que éstos últimos producen poco o nada de melanina (pigmento negro) sobre las escamas de la piel. Todos los *C. auratus* jóvenes son en principio de color gris verdoso y adquieren su color definitivo una vez transcurridos tres meses aunque algunos conservan su color original (Verhoeff, 2002).

El gran número de variedades que presenta esta especie es debido a la plasticidad genética que presenta, derivando en diferentes formas corporales de cabeza, ojos y aletas (Landines *et al.*, 2007).



Figura 2. *Carassius auratus* es reconocido por su gran cantidad de variedades de diversos colores y formas.

Distribución

En general, la familia Cypriniidae, la cual está conformada por la mayoría de peces de agua dulce nativos del hemisferio norte, se originó en Asia oriental (Smartt & Bundell, 1996; Winfield & Nelson, 1991. En Smartt, 2001) y posteriormente se distribuyó hacia el resto de Eurasia, África, y Norteamérica. Tanto el género *Cyprinus* como *Carassius* siguieron esta ruta de migración de Asia a Europa. Adicionalmente a esta dispersión, se ha presentado una dispersión secundaria debida a la intervención humana, la cual ha influido en su presencia a nivel mundial (Smartt, 2001).

Las carpas en general son muy resistentes y adaptables, y algunas poblaciones de éstas y de *C. auratus* se establecieron en Norteamérica, África y Australasia, en donde se ha considerado que han tenido un efecto adverso en la fauna local y su ambiente. Como consecuencia ahora en muchos países la introducción de especies exóticas capaces de establecerse en diferentes ambientes se controla de manera estricta o se encuentra prohibida (Smartt, 2001).

El ancestro común del *C. auratus*, el *Carassius carassius*, se encuentra distribuido en ríos de cauce medio del este de China, que pueden poseer corriente leve a moderada. Este ambiente varía mucho térmicamente de acuerdo con la estación climática predominante, por esto la relativa resistencia de la especie a cambios de temperatura (Landines *et al.*, 2007). En cautiverio se sabe que posee una distribución mundial por su acogida como pez ornamental.

Alimentación

Esta especie posee hábitos alimenticios omnívoros, en ambientes naturales suele consumir invertebrados y material vegetal (Pombo *et al.*, 2005) y en cautiverio acepta el alimento concentrado con facilidad. Sin embargo, la administración de alimento vivo es una buena estrategia para mejorar los parámetros productivos (Landines *et al.*, 2007).

Importancia económica

Los mercados más importantes de peces de acuario se encuentran en Lejano Oriente, Estados Unidos y la Unión Europea (UE), siendo los países del Lejano Oriente los mayores productores y consumidores de especies ornamentales, y existiendo un considerable movimiento de peces entre estas tres áreas (Davenport, 1996. En Mancera & Álvarez, 2008).

Más del 50% de la oferta mundial de peces ornamentales, corresponde a Asia, en especial a países como Singapur, Indonesia y Tailandia, aunque nuevos exportadores como la República Checa y Malasia compiten ahora con los abastecedores tradicionalmente dominantes. Los principales importadores durante el año 1999 fueron la Unión Europea con importaciones por valor de

US\$92,6 millones, seguida de Estados Unidos con US\$57,4 millones y Japón con US\$35,6 millones (IIRBAvH, 2002. En Mancera & Álvarez, 2008).

En el comercio internacional, las especies de agua dulce representan aproximadamente el 90% del valor comercializado, mientras que las especies marinas cerca del 10%. La gran mayoría de especies de peces implicados en este comercio a nivel mundial son de agua dulce y producidos en cultivo (Mancera & Álvarez, 2008).

En Colombia, el aprovechamiento de peces ornamentales se realiza con fines de exportación desde la década de 1950. En la década de los 70, los peces ornamentales tuvieron un auge enorme como consecuencia de los estímulos gubernamentales para su explotación (Castro-Espinosa, 1985. En Mancera & Álvarez, 2008); en 1975, Colombia fue el tercer exportador de peces ornamentales del mundo (Rodríguez, 1985) y para 1978 se movilizaban cerca de 3'150.000 ejemplares de ornamentales (Mancera & Álvarez, 2008).

Según el Incoder, las exportaciones realizadas de peces ornamentales en Colombia durante el 2004 fueron de 26'587.740 unidades de ejemplares vivos que representaron un ingreso de divisas de US\$7'271.800, y para el año 2005 de 29'512.391 de ejemplares vivos con un ingreso de divisas de US\$6'257.551 provenientes del río Amazonas, el Putumayo y de la zona de Inírida (Mancera & Álvarez, 2008).

Durante la década de los 70, las exportaciones llegaron a producir cerca de ocho millones de dólares anuales, que actualmente correspondería aproximadamente a 12 millones de dólares y la exportación total de peces ornamentales del país entre 1995 y 2005 representó ingresos de 49,2 millones de dólares (Galvis *et al.*, 2007. En Mancera & Álvarez, 2008).

En Colombia, el cultivo del *C. auratus* ha tenido una gran importancia en el mercado de los ornamentales, siendo uno de los peces más comercializados gracias a su gran capacidad de adaptación a las condiciones locales lo que facilita su producción pese a su origen foráneo.

Medios para la respiración

El agua como medio es menos favorable para la respiración que el aire, ya que es más densa que este, por lo cual se debe emplear mayor energía para que pase el oxígeno por las superficies respiratorias. Además, cualquier volumen de aire contiene mayor cantidad de oxígeno que el mismo volumen de agua bajo condiciones físicas similares (Tyagi & Shukla, 2002a; Hill, 1980), siendo la solubilidad del oxígeno en el agua a 15°C de 34.1ml por litro de agua (Schmidt-Nielsen, 1997).

También, en casos de aumento de temperatura se presenta disminución del oxígeno disuelto en el agua (Pineda, 1983), la cual puede alcanzar cifras cercanas al 40% de pérdida (Hill, 1980); siendo la temperatura por tanto uno de los factores más notables en la influencia temporal y espacial del oxígeno en poiquilotermos como peces e invertebrados acuáticos (Kikuchi *et al.*, 1995).

Además porque la temperatura también afecta la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno en el torrente circulatorio de los peces (Brix *et al.*, 2004. En Valbuena *et al.*, 2006).

Respiración en el agua

Los peces están bien adaptados a la respiración en el agua ya que utilizan aproximadamente el 80% del oxígeno contenido en el agua que pasa por las branquias, mientras que el hombre sólo es capaz de usar aproximadamente el 25% del oxígeno inhalado por los pulmones.

Dos factores parecen estar involucrados en dicha eficiencia. Uno es la estructura de las branquias y la forma en que circula la sangre a través de ellas y el otro es el hecho de que hay un flujo continuo de agua a través de las branquias en todas las etapas de la respiración (Tyagi & Shukla, 2002a).

Branquias

Las branquias están compuestas de numerosos filamentos o lamelas, las cuales son extensiones de una pared delgada de epitelio en la superficie (Tyagi, & Shukla, 2002a) y es en donde ocurre el intercambio gaseoso (Evans & Claiborne, 2006), por lo cual cada una contiene una red vascular. La sangre que pasa por estas redes es llevada cerca de la superficie para hacer más efectivo el intercambio de gases (Tyagi, & Shukla, 2002a). Es en este lugar en donde el oxígeno se va a difundir desde el agua hasta la sangre, lo cual solo ocurrirá si la presión parcial del oxígeno disuelto en el agua excede la presión parcial existente en la sangre (Alexander, 1974).

En la mayoría de las especies, las branquias son ventiladas por un flujo unidireccional de agua, debido a un volumen corriente de agua similar al del aire mientras que en un pulmón sería muy costoso a causa de la mayor densidad y viscosidad del agua. La sangre fluye a través de las branquias y las posibles disposiciones del flujo sanguíneo respecto a el flujo del agua pueden ser concurrentes o en contracorriente, o bien mediante cierta combinación de ambas. La ventaja de un flujo contracorriente frente a un flujo paralelamente concurrente de la sangre y del agua es que puede mantenerse una mayor diferencia en la presión parcial de oxígeno (PO_2) a todo lo largo de la superficie de intercambio, lo que permite una mayor transferencia de gas (Eckert, 1994; Evans & Claiborne, 2006).

El flujo en contracorriente del agua que entra a las branquias y la sangre que las irriga es provechoso cuando la velocidad de los dos fluidos es similar, ya que si la velocidad del agua es mayor que la de la sangre la obtención de oxígeno será inferior, por lo cual estas velocidades son similares entre sí en la mayoría de los peces (Eckert, 1994).

Cuando el agua y la sangre fluyen con una disposición en contracorriente (Eckert, 1994), esto tiene una importancia especial en la respiración del pez, ya que la sangre que empieza a fluir ya contiene oxígeno que aún no ha sido liberado, por lo cual al tener contacto con otras superficies de intercambio

gaseoso en las branquias adquiere más oxígeno, alcanzando el nivel de contenido de oxígeno más alto posible. Por esta misma razón el agua que pasa por las branquias de los peces puede perder entre un 80 y un 90% de su contenido inicial de oxígeno (Schmidt-Nielsen, 1997).

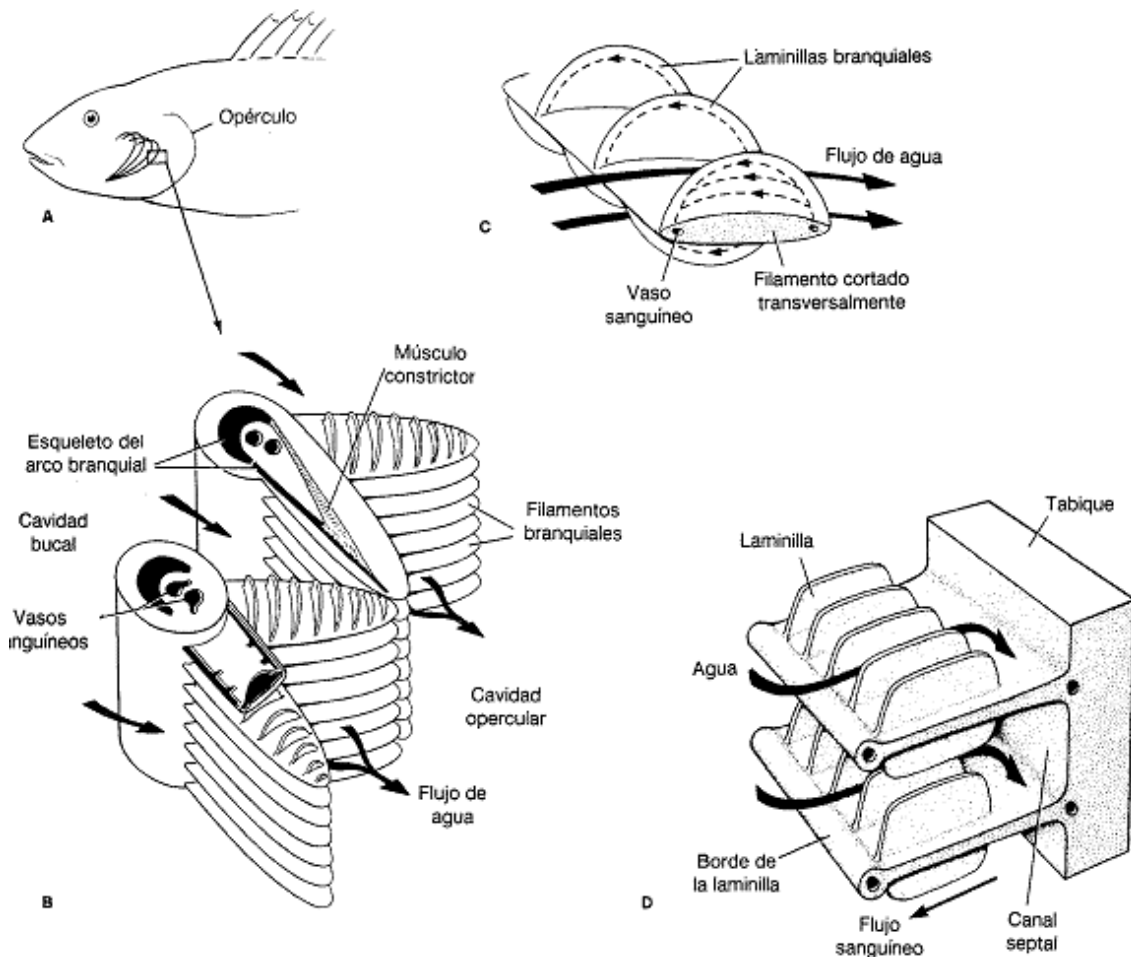


Figura 3. a) Posición de los cuatro arcos branquiales bajo el opérculo en el lado izquierdo de un pez. b) Vista parcial de dos de estos arcos branquiales mostrando las hileras de filamentos adyacentes que contactan en sus extremos. También aparecen los vasos sanguíneos por los que circula la sangre antes y después de su paso por las branquias. c) Parte de un filamento aislado con tres pliegues secundarios en cada cara. El flujo de la sangre se produce en dirección opuesta al del agua. d) Fragmento de una branquia de la pintarroja *Scylliorhinus canícula*. Como en los teleósteos el flujo sanguíneo es en dirección opuesta al del agua. Tomado de Eckert, (1994). 499P. Fisiología animal, mecanismos y adaptaciones.

Las branquias de los peces teleósteos se consideran como representativas de una superficie respiratoria acuática. Los cuatro arcos branquiales a cada lado de la cabeza separan las cavidades bucal y operculares (Figura 3a). Cada arco tiene dos hileras de filamentos y cada filamento, aplanado dorsoventralmente, presenta una hilera superior y otra inferior de laminillas (Figura 3b y c). Las laminillas de los sucesivos filamentos de una hilera están en estrecho contacto. Las puntas de los filamentos de los arcos adyacentes están yuxtapuestas de modo que la branquia completa forma una estructura similar a una criba

interpuesta en la trayectoria del flujo del agua. El agua fluye en canales en forma de rendija entre laminillas vecinas. Estos canales tienen una distancia aproximada de 0.02 a 0.05mm y una longitud de alrededor de 0.2 a 1.6mm; las laminillas tienen una altura de aproximadamente 0.1 a 0.5mm (Eckert, 1994).

Estas laminillas al pasar el agua son separadas por pequeños músculos que reducen la resistencia al paso del agua (Wilson, 1989). En consecuencia el agua fluye en forma de delgadas hojas entre las laminillas, que representan la porción respiratoria de la branquia. Las laminillas están cubiertas por una fina capa de células epiteliales, cuyas paredes internas están todas sostenidas por células en pilar, las cuales ocupan aproximadamente el 20% del volumen interno de las laminillas. La sangre fluye en los espacios entre las células en pilar. La distancia de difusión entre el centro de un eritrocito y el agua es entre 3 y 8 μ m, mucho mayor que la distancia de difusión a través del epitelio pulmonar de los mamíferos. El área total de las laminillas es elevada, variando entre 1.5 y 15cm²/g de peso corporal, dependiendo de la talla del pez y de su grado de actividad (Eckert, 1994).

Tipos de branquias

Las branquias en general pueden ser externas o internas. Las externas se desarrollan del integumento que cubre las capas superiores de los arcos viscerales. Son estructuras filamentosas ramificadas las cuales se encuentran cubiertas por ectodermo (Tyagi & Shukla, 2002a).

Las branquias internas están compuestas usualmente por una serie de lamelas paralelas aunque en algunos casos pueden ser filamentosas. Estas pueden estar a ambos lados de los septos interbranquiales en cuyo caso se denominan holobranquias, o estar presentes solamente en uno de los lados de los septos, siendo llamadas hemibranquias (Tyagi & Shukla, 2002a).

La función de las branquias externas no tiene problemas desde que los filamentos estén en contacto directo con el agua que contiene el oxígeno disuelto. Cuando las branquias internas son usadas en la respiración, en la mayoría de los casos el agua es tomada por la boca y pasa por las lamelas de las branquias, el oxígeno es tomado del agua y el dióxido de carbono es liberado. El agua entonces pasa a través de las branquias hacia el exterior (Tyagi & Shukla, 2002a).

La fina estructura de los pliegues secundarios de las branquias permite que la sangre entre en contacto ampliamente con el agua al momento de pasar por las mismas, al punto que sólo se ven separados por una membrana delgada a través de la cual el oxígeno y el dióxido de carbono pueden pasar. Este flujo es tan directo, que la sangre y el agua se cruzan en direcciones opuestas (Tyagi & Shukla, 2002a).

Mecanismo de respiración

Los peces tienen la capacidad de mantener un flujo continuo de agua a través de las branquias, esto lo logran gracias a la acción de dos bombas, la boca y los opérculos (Tyagi & Shukla, 2002a).

El bombeo lo logran a través de cambios en el volumen debido a la acción de ciertos músculos (Tyagi & Shukla, 2002a); aunque algunos peces utilizan la ventilación RAM, en la cual mantienen su boca abierta para el paso del agua sin evidencia de un bombeo propiamente dicho (Schmidt-Nielsen, 1997).

El flujo de agua sobre las branquias de los teleósteos se mantiene por la acción de bombeo de músculos esqueléticos en las cavidades bucal y opercular. Este flujo del agua en la ventilación, el cual normalmente fluctúa entre los 100 y los 400 ml·kg⁻¹·min⁻¹ en reposo (Cameron & Davis, 1970; Graham *et al.*, 1990; Johansen, 1982; Playle *et al.*, 1990. En Evans & Claiborne, 2006) puede variar considerablemente en respuesta a varios factores como el ejercicio, hipoxia, hipercapnia o hiperoxia (Holeton & Randall, 1967; Jones & Randall, 1978; Kinkead & Perry, 1991; Word & Jackson, 1980. En Evans & Claiborne, 2006).

El agua entra en la boca, pasa sobre las branquias y sale a través de las aberturas de los opérculos que cubren las branquias. La entrada a la cavidad bucal y las hendiduras operculares están equipadas con válvulas que mantienen un flujo unidireccional del agua sobre las branquias. La cavidad bucal cambia de volumen por elevación y descenso del suelo de la boca. El opérculo se mueve hacia dentro y fuera, agrandando y disminuyendo el tamaño de las cavidades operculares.

Los cambios en el volumen de ambas cavidades son realizados prácticamente en fase, pero se mantiene una presión diferencial a través de las branquias durante la mayor parte de cada ciclo respiratorio. La presión en la cavidad opercular es ligeramente inferior a la de la cavidad bucal, lo que provoca un flujo unidireccional del agua a través de las branquias a lo largo de la mayor parte, sino en la totalidad, del ciclo respiratorio (Eckert, 1994). Un pez puede llegar a aumentar potencialmente el volumen de agua que pasa en cada ciclo respiratorio hasta 30 veces en respuesta a la actividad, a la hipoxia o la hipercapnia entre otras variables (Evans & Claiborne, 2006).

Un pez puede modificar su tasa respiratoria según sus requerimientos de oxígeno y la tasa básica varía de especie a especie de acuerdo a sus hábitos. Si el agua es deficiente en oxígeno, la tasa respiratoria se incrementa, como lo haría si el pez está excitado o muy activo (Tyagi & Shukla, 2002a).

La temperatura también afectará la tasa respiratoria indirecta y/o directamente, ya que cuando ésta aumenta, la solubilidad del oxígeno disminuye en el agua (Gratzek & Matthews, 1992; Tyagi & Shukla, 2002a; Pineda, 1983). Además, los movimientos respiratorios de los peces pueden duplicarse en frecuencia cuando la temperatura aumenta de 10° a 20°C (Schmidt-Nielsen, 1997) o

inclusive triplicarse por cada 10° C de incremento de la temperatura ambiental (Eckert, 1994; Schmidt-Nielsen, 1997). En el *C. auratus*, si se toma un rango amplio de temperatura, cuando el pez se somete a una tensión de oxígeno elevada, el consumo de oxígeno es independiente del oxígeno disponible; pero cuando la tensión del oxígeno es menor, la relación con el consumo de oxígeno es lineal. El punto en el cual el consumo de oxígeno se hace independiente de la concentración de éste, se alcanza en un punto menor a bajas que a altas temperaturas (Schmidt-Nielsen, 1997).

Efectos de la hipoxia en peces

Cuando un pez es expuesto a condiciones de hipoxia, sufre diferentes efectos de tipo fisiológico y metabólico, los cuales se pueden dividir en tres categorías; algunos son respuestas tales como el incremento en la ventilación, la bradicardia de la hipoxia, sincronía cardiorrespiratoria y la constricción de los vasos sanguíneos periféricos.

Otros efectos son respuestas intrínsecas de los vasos sanguíneos de las branquias, los cuales generan cambios en el patrón del flujo sanguíneo y por último aquellos ocasionados por el estrés que produce la hipoxia, en los que se produce liberación de catecolaminas en la sangre, las cuales generan una serie de respuestas en el pez, entre las que se encuentran el efecto de protección ejercido en el músculo cardíaco para enfrentar la caída del pH y los cambios en el patrón de flujo sanguíneo en las branquias y en la conductancia de difusión del oxígeno, las cuales juntas aumentan la captura de oxígeno. Además se incrementa la salida de H⁺ de las branquias, estimulan el intercambio de H⁺ con Na⁺ a través de las membranas de las células rojas, por consiguiente incrementando su pH interno respecto al pH del plasma. También generan un aumento del nivel de la glucosa sanguínea la cual se cree que es benéfica para que haya glicólisis y así reemplazar el metabolismo aeróbico (Satchell, 1991; Evans & Claiborne, 2006; Chabot & Claireaux, 2008).

El proceso de la glicólisis anaeróbica cuando hay escasez de oxígeno produce como resultado la formación de lactato, el cual genera una acidosis. Una de las estrategias empleadas por el *C. auratus* para contrarrestar esta acidosis es transportar el lactato producido a los músculos esqueléticos rojos y blancos donde es convertido en etanol y CO₂, los cuales pueden ser excretados (Shoubridge & Hochachka, 1981; van den Thillart *et al.*, 1983. En Duncan & Storey, 1991; Van den Thillart *et al.*, 1989).

SISTEMA MUSCULAR EN PECES

Ciertos músculos de los peces son músculos blancos, los cuales dependen principalmente de la glucólisis anaeróbica para la obtención de energía (Van den Thillart *et al.*, 1989; Van Ginneken *et al.*, 1999), siendo músculos de fatiga rápida.

Los principales músculos de los peces están dispuestos a lo largo de los costados y la cola, de hecho, la masa muscular de mayor tamaño recorre el

dorso a cada lado de la espina dorsal y la masa de menor tamaño se sitúa debajo de ésta (Grepe, 2001).

Cada fibra muscular está compuesta por una serie de segmentos entrelazados. En la natación ordinaria, el pez utiliza la contracción sucesiva y alternada de los segmentos musculares de cada lado (de adelante hacia atrás), que origina que la aleta caudal tenga un movimiento ondulante lateral, mientras que la boca, las aletas y los ojos están controlados por músculos mas pequeños (Grepe, 2001).

Los músculos de los peces cumplen muchas funciones especialmente en el nado, por ejemplo, las contracciones musculares de la cola y del cuerpo proporcionan la fuerza impulsadora. Las aletas dorsales y ventrales estabilizan el cuerpo, evitando que gire sobre su eje, las pectorales y las ventrales tienen funciones de equilibrio, frenado, giro y además dan cierta propulsión y la aleta caudal o cola aparte de impulsar sirve para girar y estabilizar (Grepe, 2001).

SISTEMA CIRCULATORIO

Anatomía del aparato circulatorio

Las estructuras básicas del sistema circulatorio de los vertebrados son el corazón, los capilares, las arterias, las venas y la sangre, los cuales trabajan en conjunto para transportar la sangre a los diferentes tejidos del cuerpo con la finalidad de transportar nutrientes, oxígeno, calor y hormonas entre otros, para el buen funcionamiento de cada uno de los órganos.

Sistema circulatorio

En general, todos los vertebrados poseen un sistema circulatorio cerrado, en donde la sangre fluye en un circuito continuo desde las arterias hasta las venas a través de capilares (Randall & French, 2002), siendo un sistema cerrado ideal aquel que siempre presenta como mínimo, una fina pared capilar que separa la sangre de los tejidos, a diferencia del sistema circulatorio abierto en el cual la sangre abandona los diferentes vasos para bañar directamente algunos tejidos (Hill, 1980). El volumen de sangre en el sistema de circulación cerrado es del 5 al 10% del volumen corporal, el cual es menor que el de la circulación abierta (Randall & French, 2002).

En la circulación cerrada el corazón es el principal órgano de propulsión que bombea la sangre por el sistema arterial manteniendo la presión elevada en éste, lo cual ayuda a que la sangre pase a los capilares. Las redes capilares poseen muchas ramificaciones que van en paralelo, permitiendo el control fino de la distribución de la sangre, llevando así el oxígeno a todos los tejidos (Randall & French, 2002), el cual es llevado en la sangre de los vertebrados y en muchos invertebrados por medio de la hemoglobina (Wilson, 1989).

Los sistemas circulatorios de los peces elasmobranquios y teleósteos, así como de los anfibios y reptiles son sistemas cerrados tal y como ocurre en las aves y los mamíferos, en los cuales el intercambio entre la sangre y los tejidos

se produce a través de lechos capilares interpuestos entre los vasos arteriales y venosos (Hill, 1980).

El corazón en los vertebrados

El corazón de los vertebrados en general es un corazón cavitario, es decir que está formado de una o más cámaras musculares conectadas en series y rodeadas por válvulas; conformado de músculo cardíaco, es decir músculo estriado especializado (Wilson, 1989).

A pesar de que las fibras del músculo cardíaco de los vertebrados son similares a los músculos esqueléticos, hay algunas diferencias como la presencia de uniones GAP en el músculo cardíaco lo que indica un acoplamiento eléctrico entre las fibras, y las diferencias en la captura y liberación del Calcio (Randall & French, 2002).

El corazón en los peces

El corazón de los peces está ubicado más anteriormente que el de otros vertebrados y se encuentra encerrado en una cavidad pericardial (Tyagi & Shukla, 2002a).

El corazón de los peces consta de cuatro cámaras dispuestas en serie (Hill, 1980; Wilson, 1989; Schmidt-Nielsen, 1997); un seno venoso, en donde desembocan las grandes venas, una aurícula o atrio, un ventrículo y un bulbo arterial (para teleósteos) o un cono arterial (para elasmobranchios), que se vacía en la aorta ventral (Tyagi & Shukla, 2002a; Schmidt-Nielsen, 1997). Dentro de estas cámaras la sangre es forzada a pasar en el orden mencionado. El ventrículo desarrolla la principal fuerza propulsora (Tyagi & Shukla, 2002a).

El bulbo arterial de los teleósteos consiste en una cámara elástica muscular que se contrae junto con el resto del corazón, su función consiste en ser una importante reserva de presión, para atenuar las oscilaciones de la presión aórtica ventral durante el ciclo ventricular. El bulbo se dilata obligado por la fuerza de la sístole ventricular, y así absorbe la energía en forma de potencial elástico, que a su vez ayuda a mantener la presión durante la diástole. Ésta función del bulbo es importante al mantener apreciable flujo de sangre a través de los vasos branquiales, especialmente en la fase diastólica del corazón (Hill, 1980; Wilson, 1989; Schmidt-Nielsen, 1997).

Estudios efectuados en trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) demostraron que cuando el pez se encontraba en ejercicio su consumo de oxígeno se incrementó cinco veces al igual que sucedió con su gasto cardíaco el cual también se aumentó cinco veces, indicando que el suministro de oxígeno a los tejidos se debe más al aumento del gasto cardíaco que al aumento de la captación de oxígeno por unidad de volumen de sangre, hecho que se confirmó cuando se determinó que el porcentaje de utilización del oxígeno arterial sólo aumentó aproximadamente de un 62% durante el reposo a un 71% durante el

ejercicio. Además, el incremento del gasto cardíaco de *O. mykiss* en ejercicio se debe casi totalmente a un aumento del volumen sistólico. El ritmo cardíaco sólo aumenta un 15% (de una media de 47 lat/min en reposo a una media de 54 lat/min durante el ejercicio), mientras que el volumen sistólico crece unas cinco veces (Hill, 1980).

Las arterias

Las grandes arterias son de pared gruesa y están muy revestidas de elementos musculares elásticos. Se hallan preparadas para conducir la sangre a considerada presión, desde el corazón a la circulación periférica. Su elasticidad permite dos importantes funciones: amortiguamiento de las oscilaciones de la presión y provisión de un depósito de presión. Gracias a ésta elasticidad las grandes arterias se dilatan cuando reciben la descarga de sangre del corazón.

Parte de la energía desarrollada por el corazón se almacena como energía potencial elástica con lo que limita hasta cierto grado el incremento de la presión. La energía almacenada durante el período de contracción cardíaca se libera cuando las arterias se vuelven a contraer durante la pausa intercontráctil del corazón. De esta forma parte de la energía generada durante la contracción cardíaca se utiliza para mantener la presión en las grandes arterias durante las contracciones. De esta forma se mantiene la presión en las arterias incluso cuando el corazón está en reposo y se reducen las variaciones de presión a lo largo del ciclo cardíaco (Schmidt-Nielsen, 1997).

Las arterias se vuelven más pequeñas a medida que se ramifican hacia la periferia (Schmidt-Nielsen, 1997). También sus paredes se hacen más finas, sin embargo, según Laplace, la tensión desarrollada en las paredes de un vaso cilíndrico que contiene líquido, a determinada presión disminuye proporcionalmente con el radio del vaso; por lo cual una arteria pequeña pese a estar expuesta casi a la misma presión que una arteria grande, será mucho menor la presión ejercida sobre las paredes de la arteria pequeña y por lo tanto no tendrán que estar tan reforzadas para resistir la expansión bajo la fuerza de la presión (Hill, 1980). Después de esto, las arterias sistémicas ceden la sangre a los lechos microcirculatorios de los órganos y los tejidos, los cuales están conformados principalmente de arteriolas, capilares y vénulas, todos de tamaño microscópico (Schmidt-Nielsen, 1997).

En las paredes de las arteriolas existen varios elementos musculares y fibrosos de importancia que las hacen bastante gruesas, lo cual ocasiona que los vasos sanguíneos posean dimensiones pequeñas. La musculatura lisa de las paredes de las arteriolas tiene gran importancia en el control vasomotor de la distribución de la sangre, ya que produce variaciones del diámetro del lumen de las arteriolas que afectan considerablemente la tasa o velocidad del suministro de sangre a los lechos capilares utilizados por los vasos. La contracción de los músculos de la arteriola constriñen el lumen y la relajación de los músculos permite ensancharlo bajo la fuerza de la presión de la sangre. El control de estos músculos es regulado por el sistema nervioso autónomo, por las

hormonas circulantes y a nivel de los tejidos por factores químicos y físicos (Schmidt-Nielsen, 1997).

La sangre

Puede ser reconocida como un tejido con propiedades muy especiales que en los peces teleósteos conforma del 1.5 al 3% del peso corporal (Tyagi & Shukla, 2002a).

La sangre contiene materiales en forma de proteínas sanguíneas especiales como la albúmina, la globulina y el fibrinógeno, los cuales conforman la mayor parte de la fracción no acuosa del plasma. La presencia de estas proteínas sanguíneas eleva la presión osmótica de la sangre por encima de la de los fluidos intersticiales, lo cual es importante en la función capilar (Tyagi & Shukla, 2002a).

Las sales y las proteínas sanguíneas son componentes estables y permanentes del plasma aunque otros como la glucosa, ácidos grasos y aminoácidos se presentan de manera transitoria (Tyagi & Shukla, 2002a).

Bombeo del corazón

La sangre venosa fluye continuamente hacia el corazón, alcanza el *sinus* y pasa por la aurícula empujando las válvulas semilunares. Durante esto, debido a la contracción de la aurícula las válvulas se unen y se cierran evitando que la sangre se regrese. Posteriormente la sangre fluye hacia el ventrículo separando las cuatro válvulas auriculoventriculares. Tan pronto la cavidad ventricular se llena, las válvulas también reciben la sangre y se adhieren evitando que la sangre se devuelva. Luego la sangre pasa por las válvulas ventriculobulbares para entrar al bulbo, luego ocurre el mismo efecto de cerramiento de las válvulas para evitar el reflujo de la sangre y por último la sangre pasa hacia la aorta ventral (Tyagi & Shukla, 2002a).

RELACIÓN TASAS METABÓLICAS – MASA CORPORAL

En primer lugar, es importante tener en cuenta la definición de metabolismo, se asume como la suma total de las reacciones químicas que ocurren en un organismo; el cual es clave ya que además determina la disponibilidad de nutrientes necesarios para las funciones biológicas. Las vías metabólicas pueden agruparse en dos categorías principales, el anabolismo, en el que se incorporan sustancias simples a moléculas más complejas necesarias para el organismo, y el catabolismo, en el que se rompen las moléculas complejas en otras más simples (Eckert, 1994; Gisbert *et al.*, 2009).

Una forma de medir el metabolismo es por medio de la tasa metabólica. La tasa metabólica basal o estándar puede ser definida como la tasa obtenida con actividad no visible en un individuo en inanición (Cameron, 1989) o la tasa metabólica de un ectotermo en descanso a una temperatura dada (Bolduc *et al.*, 2002) y su medida se expresa en miligramos de oxígeno consumido por

kilogramo de masa corporal por hora, aunque en literatura reciente, esta se expresa en Watts por kilogramo de masa corporal (McGowan, 1999).

Tasa metabólica

La tasa metabólica en principio, puede medirse de tres maneras:

La primera es calculando la diferencia entre el valor de la energía de toda la comida ingerida y el valor de la energía de todos los elementos excretados. Este método asume que no hay cambios en la composición del organismo, por consiguiente, este método no puede ser tenido en cuenta en estudios de crecimiento de individuos o en individuos que almacenen grasa u otro material. El segundo método de determinar la tasa metabólica es de la producción total de calor del organismo. Este método debería mostrar información acerca de toda la energía utilizada, y en teoría debería ser el método más confiable, pero en la práctica los datos se obtienen introduciendo al individuo en un calorímetro, lo cual resulta ser un procedimiento muy complejo (Schmidt-Nielsen, 1997).

Eventos como el calentamiento de los alimentos ingeridos y la evaporación del agua deben ser tenidos en cuenta y sumados al calor total que fue medido, además si el organismo realiza cualquier trabajo externo que no aparece como calor también debe ser medido y adicionado a el calor total medido (Schmidt-Nielsen, 1997).

La tercera medida que puede ser usada para medir la tasa metabólica es la cantidad de oxígeno usado en los procesos de oxidación, lo cual suministra información sobre que sustancias han sido oxidadas. La determinación del consumo de oxígeno es técnicamente fácil y es el método más común para la estimación de las tasas metabólicas. La razón por la cual el oxígeno puede ser usado de manera práctica para medir la tasa metabólica es que la cantidad de calor producido por cada litro de oxígeno usado en el metabolismo permanece casi constante, independiente de que exista oxidación de grasas carbohidratos o proteínas (Schmidt-Nielsen, 1997).

El consumo de oxígeno (MO_2) aplicado en peces, puede dividirse en tasa metabólica activa, estándar o rutinaria (Fry, 1971. En Schurmann & Steffensen, 1997). La tasa metabólica estándar (SMR de sus siglas en ingles) corresponde al mantenimiento mínima del metabolismo de un pez en reposo en un estado post estrés. La tasa metabólica rutinaria describe a un pez que se encuentra realizando actividades como la alimentación, crecimiento, reproducción sexual o cualquier otra actividad que eleve la tasa metabólica estándar. La tasa metabólica activa (AMR de sus siglas en ingles) es la tasa metabólica medida durante el nado a una velocidad máxima sostenida (Fry, 1971; Brett, 1972; Brett & Goves, 1979. En Schurmann & Steffensen, 1997).

El consumo de oxígeno de los peces en descanso después de un período de estrés depende entre otras cosas de la temperatura y la disponibilidad del oxígeno en el agua. En el ambiente acuático suelen ocurrir fluctuaciones en los niveles de saturación del oxígeno. La mayoría si no todos los peces teleósteos

están adaptados a tales fluctuaciones por lo que son llamados reguladores de oxígeno (Hughes, 1973; Rantin & Johansen, 1984. En Schurmann & Steffensen, 1997), ya que ellos mantienen una tasa metabólica constante a pesar de una disminución en la saturación del oxígeno del ambiente, lo cual lo logran incrementando el volumen respiratorio (Randall, 1982. En Schurmann & Steffensen, 1997).

Cuando la tasa metabólica estándar no puede ser mantenida debido a la disminución del nivel de saturación del oxígeno, se alcanza un punto denominado saturación crítica del oxígeno (S_{crit}). Por debajo de este nivel, el consumo de oxígeno de los peces decrece linealmente con el nivel de saturación del oxígeno y el pez llega a un punto de “conformidad”, por debajo del punto de saturación crítica del oxígeno por lo que el pez no puede satisfacer sus necesidades de oxígeno y eventualmente morirá (Schurmann & Steffensen, 1997).

Por otro lado, el tamaño corporal es una de las características físicas más importantes que afectan la fisiología de un animal, teniendo en cuenta que el cambio en la masa corporal tiene grandes efectos en su tasa metabólica. Estos cambios pueden observarse incluso a nivel de la tasa respiratoria, ya que un animal pequeño debe respirar a unas tasas más altas por unidad de masa corporal que los animales grandes, de hecho, hay una relación inversa entre la tasa de consumo de oxígeno por gramo de masa corporal y la masa total de un animal, como se ve en el *C. auratus* sus requerimientos tanto energéticos como proteicos disminuyen con el aumento de tamaño del pez (Pannevis & Earle, 1994. En Webster, 2002).

Varios estudios realizados en vertebrados han demostrado que en general la relación que existe entre la masa corporal de un individuo y su metabolismo es inversa, es decir, a medida que un organismo presenta un tamaño mayor, su metabolismo será menor por unidad de peso (generalmente ml O₂/kg/h), comparado con otro individuo de tamaño inferior cuyo metabolismo será más elevado por unidad de peso (Peñuela *et al.*, 2007; Valbuena & Cruz, 2006; Valbuena *et al.*, 2006; Randall & French, 2002).

Efectos de la temperatura en los vertebrados

La velocidad de las reacciones enzimáticas depende en gran medida de la temperatura, por lo tanto el metabolismo tisular y en último término la vida de un organismo dependen del mantenimiento del medio interno a una temperatura adecuada (Eckert, 1994). Un ejemplo de los efectos del cambio de temperatura en los peces es lo que sucede con el *C. auratus*, en el cual se ha encontrado que existe un aumento de hasta más del doble de la actividad de las ATPasas miofibrilares del músculo de nado rápido con un incremento de 10°C en la temperatura (Johnson *et al.*, 1998); y que con los cambios de la temperatura ambiental; puede sufrir cambios en la composición de los ácidos grasos, especialmente a nivel del cerebro y la mucosa intestinal (Kemp & Smith, 1970).

El estrés que muchas veces se produce de manera natural por el calor o el frío ambiental determina cambios compensatorios en la fisiología o en la morfología que ayudan a un individuo a resistir el estrés. El conjunto de cambios que un animal experimenta en el marco natural se denomina ambientación, mientras que, aclimatación se refiere al cambio o cambios fisiológicos específicos desarrollados con el tiempo en el laboratorio en respuesta a la variación de un único factor ambiental, como la temperatura. Este tipo de cambios puede reflejarse inclusive a nivel de tejidos, generando cambios a nivel de las reacciones enzimáticas y por ende a nivel de la composición molecular de una o más enzimas lo cual lleva a la adaptación del individuo. Sin embargo, en algunos casos de aclimatación la compensación térmica puede ocurrir simplemente por un cambio en la concentración de una enzima (Eckert, 1994).

La temperatura en los animales poiquiloterms ha sido considerada como el factor ambiental más relevante en su tasa metabólica (Fry, 1971. En Searle, *et al.*, 2006). La temperatura de un animal, homotermo o poiquilotermo, depende en primera medida de la cantidad de calor (calorías) por unidad de masa de tejido. Dado que los tejidos están compuestos principalmente por agua, la capacidad calórica de los tejidos entre 0 y +40°C es aproximadamente 1.0cal por grado Celsius por gramo (Eckert, 1994).

Existen básicamente tres procesos que influyen en la tasa de producción de calor corporal; los mecanismos de comportamiento como el simple ejercicio, mecanismos autónomos como el aumento del metabolismo de las reservas de energía y los mecanismos adaptativos o ambientación (los cuales son más lentos que los otros dos procesos), que causan una elevación del metabolismo basal (Eckert, 1994).

De la misma forma, la tasa de transferencia de calor también depende de tres factores; la superficie, ya que la superficie por gramo de tejido disminuye al aumentar la masa corporal, determinando que los animales pequeños tengan un flujo elevado de calor por unidad de peso corporal; el gradiente de temperaturas $T_a - T_c$, debido a que mientras más cercana mantenga su temperatura corporal (T_c) un organismo a la temperatura ambiental (T_a), menos calor cederá o captará su cuerpo; y la conductancia específica de calor de la superficie de un animal, la cual está determinada por plumajes, pelajes o capas de grasa, las cuales disminuyen la conductancia calórica de la superficie corporal. La transferencia de calor es proporcional a cada uno de estos tres factores, al aumentar el valor de cualquiera de ellos incrementa el flujo de calor en la dirección del gradiente de temperaturas (Eckert, 1994).

Efectos de la temperatura en peces

La temperatura corporal de los peces normalmente depende de la temperatura ambiental debido a que la mayoría de peces son ectotermos. Esta condición se da gracias a que la mayoría de peces respiran a través del agua, medio que tiene un bajo contenido de oxígeno, una gran capacidad calórica y un rápido intercambio de calor. Además la disposición de las branquias y los vasos sanguíneos de los peces facilitan el intercambio de calor con el ambiente (Evans & Claiborne, 2006).

Estudios en peces han demostrado que éstos presentan una temperatura de preferencia final, que es aquella que escogen de manera comportamental y es la temperatura a la cual sus procesos fisiológicos alcanzan su óptimo térmico, aunque Beitinger y Fitzpatrick (1979. En Hernández *et al.*, 2002) encontraron que en su ambiente natural los peces no siempre escogen su rango de temperatura de preferencia, aunque la tengan disponible, lo cual según los autores se puede presentar por la complejidad de la organización biológica del pez en el cual numerosos factores regulan su selección térmica (Hernández, 2002). Entre estos factores se pueden encontrar la estacionalidad, la edad, las interacciones bióticas, estado nutricional y la salud del pez (Cherry, *et al.*, 1976; Hutchinson & Mannes, 1979; Crawshaw, 1983; Dupré & Word, 1988; Meffe & Snelson, 1989; Espina *et al.*, 1993; Buckle *et al.*, 1994. En Hernández *et al.*, 2002).

Región visceral

La región visceral está comprendida por órganos muy importantes involucrados en las funciones vitales de los peces como la circulación, la digestión, la excreción, la respiración y el nado. Estos órganos se encuentran dentro de las cavidades corporales del pez. Entre éstos órganos están el corazón, los pulmones, estómago, intestinos, páncreas, hígado, riñón, la vejiga urinaria y la vejiga natatoria.

Estructura del tracto digestivo

El tracto digestivo de los peces consiste de cuatro capas celulares principalmente. La mucosa la cual es un epitelio compuesto de una variedad de tipos de células incluyendo los enterocitos, los cuales están envueltos en la digestión y la absorción; las células oxinticopépticas productoras de enzimas, las células globulares; las cuales son secretoras de mucus y de algunas enzimas digestivas, y una variedad de células endocrinas relacionadas con la coordinación de la digestión y con la absorción (Evans & Claiborne, 2006).

La membrana formada por los enterocitos la cual delimita el lumen de los intestinos se encuentra ampliamente plegada y formada por microvellosidades, las cuales incrementan de manera importante el área de la superficie que es expuesta a los contenidos del lumen. Adicionalmente, La pared intestinal puede formar una serie de pliegues longitudinales los cuales incrementan aún mas el área de la superficie (Evans & Claiborne, 2006).

Esófago

El esófago de los peces es generalmente corto y amplio y sirve para transportar la comida ingerida desde la boca y la faringe al estómago, o al intestino en el caso de los peces agástricos (sin estómago). Además, posee células que secretan mucus para lubricar el flujo de material a través del tracto alimentario y termina en un esfínter esofágico. En los depredadores el esófago es altamente elástico para acomodarse al tamaño de las presas (Evans & Claiborne, 2006).

Estómago

La función del estómago es iniciar la ruptura de la comida ingerida por medio de las enzimas digestivas y los jugos gástricos además de disrupciones mecánicas ocasionadas por contracciones musculares. La mucosa gástrica contiene células oxinticopépticas que secretan pepsina y ácido clorhídrico (HCl), células endocrinas que secretan hormonas como la somatostatina y la gastrina y células de la mucosa. En general la forma del estómago de los peces se puede clasificar en cuatro categorías: sin estómago, con estómago recto y lúmen alargado, con forma de "U" y con forma de "Y". El estómago está ausente en muchos peces incluyendo los ciprínidos y los lábridos. La mayoría de los peces agástricos poseen un desarrollado mecanismo faríngeo para procesar la comida de manera mecánica. El estómago se puede dividir en la porción cardiaca o anterior y la pilórica o posterior. Los estómagos rectos son raros de observar y se presentan en los peces carnívoros, mientras que los salmónidos son un ejemplo de los peces con estómago en forma de "U". Los estómagos en forma de "Y" se encuentran en muchas especies incluyendo las anguilas y las tilapias, el cual posee un saco ciego para almacenar partículas de comida.

En la mayoría de los peces el estómago termina en un esfínter pilórico o una válvula que está compuesta de músculo circular, lo cual controla el flujo de comida al intestino (Evans & Claiborne, 2006).

Ciego pilórico

Esta estructura a diferencia del ciego intestinal de los tetrápodos, no está relacionada con la fermentación microbiana. Cuando está presente generalmente se observa como proyecciones ciegas en forma de dedo fuera del intestino proximal inmediatamente posterior al esfínter pilórico. Esta estructura está ausente en los peces agástricos y en algunos peces con estómago. El ciego pilórico varía en dimensiones de pequeñas evaginaciones de la pared intestinal a estructuras ramificadas y pueden encontrarse de una a miles de ellas. Estas evaginaciones ayudan a incrementar el área superficial de absorción efectiva de la zona proximal del intestino sin aumentar su longitud o grosor, aunque también pueden secretar enzimas digestivas. Aunque la presencia del ciego pilórico parece no estar relacionado con la dieta o la longitud del intestino, esta estructura tiende a ser más desarrollada en los peces carnívoros que en los herbívoros, especialmente en los carnívoros con intestinos cortos (Evans & Claiborne, 2006).

Intestino

El intestino de los peces es muy variable en forma aunque se considera que en general se divide en un intestino proximal y uno distal. En muchos peces la región proximal difiere de la distal por ser más delgada y por tener mayor densidad de células globulares y una capa más delgada de músculo circular,

aunque en otros peces el intestino presente poca diferenciación histológica y anatómica (Evans & Claiborne, 2006).

En los peces agástricos, el intestino anterior se encuentra frecuentemente expandido formando un bulbo intestinal el cual se puede distinguir del estómago por no poseer esfínter pilórico y por la ausencia de secreción de ácido clorhídrico (HCl). El intestino proximal presenta especializaciones anatómicas en algunas especies. Para algunos peces como los escarinos esta región presenta una forma similar a un tubo recto y liso pero en otras la sección distal está en forma de saco. En otros taxa como los nototénidos y los aplodactílicos, una válvula prerectal separa el intestino del segmento rectal. En algunos pomacántidos y cifósidos el intestino distal conforma una cámara intestinal (Evans & Claiborne, 2006).

Muchos estudios han encontrado que los peces carnívoros presentan un intestino relativamente más corto que el de los herbívoros (Buddington *et al.*, 2007, Hoffer, 1988, Kapoor *et al.*, 1975, Kramer & Bryant, 1995, Montgomery, 1977. En Evans & Claiborne, 2006) aunque se deben tomar en cuenta las diferencias filogenéticas entre los taxa para hacer tales comparaciones y el hecho que algunos herbívoros presentan intestinos relativamente cortos. Además es importante el estado de saciedad del pez, ya que el hambre tiende a contraer el intestino haciéndolo mas corto y por lo contrario puede dilatarse en respuesta a temperaturas bajas (Evans & Claiborne, 2006).

Páncreas e hígado

Tanto el páncreas como el hígado deben ser considerados como parte del tracto alimentario ya que los dos secretan varias sustancias en el intestino. El páncreas exocrino en peces tales como el pez gato o la anguila forma una ó dos órganos discretos ubicados cerca al bazo, junto a la vena porta, anterior al hígado ó junto al intestino. En la mayoría de los teleósteos, el páncreas exocrino consiste de nódulos difusos distribuidos a través de la pared intestinal, el mesenterio, el tejido adiposo y el hígado. El hígado tiene forma de un discreto órgano lobular en los peces. Su función es servir como reserva lipídica en varias especies y se encuentra relacionado con la secreción biliar. La mayoría de los peces presentan una vesícula biliar que está conectada al intestino por el ducto biliar. En algunos peces, el páncreas exocrino y la vesícula biliar comparten el mismo ducto (Evans & Claiborne, 2006).

Riñón

El riñón de los teleósteos, ubicado al lado de la vejiga natatoria, contiene túbulos renales o nefronas que pueden poseer glomérulos, los cuales pueden estar reducidos o estar completamente ausentes (estas dos últimas formas se presentan con más frecuencia en los peces marinos). La llegada de sangre se da por las arterias renales las cuales se ramifican en la aorta dorsal la cual irriga los glomérulos y el sistema porta renal el cual va desde la región posterior del animal anterior a los túbulos.

En agua dulce, la tasa de filtración glomerular es rápida al igual que el flujo de orina y la orina producida es hipotónica para minimizar la pérdida de iones (Evans & Claiborne, 2006).

Vejiga urinaria

Es un órgano encargado de almacenar el agua en exceso dentro del pez, para su posterior expulsión, lo cual ayuda a mantener el balance osmótico. Después del proceso de filtración llevado a cabo por los riñones, el agua va a la vejiga para su posterior desecho. La vejiga se encuentra ubicada cerca al ano y se comunica con el riñón por medio de los ductos de Wolf (Schmidt-Nielsen, 1997)

Vejiga natatoria

La vejiga natatoria en los teleósteos provee el sostén necesario para dar al pez la flotabilidad neutral y así evitar gasto de energía evitando que el cuerpo se hunda. Su forma es ovalada en forma de saco ubicada en la cavidad abdominal debajo de la columna vertebral. Aunque la forma varía ampliamente, el volumen es constante entre especies, encontrándose alrededor del 5% del volumen corporal en peces marinos y del 7% en peces de agua dulce (Schmidt-Nielsen, 1997).

Algunos peces tienen una conexión entre la vejiga natatoria y el esófago que permite la salida de gases, pero otros tienen la vejiga completamente cerrada. Entre los gases encontrados en la vejiga natatoria están el oxígeno, nitrógeno y dióxido de carbono (Schmidt-Nielsen, 1997).

Consumo de oxígeno en las vísceras de los peces

Según algunos estudios realizados en trucha (*Oncorhynchus mykiss*), se sabe que alrededor del 80% del consumo de oxígeno (MO_2) en los hepatocitos es empleado para la síntesis de proteínas. Además de esto, el flujo sanguíneo a los intestinos después de la ingestión de alimento se incrementa para transportar los nutrientes absorbidos al hígado y a otros órganos para su almacenamiento, modificación y uso, así como para suplir de oxígeno a los demás tejidos. Según estudios realizados al respecto, existe un aumento del flujo gastrointestinal de sangre postprandial (posterior a la ingestión de alimento) entre el 42% y el 100%, lo cual refleja un aumento de la frecuencia cardíaca o una redistribución adicional del flujo de sangre hacia el intestino (Eliason *et al.*, 2008).

Estos estudios además mostraron que existe una relación directa del flujo sanguíneo intestinal postprandial y la frecuencia cardíaca con el consumo de oxígeno en *O. mykiss*, además de una alta relación entre el flujo sanguíneo gastrointestinal postprandial y la frecuencia cardíaca (Eliason *et al.*, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Generalidades

Se tomaron 24 ejemplares del pez ornamental *C. auratus* de diferentes pesos, los cuales fueron obtenidos del laboratorio de acuicultura de la Universidad Militar Nueva Granada, sede Cajicá, Estación experimental Riogrande. Estos peces eran observados externamente a manera de evitar evaluar peces enfermos que pudiesen presentar alteraciones en sus signos vitales.

Se establecieron tres rangos de tamaños por peso total de los individuos estudiados, las cuales fueron Grande (de 19.49 a 28.6g), Mediano (de 10.36 a 19.48g) y Pequeño (de 1.22 a 10.35g), en las cuales se trabajó con 4, 5 y 15 individuos respectivamente para cada intervalo en el momento de realizar los ensayos.

Todos los peces fueron mantenidos aproximadamente a 18°C (la cual corresponde a la temperatura ambiente), en un tanque del Laboratorio de Acuicultura hasta el momento de requerirlos para efectuar el ensayo. Los peces se alimentaron una vez al día (cada 24 horas) con mojarrina al 38% *ad limitum*, a excepción de los peces utilizados en el ensayo, los cuales no se alimentaron, esto último con la finalidad de no causar respuestas metabólicas relacionadas con la alimentación (Dong & Dong, 2006).

Para la realización de los ensayos, se tomó un acuario de 30 litros, en el cual se introdujo agua a temperatura ambiente, siendo la mayoría de casos de 18°C, se procedió a disminuir la temperatura a 14°C (utilizando cubos de hielo) que era la temperatura más baja del ensayo. el agua previamente a los ensayos con los peces era aireada durante 20 minutos por medio de aireadores.

Aclimatación

Para la aclimatación de los peces, en primera instancia, se llevaba el agua a la temperatura deseada, utilizando hielo o agua calentada previamente para realizar los ensayos, inicialmente se mantenía el agua a 14°C, y, una vez alcanzada ésta temperatura, se introducía un pez el cual era dejado en el acuario durante 15 minutos para su aclimatación a temperatura constante (la cual era medida con un termómetro de mercurio a nivel superficial y en el fondo del acuario, con cuidado de no tocar sus paredes ni de perturbar al pez). Estos tiempos de aclimatación podían variar si se notaba que el pez permanecía alterado (nado rápido y cambios de dirección repentinos en el agua) hasta tanto el pez permaneciese calmado. Durante el tiempo de aclimatación del pez se mantuvo una aireación constante para mantener lo más saturado posible el medio con oxígeno debido a que el aumento de la temperatura disminuye su solubilidad en el agua (Gratzek & Matthews, 1992; Tyagi & Shukla, 2002a).

Medición de la frecuencia respiratoria

Para medir la frecuencia respiratoria, una vez alcanzada la temperatura de 14°C y después de airear el agua por 20 minutos, se introdujo el pez en el acuario, se dejó por 15 minutos con aireación constante, luego se retiró la aireación del acuario y se realizó el conteo del número de aperturas bucales del pez o movimiento de la bomba bucal, ya que este evidencia la frecuencia respiratoria por la actividad de las branquias internas (Rastogi, 1993) medido durante un minuto (bombeos/minuto). Posteriormente, se dejaron pasar 5 minutos durante los cuales se aireó nuevamente para mantener elevado el nivel de saturación de oxígeno en el agua y se procedió a realizar una nueva medición de la frecuencia respiratoria para la cual se retiraba nuevamente la aireación manteniendo la misma temperatura.

Este procedimiento se repitió en tres oportunidades para cada temperatura establecida en el ensayo. Posteriormente la temperatura del agua era aumentada gradualmente con agua caliente hasta alcanzar la siguiente temperatura, se esperaba el tiempo de aclimatación de 10 a 15 minutos con aireación y se procedía a iniciar nuevamente la medición de la frecuencia respiratoria por tres veces en cada temperatura. Este mismo procedimiento se empleó a 14°C, 18°C, 22°C, 26°C y 30°C y, posteriormente a 26°C, 22°C, 18°C y 14°C con cada pez, respectivamente. El proceso de aclimatación y de medición de la frecuencia respiratoria tenía una duración aproximada de 4 horas y 12 minutos.

Medición de longitud y peso

Al terminar las mediciones de frecuencia respiratoria, cada pez era sacrificado por una sobredosis de MS-222 (0.1 g/l) y luego se tomaba la medida de longitud standard (Zúñiga *et al.*, 2005; Garg *et al.*, 2002); y la longitud total (Garg *et al.*, 2002) (Figura 4). Posteriormente eran pesados (Tabla 1).

Este procedimiento se realizó con los 24 peces utilizados en este trabajo. Después de estas mediciones, cada pez se disectaba de la siguiente manera: se realizaba un corte desde el ano hasta el punto medio entre los dos opérculos a nivel ventral, en donde se realizó un corte transversal y posteriormente se realizaba extracción de las vísceras del pez (corazón, pulmones, estómago, intestinos, páncreas, hígado, riñones, la vejiga urinaria y la vejiga natatoria) para pesarlas.

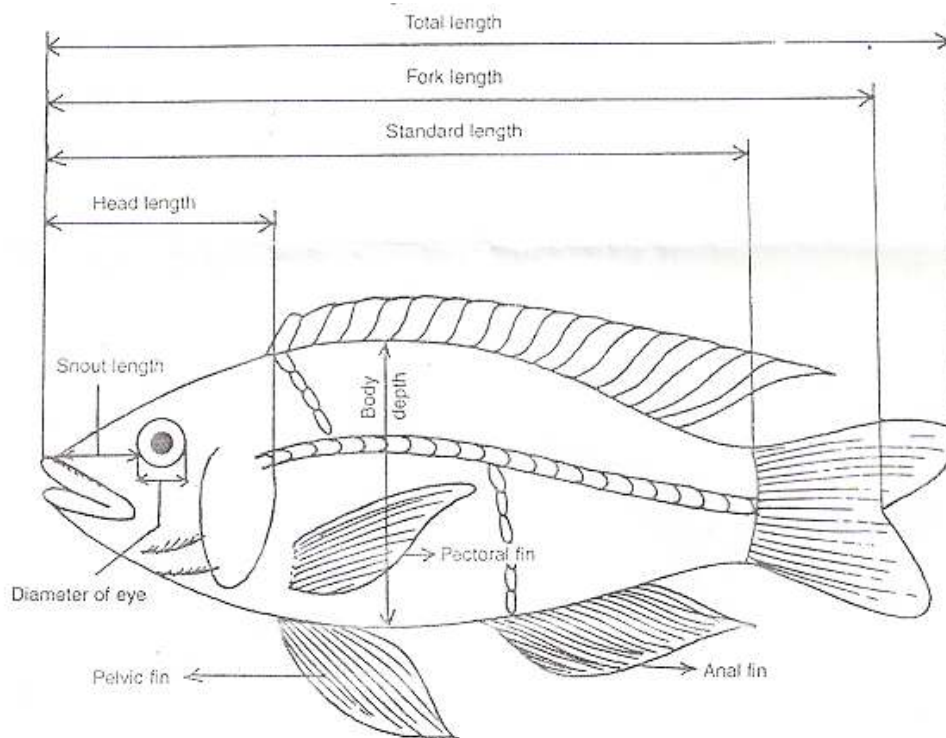


Figura 4. Medidas morfométricas en un pez. Tomado y modificado de Schmidt-Nielsen (1997).166P.Experimental ichthyology.

Mediciones del área muscular

Luego de disectar el pez y extraer las vísceras, cada uno era seccionado en tres partes, a nivel cervical (desde el final de la cabeza hasta el comienzo de la aleta dorsal), a nivel medial (desde el comienzo de la aleta dorsal hasta el comienzo de la aleta anal) y a nivel distal (desde el comienzo de la aleta anal hasta el comienzo de la aleta caudal) (Figura 5).

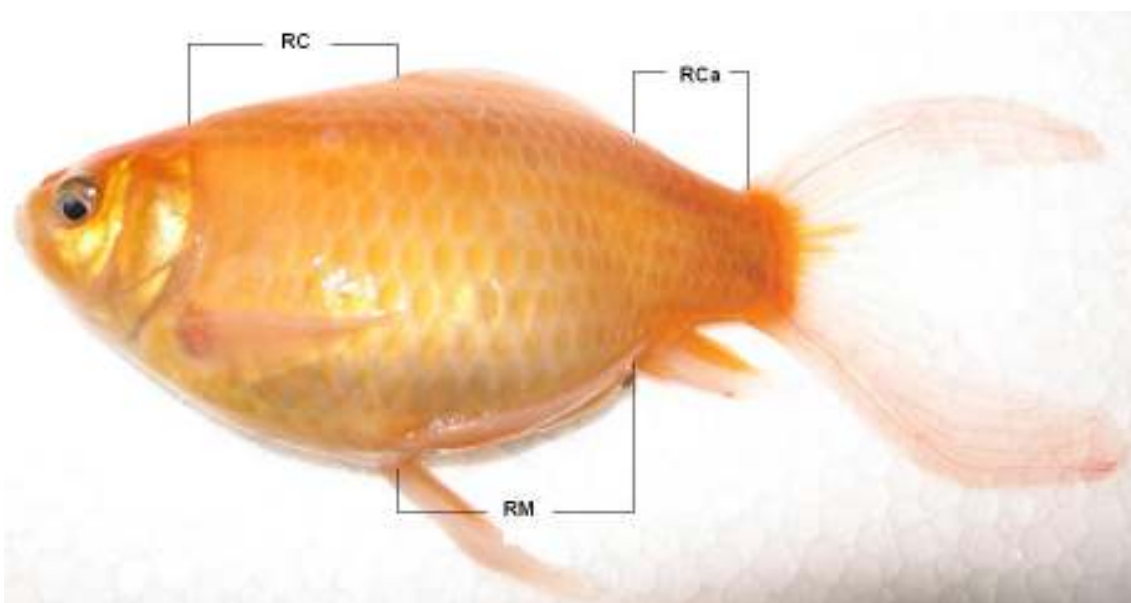


Figura 5. Regiones cervical (RC), media (RM) y caudal (RCa) de un *Carassius auratus* en las cuales se dividieron los peces para hacer las mediciones de área muscular.

De cada una de éstas secciones fue retirada la grasa, y posteriormente fueron digitalizadas utilizando un scanner HP scanjet 2400. Estas imágenes fueron usadas para medir el área muscular, utilizando el programa ScionImage de libre acceso y distribución vía Internet www.scioncorp.com.

Para tal fin, la imagen era seleccionada con herramientas del programa y se medía el área de cada una de las secciones por tres veces para luego obtener un promedio de las tres medidas.

Análisis estadístico

Para el análisis estadístico, en primer lugar se aplicó una prueba de normalidad para conocer la distribución de los datos seguido de un análisis de varianza aplicado a la frecuencia respiratoria en los tres diferentes tamaños. Después se efectuó una regresión múltiple para relacionar la frecuencia respiratoria con las variables de peso y temperatura buscando si existía interacción entre estas dos. Después se realizó análisis de regresión sin tomar en cuenta el análisis de interacciones para saber el efecto del peso sobre la frecuencia respiratoria. Posteriormente, se procedió a realizar análisis de correlación entre el peso total y la longitud total, la longitud total y la longitud estándar, y peso total y peso visceral.

Luego de esto, se aplicó un análisis de factores, en el cual se observaron las interacciones existentes entre el área muscular, el peso total, el peso visceral, la frecuencia respiratoria, la longitud total y la longitud estándar. Por último se realizó análisis de varianza para comparar las regiones de área muscular dentro de cada tamaño y para comparar los diferentes tamaños (grande, mediano y pequeño) para cada región. Todos los cálculos estadísticos se efectuaron utilizando el programa R Project (<http://www.r-project.org>) para análisis estadístico ($P < 0.05$).

RESULTADOS

Prueba de normalidad para los diferentes tamaños

Al realizar la prueba de normalidad de Shapiro Wilk se obtuvo un valor de W de 0.99, lo cual indica que los datos se comportaban en una distribución normal. Posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANOVA) aplicado a la frecuencia respiratoria en los diferentes rangos de tamaño y se encontró que existen diferencias significativas ($P < 0.01$) en la frecuencia respiratoria de los tres tamaños entre sí (grande – mediano, grande – pequeño y mediano – pequeño).

Influencia de la temperatura y el peso total sobre la frecuencia respiratoria

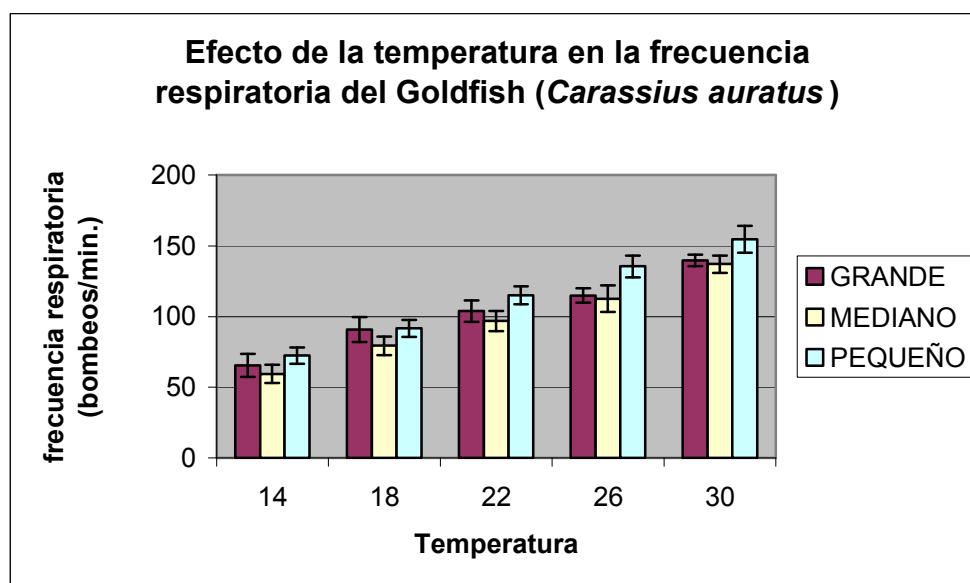
Para medir la influencia de la temperatura y el peso en la frecuencia respiratoria, los datos fueron analizados por medio de una regresión múltiple ($P < 0.05$); la fórmula del modelo obtenido es:

$$FR = 4.8663 * T^{\circ}C - 0.64787 * P \text{ con un } R^2 = 0.61.$$

En donde FR es la frecuencia respiratoria, $T^{\circ}C$ la temperatura y P el peso.

Según la ecuación se puede apreciar que por cada aumento de $1^{\circ}C$ de la temperatura la frecuencia respiratoria aumenta 4.8663 bombeos/minuto, mientras que por cada gramo de peso ganado disminuye 0.64787 bombeos/minuto.

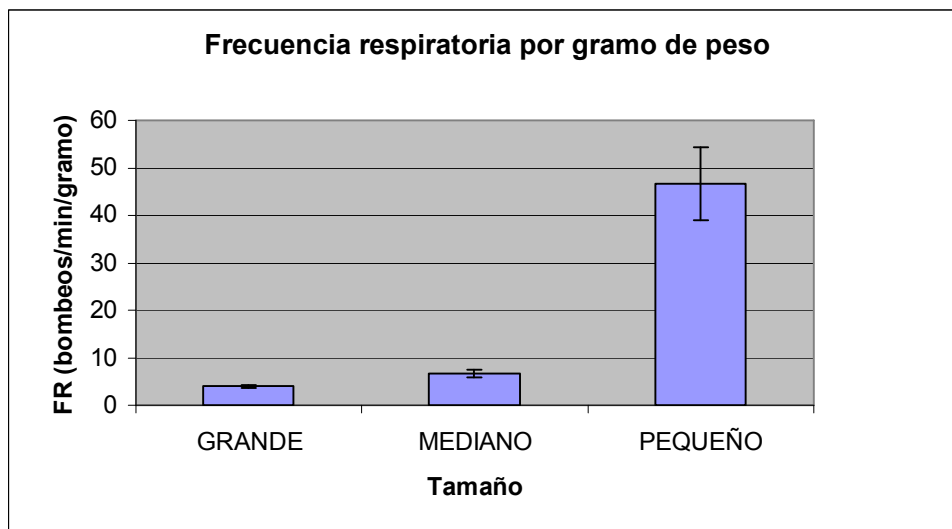
La relación existente entre la frecuencia respiratoria y la temperatura se muestra en la gráfica 1.



Gráfica 1. Efecto de diferentes temperaturas (14° , 18° , 22° , 26° y $30^{\circ}C$) sobre la frecuencia respiratoria (bombeos bucales/minuto) de *Carassius auratus* en los tres rangos de tamaño (grande, mediano y pequeño).

En éste análisis se encontró que la temperatura presentó una relación positiva con la frecuencia respiratoria ($P < 0.05$); no obstante, cuando se evaluó conjuntamente el efecto de la temperatura y el peso total sobre la frecuencia respiratoria no se encontró una relación entre estos dos factores en la regresión múltiple. Es decir, que no hubo una interacción conjunta entre el peso y la temperatura en su influencia sobre la frecuencia respiratoria, indicando que la respuesta de los individuos al cambio de temperatura no varía por efecto del peso.

Sin embargo, al efectuar la regresión múltiple sin tomar en cuenta la interacción, se encontró que si existe una relación inversa entre el peso total de los individuos y la frecuencia respiratoria ($P < 0.05$) al evaluar su efecto de manera individual (sin tener en cuenta la temperatura). Es decir, a mayor peso corporal la frecuencia respiratoria es menor, por lo tanto menor su tasa metabólica estándar (Gráfica 2).

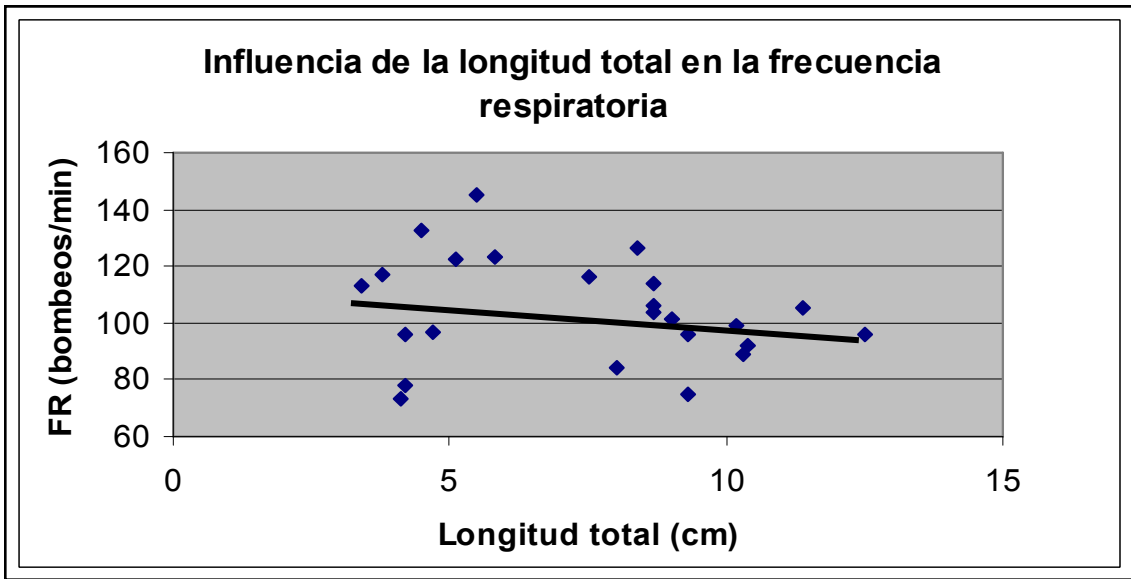


Gráfica 2. Efecto del peso corporal en la frecuencia respiratoria promedio por gramo en las tres categorías de tamaño (grande, mediano y pequeño).

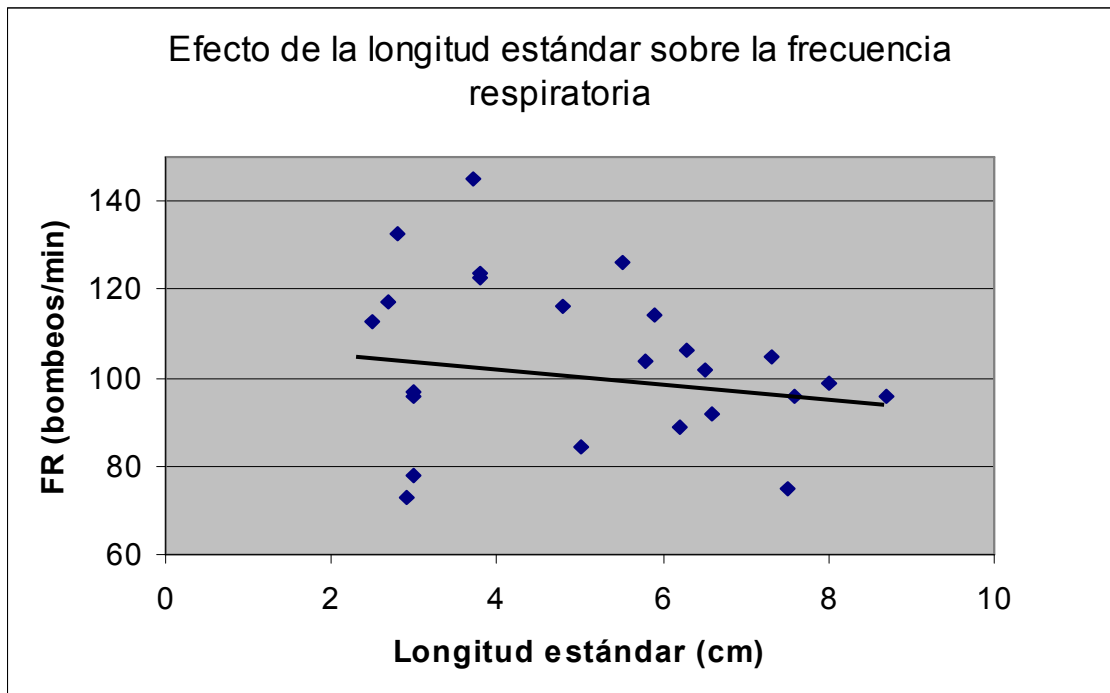
Tanto el peso corporal total como la temperatura explican un 61% ($R^2=0.61$) de la variación de la frecuencia respiratoria en este estudio.

Relación de la frecuencia respiratoria con la longitud total, longitud estándar, peso visceral y área muscular

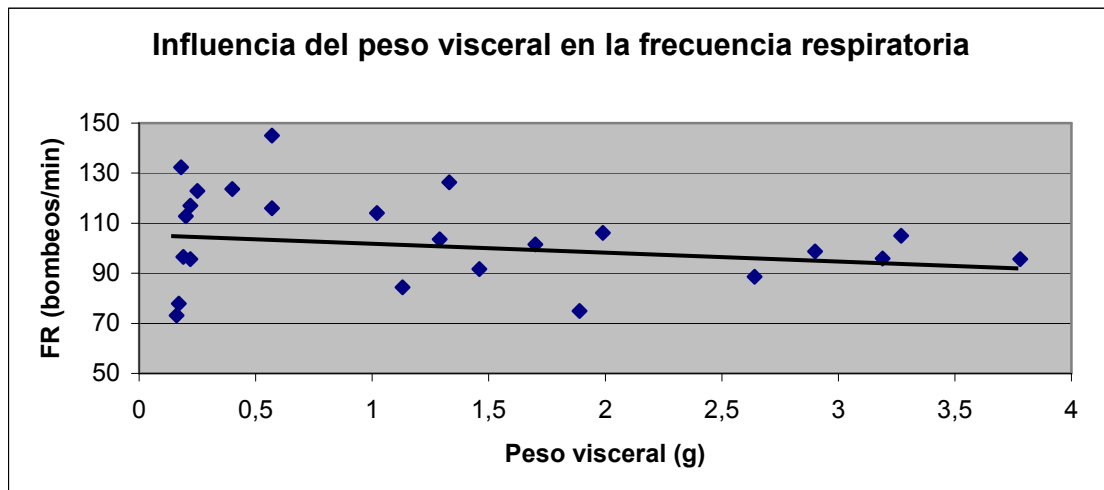
Empleando el análisis de factores se encontró que frente a las variables de longitud total, longitud estándar y peso visceral, la frecuencia respiratoria presentó un coeficiente negativo, es decir presentó una relación inversa con todas las variables, por lo tanto cuando un individuo presenta mayor longitud total (Gráfica 3), longitud estándar (Gráfica 4) o peso visceral (Gráfica 5) presentará una menor frecuencia respiratoria.



Gráfica 3. Efecto de la longitud total en la frecuencia respiratoria de *Carassius auratus*. FR: Frecuencia respiratoria.



Gráfica 4. Efecto de la longitud estándar en la frecuencia respiratoria de *Carassius auratus*. FR: Frecuencia respiratoria.



Gráfica 5. Efecto del peso visceral en la frecuencia respiratoria del *Carassius auratus*. FR: Frecuencia respiratoria.

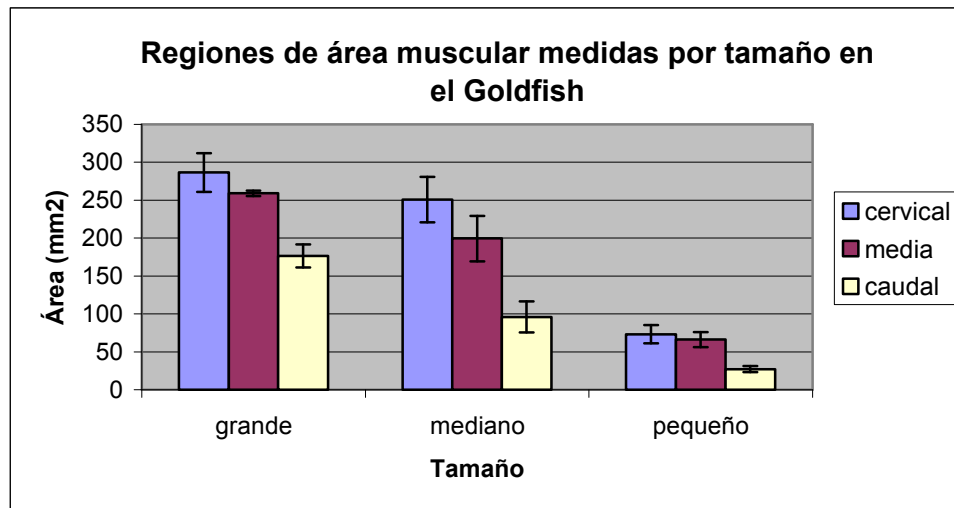
Para evaluar los segmentos de área muscular, también se usó el análisis de factores, con el cual se comparó frente al peso corporal, la frecuencia respiratoria, peso visceral, longitud total y longitud estándar y se observaron sus posibles asociaciones, encontrándose que no presentaba diferencias significativas cuando se evaluó su efecto sobre la frecuencia respiratoria.

Relación entre las mediciones de área muscular y el tamaño

Cuando se evaluaron los segmentos de área muscular a nivel cervical, medio y caudal en los diferentes tamaños, se encontró que existen diferencias entre los tres grupos estudiados (grande, mediano y pequeño), e inclusive cuando se comparan las tres secciones tomadas (cervical, media y caudal) dentro de cada tamaño (Gráfica 6).

Cuando se evaluaron las tres secciones tomadas (cervical, media y caudal) dentro de los individuos en cada uno de los tamaños (grande, mediano y pequeño) se encontró que entre las regiones “cervical y caudal” y “media y caudal” existieron diferencias significativas ($P < 0.05$), mientras que las áreas de las regiones cervical y media no presentaron diferencias entre sí en ninguno de los tres grupos (grande, mediano y pequeño, Gráfica 6).

La prueba de Tukey mostró diferencias significativas para la región cervical, entre los tamaños grande y pequeño y los tamaños mediano y pequeño ($P < 0.05$), mientras que en los tamaños mediano y grande no hubo diferencias para la misma región. En la región media, se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los tamaños grande y mediano, grande y pequeño; y mediano y pequeño; al igual que ocurrió al evaluar la región caudal en los diferentes tamaños ($P < 0.01$).



Gráfica 6. Área muscular de diferentes secciones (cervical, media y caudal) del *C. auratus* (*Carassius auratus*) en diferentes tamaños.

Relación del peso total con la longitud total, longitud estándar y el peso visceral

En lo concerniente a la relación entre la longitud total con el peso total, y la longitud total con la longitud estándar (tabla 1); se encontró que existe una correlación muy alta en los dos casos (0.88 y 0.96, respectivamente), lo que indica que al aumentar alguna de éstas variables, estará influyendo en el incremento de las demás.

Para evaluar si existe algún tipo de relación entre el peso total y el peso visceral se aplicó una prueba de correlación, cuyo resultado fue una correlación positiva de 0.97 entre las dos variables, lo cual indica que a medida que se incrementa el tamaño del pez existe un aumento del peso visceral.

Adicionalmente, se aplicó el índice visceral ($VI = V/W$, donde v es el peso visceral y w el peso total; en Ramos *et al.*, 2006) y se encontró un valor promedio general de 0.14 +/- 0.03 (tabla 2).

| TAMAÑO | PESO TOTAL (g) | PESO VISCERAL (g) | LONG. ESTÁNDAR(mm) | LONG. TOTAL(mm) |
|---------|----------------|-------------------|--------------------|-----------------|
| Grande | 25,27+/- 2,94 | 3,28+/- 0,37 | 79+/-6,06 | 108,5+/-13,96 |
| Mediano | 14,36+/- 2,55 | 1,93+/-0,44 | 66,2+/-5,17 | 95,4+/-7,70 |
| Pequeño | 3,74+/- 2,88 | 0,53+/-0,44 | 38,8+/-12,04 | 57,73+/-19,37 |

Tabla 1. Mediciones de peso total (g), peso visceral (g), longitud estándar (mm) y longitud total (mm) tomadas en los individuos de los tamaños grande, mediano y pequeño.

| Tamaño | Promedio VI | SD |
|---------|-------------|------|
| Grande | 0,13 | 0,02 |
| Mediano | 0,14 | 0,03 |
| Pequeño | 0,14 | 0,03 |

Tabla 2. Valores promedio del índice visceral medido en los tres rangos de tamaño. VI: índice visceral, SD: desviación estándar.

DISCUSIÓN

Efecto de la temperatura y el peso en la frecuencia respiratoria

Los resultados obtenidos en este estudio coinciden con lo reportado por Valbuena y Cruz (2006) en *Oreochromis sp.*, Cook *et al.* (2000) y Cervero *et al.* (2006) en Peñuela *et al.* (2007) para *Piaractus brachypomus*, Steinarsson e Imsland (2003) en Searle *et al.* (2006) para *Haliotis iris* y Glencross & Felsing (2006) para *C. auratus* quienes encontraron que la temperatura presenta una relación directa con la tasa metabólica la cual está ampliamente relacionada con el oxígeno consumido y con la frecuencia respiratoria.

En cuanto a la pendiente generada para la variable de frecuencia respiratoria medida a diferentes temperaturas (Gráfica 2), se tiene que por cada 1°C de temperatura que aumenta en el agua, el pez aumentaría aproximadamente 5 ventilaciones más por minuto (Pendiente= 4.86). Este incremento de la tasa respiratoria ocasionado por la temperatura coincide con lo reportado por Eckert (1994) y Schmidt-Nielsen (1997), quienes afirman que los movimientos respiratorios de los peces pueden duplicarse en frecuencia cuando la temperatura aumenta de 10°C a 20°C o inclusive triplicarse por cada 10°C de incremento de la temperatura ambiental.

Además en diferentes especies incluyendo *C. auratus*, se ha encontrado que con aumentos de 10°C en la temperatura del agua, puede presentarse un efecto Q₁₀ de alrededor de 2.2, es decir un aumento en la tasa de consumo de oxígeno (tasa metabólica) de 2.2 veces por cada 10°C de temperatura (Glencross & Felsing, 2006), por lo cual ésta información junto con los resultados de Eckert (1994) y Schmidt-Nielsen (1997) confirman la alta relación existente entre el consumo de oxígeno y la frecuencia respiratoria.

Según Weatherley (1970), la temperatura letal de *C. auratus* se encuentra entre los 35 y los 40°C dependiendo del tamaño de los peces en condiciones de normoxia mientras que Van den Thillart y van Waarde (1985, en Lushchak *et al.*, 2001) determinaron que si *C. auratus* era expuesto durante 45 horas a una temperatura de 5°C en condición de anoxia alcanzaría su temperatura letal. Estos datos muestran que en el presente estudio se usaron temperaturas y tiempos de exposición que no alcanzaban la temperatura letal de *C. auratus* y por lo tanto se puede considerar el efecto Q₁₀ encontrado por Glencross y Felsing (2006) para el incremento de la tasa de consumo de oxígeno cuando aumenta de temperatura.

El aumento de la frecuencia respiratoria puede ser explicado en parte por lo mencionado por Holeton, & Randall (1967); Jones & Randall (1978); Kinkead & Perry (1991) y Word & Jackson (1980) citados en Evans (1998) quienes afirmaron que el pez puede modificar el volumen de agua que pasa en cada bombeo bucal debido a diferentes factores, entre los que se encuentra; el ejercicio, lo cual podría ser un método interesante por parte del pez para enfrentar el efecto de las altas temperaturas en el aumento de la tasa metabólica. Cualitativamente en este estudio se observó que al aumentar gradualmente la temperatura los peces presentaban un comportamiento mas activo, quizás como una estrategia para aumentar el volumen de agua en cada bombeo bucal y así obtener más oxígeno del medio.

También se encontró que el peso total presenta una relación inversa con la frecuencia respiratoria del pez. Estos datos concuerdan con lo explicado por Valbuena y Cruz (2006) en *Oreochromis sp.*, Peñuela *et al.* (2007) en *Piaractus brachypomus*, Valbuena *et al.* (2006) en *Brycon amazonicus*; Randall & French (2002); Pannevis & Earle (1994) en Webster (2002) y Zúñiga, *et al* (2005) en el género *Chaetostoma* y Glencross y Felsing (2006) en *Lates calcarifer*, en donde se encuentra este mismo tipo de relación entre el peso y la tasa metabólica, además coincidiendo con la afirmación de Jobbling (1982) y Grottum & Sigholt (1998; en Valverde *et al*, 2006) quienes explicaron que los animales mas pequeños muestran un consumo de oxígeno masa específico más alto que los individuos de mayor tamaño. Ésta relación también puede ser observada cuando se toma la frecuencia respiratoria por unidad de peso corporal, tal como se aprecia en la gráfica 2.

En el modelo, se observó que por cada gramo de peso ganado, la frecuencia respiratoria se reduce en aproximadamente 1 ventilación por minuto (Pendiente= -0.64) evidenciando la relación inversa encontrada en los análisis estadísticos y de ésta forma confirmando la relación inversamente proporcional entre peso y frecuencia respiratoria encontrada por Valverde *et al* (2006) en *D. dentex*.

Efecto de la longitud total, longitud estándar, peso visceral y área muscular en la frecuencia respiratoria

Al efectuar el análisis de factores, se obtuvo que el peso visceral presentó una relación inversa con la frecuencia respiratoria, mostrando una relación similar a la existente entre el peso corporal total y la frecuencia respiratoria. Es decir, que no solamente encontramos esta relación inversa entre el peso total y la frecuencia respiratoria, sino que en general cuando se compara con otras medidas corporales como en éste caso con peso visceral. Este dato muestra que a medida que hay un aumento en el peso de las vísceras de *C. auratus*, lo cual coincide con el aumento del peso total del pez, su metabolismo se reduce. Esto implica para el pez un menor gasto energético para mantener su metabolismo estándar a medida que va creciendo, lo cual se traduce en mayor

energía disponible para el desarrollo de la masa corporal (incluyendo el desarrollo gonadal).

Algo similar ocurrió cuando se comparó la frecuencia respiratoria con la longitud estándar y la longitud total lo cual es interesante teniendo en cuenta que los trabajos consultados sólo consideraron el peso corporal y no la longitud total y estándar; con lo cual se asume que probablemente estas relaciones se mantengan en otras especies. Este resultado podría ser aplicado en estudios posteriores pero realizando el ensayo de cada variable sobre individuos diferentes para así poder independizar el efecto de cada una y saber en qué porcentaje explicarían las diferencias presentadas en la frecuencia respiratoria.

Sin embargo, este estudio demuestra que el peso corporal es una buena medida para observar el efecto general del tamaño sobre la tasa metabólica o en este caso en la frecuencia respiratoria.

Por otra parte, el hecho que la frecuencia respiratoria presente este tipo de relación con la longitud demuestra la importancia que tiene la longitud del pez en la relación área volumen y por consiguiente en el intercambio calórico con el medio, hecho que determina en gran medida la cantidad de calor que debe producir el pez para mantener un equilibrio térmico y por ello determinando el funcionamiento metabólico del pez, dependiendo en parte de su arquitectura anatómica.

En cuanto al área muscular, se encontró que ésta no presentó diferencias significativas ($P < 0.05$) con la frecuencia respiratoria, es decir no presentaron correlación las dos variables. Esto puede ser explicado por la velocidad de nado que normalmente emplea *C. auratus*, puesto que es un pez de nado lento por lo que debe presentar un porcentaje mayor de fibras rojas o tónicas en su masa muscular. Estas fibras son ricas en mioglobina (Schmidt-Nielsen, 1997) y por tanto tienen la capacidad de captar mayor oxígeno que las fibras blancas y de este modo será poco determinante la cantidad de este tejido en el consumo de oxígeno del pez para su mantenimiento.

Sin embargo, se presume que el papel de la masa muscular a nivel metabólico puede ser importante para peces de nado rápido (los cuales tienen alto porcentaje de fibras blancas) como por ejemplo depredadores o en general durante momentos de hipoxia o anoxia, debido a que es en las fibras de los músculos esqueléticos en donde se transforma el lactato en CO_2 y etanol para que sean excretados más fácilmente y así mismo disminuir la acidosis que resulta de la glucólisis anaeróbica (Shoubridge & Hochachka, 1981; van den Thillart *et al.*, 1983. En Duncan & Storey, 1991; Van den Thillart *et al.*, 1989), lo cual en última instancia influye en la afinidad de la hemoglobina y el oxígeno en la sangre (Schmidt-Nielsen, 1997).

Por lo anterior, la masa muscular de cada pez puede resultar relevante a la hora de enfrentar temperaturas elevadas en estudios similares en los cuales se carezca de provisión constante de oxígeno (condiciones de hipoxia) y para peces que presenten un elevado porcentaje de fibras blancas en sus músculos.

Relación entre el área muscular y el tamaño

Al comparar las tres secciones de área muscular entre los diferentes tamaños (pequeño, mediano y grandes) y dentro de cada uno de las regiones (cervical, media y caudal); se encontró que existían diferencias de las regiones cervical y media con la región caudal para los tres tamaños (grande, mediano y pequeño), mientras que no hubo diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las regiones cervical y media en ninguno de los tamaños. Esto indicaría que el desarrollo en las diferentes regiones del *C. auratus* es muy similar para los tres tamaños evaluados y probablemente se mantiene constante durante el crecimiento de los peces; aunque siempre mostrando diferencias de las regiones cervical y media con respecto a la región caudal.

Al observar detalladamente la anatomía del pez se encuentra que la región cervical y media eran de similar forma y área lo que se puede deber a que en estas regiones se encontraba ubicada la cavidad visceral, la cual era de gran tamaño en función de la proporción corporal del pez. Esto explicaría el hecho de que no se hallan presentado diferencias significativas ($P < 0.05$) entre estas dos regiones pero si con la región caudal la cual era de menor tamaño pues se encontraba en el pedúnculo de este pez el cual es compacto y comprimido lateralmente.

Cuando se compararon cada una de las regiones en los diferentes tamaños, se encontró que a nivel cervical entre el tamaño grande y el mediano no existen diferencias significativas ($P < 0.05$), lo cual nos lleva a pensar que cuando los peces alcanzan el rango de tamaño mediano se estabiliza el incremento del área muscular al nivel cervical. Así mismo, podría relacionarse con una disminución en el crecimiento de la cavidad visceral, lo cual probablemente se deba a que el pez se encuentra en su umbral máximo de crecimiento; lo cual puede venir influenciado por el ambiente en el cual se desarrolla el pez, o de manera genética (Verhoeff, 2002).

Por otro lado, hay que tener en cuenta la talla mínima de madurez para esta especie, la cual según Ortega y Reyes (2006) es alcanzada cuando *C. auratus* se encuentra entre los 37.3 a los 38.9 g. y entre los 225 y los 233 días de vida, ya que de acuerdo a los rangos de tamaño utilizados en este estudio, los individuos no habían alcanzado su madurez sexual por lo cual se asume que aún estaban destinando energía para la formación de las gónadas y tejido adiposo y de esta forma a medida que aumentan de tamaño su crecimiento va a ser más lento, esto es apoyado por el hecho que los tamaños grande y mediano no presentaban diferencias posiblemente porque se encontraban cerca de su tamaño límite.

Así mismo, se observa que a nivel cervical, media y caudal de los tamaños grande y mediano presentan diferencias significativas ($P < 0.05$) con respecto al tamaño pequeño. Estas diferencias en las tres regiones de área muscular evaluadas muestran que existe un crecimiento considerable al pasar del tamaño pequeño en comparación con los medianos y grandes, pero estos dos últimos presentarían una tasa de crecimiento similar.

Adicionalmente, se encontró que existe una correlación ($r = 0.94$) entre el peso visceral y el área muscular lo que demuestra que a medida que el pez aumenta de tamaño aumenta sus requerimientos nutricionales por lo cual requieren una masa visceral mas grande para recibir y procesar este alimento.

Relación del peso total con el peso visceral, la longitud total y la longitud estándar

Tanto el peso total como el peso visceral se encuentran altamente correlacionados de manera positiva ($r = 0.97$). Si tenemos en cuenta que *C. auratus* es un pez de hábitos alimenticios omnívoros es común encontrar un intestino largo y con muchos pliegues para aumentar el área de absorción y facilitar la asimilación de los alimentos, más teniendo en cuenta que el grupo de los ciprínidos carece de estómago por lo cual presenta un intestino más largo (Evans & Claiborne, 2006). Los peces al aumentar su peso corporal se les debe aumentar la cantidad total de alimento (aunque en porcentaje disminuye) pero el tejido visceral o los intestinos se deben adaptar a procesar una mayor cantidad de alimento que permita este crecimiento y el mantenimiento de la masa obtenida; por lo que se entiende la buena correlación obtenida entre estas dos variables evaluadas.

Además según los resultados obtenidos al aplicar el índice visceral, se encontró que los índices promedio de cada rango (tabla 2) son superiores a los reportados por Ramos *et al* (2006) para *Pseudupeneus grandisquamis* en machos (0.095 valor promedio máximo) y hembras (0.092 valor promedio máximo), mostrando que un buen porcentaje de la energía del *C. auratus* es destinada a la formación y mantenimiento de las vísceras.

En cuanto a la longitud total y la longitud estándar, se encontró que tienen una correlación positiva alta ($r = 0.88$ y $r = 0.94$ respectivamente) con el peso total, lo cual indica que a medida que aumenta ya sea la longitud estándar o la longitud total también hay un aumento similar en el peso total del individuo y viceversa.

Conclusiones

- Existe una relación directa entre la temperatura del agua y la frecuencia respiratoria en el *C. auratus*, encontrándose que por cada 1°C de aumento en la temperatura la frecuencia respiratoria aumentó en 4.8663 bombeos/minuto.
- Hay una relación inversa del peso total, con la frecuencia respiratoria de *C. auratus*, en donde se obtuvo que por cada gramo de peso, la frecuencia respiratoria disminuyó en 0.64787 bombeos/minuto.
- Existe una relación inversa del peso visceral, la longitud estándar y la longitud total con la frecuencia respiratoria, indicando que a medida que cualquiera de éstas medidas corporales aumenta, la frecuencia respiratoria disminuye.
- Existe una correlación positiva entre el área muscular y el peso visceral en *C. auratus*, lo cual, muestra que cuando existe un aumento en el área muscular del pez hay un aumento del peso en las vísceras.
- Existe una correlación positiva ($r=0.97$) entre el peso total y el peso visceral de *C. auratus*.
- Existe una correlación positiva entre el peso total y la longitud total de *C. auratus*.
- Existe una correlación positiva entre la longitud total y la longitud estándar de *C. auratus*.

Recomendaciones

- Se recomienda que en estudios posteriores se realice un seguimiento del crecimiento de individuos de *C. auratus* mantenidos a diferentes temperaturas a los cuales se les suministre la misma dieta, con la finalidad de conocer cual sería la temperatura ideal para su crecimiento.
- Sería interesante conocer la relación del peso y del área visceral con la frecuencia respiratoria en condiciones de estrés tales como la ausencia de alimento, ya que se ha encontrado que los peces en condiciones de estrés activan la producción de diferentes hormonas como la corticotrofina, el cortisol y las catecolaminas entre otras, por activación del eje hipotálamo – pituitaria – adrenal, lo cual genera cambios en el trabajo cardiaco, la respiración y la circulación entre otros (Flores, 2002). Estos cambios podrían estar regulados en parte por la producción de Grelina, la cual es una hormona orexigénica (reguladora del apetito) cuya producción puede ser obtenida en las glándulas gástricas de algunos teleósteos como *Angilla japonica*, *Oncorhynchus mykiss*, *Hippoglossus hippoglossus* y *Paralichthys dentatus*, la cual puede estimular la producción de cortisol (Breves *et al.*, 2009). Según esto, sería interesante conocer la concentración de Grelina producida por estas glándulas gástricas y si dicha concentración tiene relación con el área o el peso visceral.
- Se recomienda medir la producción de lactato y etanol por parte del pez para saber si utiliza la anaerobiosis y en qué punto lo haría.
- Sería interesante conocer la relación existente entre la medida del perímetro del pez con el área muscular para no sacrificar al ejemplar en este tipo de estudios.
- Se recomienda aplicar la medición de cada una de las variables tomadas en este trabajo como peso total, peso visceral, longitud total, longitud estándar y área muscular sobre individuos diferentes para su comparación, y así lograr independizar el efecto de cada variable sobre la frecuencia respiratoria.
- Se recomienda medir el consumo de oxígeno con el fin de tener el valor de la tasa metabólica del pez.

Agradecimientos

- En primer lugar a DIOS y seguidamente a la Universidad Militar Nueva Granada.
- Al Doctor Hernán Hurtado Giraldo por su colaboración en el desarrollo del trabajo de grado como director del mismo.
- A Edwin Gómez Ramírez por su colaboración en la revisión del documento y la revisión bibliográfica.
- A Henry Alexander Bustos y Daniel Rodríguez por su asesoría en la parte estadística.

Agradecimientos particulares

- A mi madre, Blanca Cecilia Obando por su apoyo y esfuerzo durante este proceso que estoy culminando.
- A mi novia Diana Marcela Santamaría, por su constante apoyo incondicional el cual fue muy importante en la elaboración de este trabajo.
- A mi hermano Leonardo Alonso Rincón, mi abuela y tías.

BIBLIOGRAFIA

- Alexander,R.1974.Functional Design in Fishes.Third Edition.160 P.Hutchinson & Co. Ltd. London,United Kingdom.
- Bailey,M. & Burgess,P. 2000.Tropical Fishlopaedia, A complete Guide to Fish Care. 352 P.Howell Book House.New York,U.S.A.
- Bolduc,M.,Lamarre,S. & Rioux,P.2002.A simple and inexpensive apparatus for measuring fish metabolism. Advan. Physiol. Edu. 26, P129-132.
- Breves,J.Veillette,P & Speaker,J. 2009. Ghrelin in the summer flounder: immunolocalization to the gastric glands and action on plasma cortisol levels. Comparative Biochemistry and Physiology. Part A 152, P268-272.
- Cameron,J. 1989.The Respiratory Physiology of Animals. 353P.Oxford University Press.New York,U.S.A.
- Chabot,D & Claireaux,G. 2008. Environmental hipoxia as a metabolic constraint on fish: The case of Atlantic cod, *Gadus morhua*. Marine Pollution Bulletin. 57, P287-294.
- Davidson,W. & Goldspink,J.1978.The effect of training on the muscles of the *C. auratus* (*Carassius auratus*). Journal of Experimental Biology, Vol. 74, Issue 1, P 115-122.
- Dong,Y. & Dong,S.2006.Growth and oxygen consumption of the juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) at constant and fluctuating temperatures.Aquaculture research.Vol.37, P1327-1333.
- Duncan,J. & Storey,K.1991.Role of enzyme binding in muscle metabolism of the *C. auratus*.Can. J. Zool. Vol. 69, P1571-1576.
- Eckert, R. 1994.Fisiología animal, mecanismos y adaptaciones.Tercera edición. 683 P.McGrawHill – Interamericana de España. Madrid, España.
- Eliason,E.,Higgs,D. & Farell,A. 2008. Postprandial gastrointestinal blood flow, oxygen consumption and heart rate in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Comparative Biochemistry and Physiology. Part A 149, P380-388.
- Espelt,M.,Mut,P.,Amodeo,G., Krurnschnabel, G. & Schwarzbaurn.2003. Volumetric and ionic responses of *C. auratus* hepatocytes to anisotonic exposure and energetic limitation. The Journal of Experimental Biology. 206, P513-522.

- Evans,D. & Claiborne,J. 2006. The physiology of fishes.Third edition.601 P.CRC Press.United States of America.
- Flores,C. 2002. Respuestas neuroendocrinas al estrés en peces teleósteos. Rev. Ictiol. 10 (1/2). P57-78.
- Garg,S.,Bhatnagar,A.,Kalla,A. & Ojal,M. 2002.Experimental Ichthyology.First Edition. 172 P.CBS Publishers and Distributors.New Delhi, India.
- Gisbert,E.,Jiménez,G.Fernández,I.Kotzamanis,Y. & Estévez,A. 2009. Development of digestive enzymes in common dentex *Dentex dentex* during early ontogeny. Aquaculture. 287, P381-387.
- Glencross,B. & Felsing,M.2006.Influence of size and water temperature on the metabolic demand for oxygen by barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch), in fresh water.Aquaculture research.Vol.37, P1055-1062.
- Gratzek, J. & Matthews, J.R.1992.Aquariology.First Edition.315 P.Tetra Press Publication.U.S.A.
- Grepe, N. 2001. Peces Ornamentales.82 P. Grupo Editorial Iberoamérica S.A. México.
- Helfman,G.,Collette,B. & Facey,D.2000.The Diversity of Fishes. 528 P.Blackwell Science Editorial.United States of America.
- Hernández, M.,Buckle,L.F. & Espina,S.2002.Temperature preference and acclimation in *Poecilia sphenops* (Pisces,Poeciliidae).Aquaculture research.Vol.33, P933-940.
- Hill, R. W.1980.Fisiología animal comparada.901P.Editorial Reverté S.A. Barcelona, España.
- Jha, P.,Jha,S.Pal,B. & Barat,S.2005. Behavioural responses of two popular ornamental carps, *Cyprinus carpio* L. and *Carassius auratus* (L.), to monoculture and polyculture conditions in aquaria. Acta Ichthyologica et Piscatoria. 35(2), P133-137.
- Johnson,T.P.,Cullum,A.J. & Bennett,A.F. 1998.Partitioning the effects of temperature and kinematic viscosity on the C-start performance of adult fishes.The journal of experimental biology. 201, P2045-2051.
- Kemp,P & Smith,M.W.1970.Effect of temperature acclimatization on the fatty acid composition of *C. auratus* intestinal lipids.Biochem.J.117, P9-15.

- Kikuchi,K.,Yamashita,M.,Watabe,S. & Aida,K.1995.The warm temperature acclimation-related 65-kDa Protein, Wap65, in *C. auratus* and its gene expression.The american society for biochemistry and Molecular biology,Inc.Vol.270 N°29, P17087-17092.
- Landines,M., Sanabria,A. & Daza,P. 2007. Producción de peces en Colombia.236 P. Producción editorial Produmedios. Bogotá, Colombia.
- Lushchak, V., Lushchak, L., Mota, A. & Hermes-Lima, M. 2001.Oxidative stress and antioxidant defenses in Goldfish *Carassius auratus* during anoxia and reoxygenation. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. Vol.280, P100-107.
- Mancera, N. & Álvarez, R. 2008. Comercio de peces ornamentales en Colombia. Acta Biol. Colomb. Vol. 13. N° 1, P23-52.
- McGowan,C. 1999.A Practical Guide to Vertebrate Mechanics. 301P.Cambridge University Press.Cambridge,United Kingdom.
- Ortega, A. & Reyes, H.2006. Initial sexual maturity and fecundity of the Goldfish *Carassius auratus* (Perciformes: Cyprinidae) under semi-controlled conditions. Rev. Biol. Trop. Vol.54 N°4, P1113-1116.
- Padilla, F. & Cuesta. 2003. Zoología Aplicada. 462 P. Diaz de Santos S.A. Madrid, España.
- Peñuela-Hernández, Z.,Hernández-Arévalo,G.,Corredor Matus, J.R.,Cruz-Casallas,P.E.2007.Consumo de oxígeno en Cachama blanca (*Piaractus Brachypomus*) durante diferentes etapas de desarrollo corporal.Revista Orinoquia.Vol 11.N°1, P49-55.
- Pineda,J. 1983.Límites de tolerancia y consumo de oxígeno del pez capitán de la Sabana *Fremophilus mutisii* a diferentes temperaturas de aclimatización.Trabajo de grado.Universidad Nacional de Colombia, Facultad de ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia.
- Pombo, A., De Souza, J., Ferreiro, R.,Ramos, J., Sineiro, R. & Varela, X. 2005. Guía ambiental do encoro do rexiñoiro. 14 P. Grupo naturalista Hábitat. Baixo, Brasil.
- Ramos, E., Ramírez, J., Mendoza R. & Tapia M.2006. Reproducción, distribución y abundancia del pez *Pseudupeneus grandisquamis* (Perciformes: Mullidae), en el golfo de Tehuantepec, México. Revista de biología tropical. Vol. 54 (4).
- Randall,D.,Burggren,W. & French,K. 2002.Animal Physiology. 842 P.Freeman and Company. United States of America.
- Rastogi,S.C. 1993.Experimental Physiology. 159 P.Wiley Eastern Limited.New Delhi,India.

- Sagretti, L. & Bistoni, M. 2001. Alimentación de *Odontesthes bonariensis* (Cuvier & Valenciennes, 1835; ATHERINIFORMES, ATHERINIDAE) en la laguna salada de mar Chiquita (Córdoba, Argentina). *Gayana (Concepc.)* [online]. Vol. 65:1.
- Satchell, G. 1991. *Physiology and form of fish circulation*. 235P. Cambridge University Press. New Zealand.
- Searle, T., Roberts, R. & Lokman, M. 2006. Effects of temperature on growth of juvenile blackfoot abalone, *Haliotis iris* Gmelin. *Aquaculture research*. Vol. 37, P1441-1449.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal physiology*. Fifth edition. Cambridge university press. 607 P. Cambridge, United Kingdom.
- Schurmann, H. & Steffensen, J. 1997. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology*. Vol 50, P1166 – 1180.
- Smartt, J. 2001. *C. auratus* Varieties and Genetics. 216 P. Blackwell science LTD. United Kingdom.
- Smartt, J & Bundell, J. 1996. *C. auratus* Breeding. 256 P. F.H. Publications, Inc. U.S.A.
- Tyagi, R. & Shukla, A. 2002. *Anatomy of fishes*. First Edition. 311 P. ANMOL Publications PVT. Ltd. New Delhi, India. (a)
- Tyagi, R & Shukla, A. 2002. *Development of Fishes*. First Edition. 265 P. ANMOL Publications PVT. Ltd. New Delhi, India. (b).
- Valbuena, M., Velasco, Y. & Cruz, P. 2006. Efecto del peso corporal sobre el consumo de oxígeno en Yamú (*Brycon amazonicus* Spix & Agassiz 1829): reporte preliminar. *Rev. Col. Cienc. Pec.* Vol. 19:2, P175-179.
- Valbuena, R. & Cruz, P. 2006. Efecto del peso corporal y temperatura del agua sobre el consumo de oxígeno de tilapia roja (*Oreochromis sp.*). *Revista Orinoquia*. Vol. 10.
- Valverde, J., Martínez, F. & García, B. 2006. Oxygen consumption and ventilatory responses to gradual hypoxia in common dentex (*Dentex dentex*): basis for suitable oxygen level estimations. *Aquaculture*. 256, P542-551.
- Van den Thillart, G., Van Waarde, A., Muller, H., Erkelens, C., Addink, A. & Lugtenburg, J. 1989. Fish muscle energy metabolism measured by in vivo ³¹P-NMR during anoxia and recovery. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 256, P922-929.

- Van Ginneken,V.,Van den Thillart,E.,Muller,H.,van Deursen,S., Onderwater,M.,Visée,J.,Hopmans,V.,van Vliet,G. & Nicolay,K. 1999.Phosphorylation state of red and white muscle in Tilapia during graded hypoxia: an in vivo ³¹ P-NMR study.Am. physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 277, P1501–1512.
- Verhoeff,E. 2002. La Enciclopedia de los Peces Tropicales.255 P.Editorial LIBSA.Madrid,España.
- Vriends, M. 1995. *C. auratus*. 94 P. Barron's Educational Series Inc. New York, USA.
- Weatherley, A. 1970. Effects of superabundant oxygen on thermal tolerance of Golfish. Biol. Bull. Vol.139, P229-238.
- Webster,C. 2002. Nutrient Requirements and Feeding of Finfish for Aquaculture. CABI Publishing Cambridge, MA, USA.
- Wilson,J.A. 1989.Segunda edición.Fundamentos de fisiología animal.984P.Noriega editores.D.F.México.
- Zúñiga-Upegui,P.,Villa-Navarro,F.,Reinoso-flórez,G & Ortega-Lara Armando.2005.Relación longitud-peso y frecuencia de tallas para los peces del género *Chaetostoma*(Siluriformes,Loricariidae) de la cuenca del río Coello, Colombia. Revista Dalia.Vol 8, P47-52.

