

24.3

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

REVISION DE LOS ASPECTOS BIOFISICOS Y FISIOLÓGICOS  
DE RELEVANCIA EN LA PISCICULTURA

TESIS PROFESIONAL QUE PARA OPTAR  
POR EL TITULO DE LICENCIADA EN  
BIOLOGIA, PRESENTA:  
ALICE IVONNE ALTESOR HAFLIGER

CIUDAD UNIVERSITARIA, MEXICO

1 9 8 4



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## INDICE GENERAL

INTRODUCCION .....	1
CAPITULO I ASPECTOS GENERALES .....	5
1.1 Acuicultura y alimentación .....	5
1.2 Situación de la pesca .....	8
1.3 Situación de la acuicultura .....	12
Potencial de los peces de A. Latina para la piscicultura .....	18
1.4 Ciencia y tecnología en la acuicultura .....	19
CAPITULO II APORTES DE OXIGENO AL SISTEMA .....	24
2.1 Aire atmosférico .....	24
2.2 Producción de oxígeno por fotosíntesis .....	30
2.3 Agua de alimentación .....	33
CAPITULO III SALIDAS DE OXIGENO .....	34
3.1 Consumo de oxígeno por los peces .....	36
3.2 Irrigación acuosa branquial y respiración externa .....	44
3.3 Transporte de oxígeno .....	56
3.4 Respiración interna .....	68
3.5 Transporte de Anhídrido carbónico .....	70
3.6 Ciclo del anhídrido carbónico .....	72

CAPITULO IV DIGESTION-EXCRECION-CICLO DEL

NITROGENO .....	75
4.1 Digestión en peces teleósteos .....	75
4.2 Excreción .....	81
4.3 Ciclo del Nitrógeno .....	88
CONCLUSIONES .....	91
BIBLIOGRAFIA .....	96

## INTRODUCCION

El presente trabajo realiza una revisión crítica de la bibliografía correspondiente a algunos de los aspectos básicos relacionados a la piscicultura.

Se trata de unificar y sistematizar en un trabajo, parte de la información que se encuentra dispersa o que está ausente de la literatura específica de piscicultura.

El trabajo enfoca fundamentalmente aspectos biofísicos y fisiológicos en relación al oxígeno y alimentación en los sistemas de cultivo. Consideramos en este trabajo, el sistema de cultivo como el incremento de la producción natural que se logra mediante el aumento de la densidad de población y un suministro adicional de alimento. Como consecuencia de esta aceleración de los procesos naturales surgen una serie de problemas que se transforman en limitantes para el sistema; entre ellos nos interesa particularmente mencionar el abastecimiento de  $O_2$ , sobreproducción de  $CO_2$ , amoníaco y otros desechos.

Para poder abordar el tema tomaremos al pez como centro de integración, o punto de partida de nuestro sistema de estudio. Haciendo entonces un esquema simplificado y general, el pez para poder efectuar sus funciones vitales, tomará del medio las sustancias orgánicas que utilizará como fuente de materias primas y de energía química. Estas sustancias son producidas por las plantas y el pez las tomará directamente de éstas (herbívoros), o de otros animales

(carnívoros), o de ambos (omnívoros). La liberación de esta energía se logra mediante una serie de reacciones químicas para las cuales el pez debe tomar también el oxígeno del medio. El gas procede de las mismas plantas del medio acuático (fitoplancton), que lo liberan en la fotosíntesis, así como del aire de donde difunde hacia el agua. Una vez metabolizados, el pez vierte sus productos de desecho hacia el medio acuático donde son reciclados. (Fig. 1)

De qué depende la disponibilidad de estas sustancias, de que su introducción al organismo, y su eliminación de éste; son algunas de las preguntas básicas en torno a las cuales hemos intentado centrar el estudio.

La acuicultura es un sistema multidisciplinario, que como actividad productiva debe contemplar una serie de fenómenos políticos, sociales, económicos y jurídicos, junto a los fenómenos naturales relativos al objeto de producción, es decir su fisiología y ecología, así como los aspectos biotecnológicos que permitirán en definitiva el desarrollo de un sistema de producción.

Consideramos que es importante dar atención y prioridad a los aspectos básicos aunque nuestro campo esté enmarcado fundamentalmente dentro de la producción; como lo señalamos anteriormente, manejar esta información nos permitirá el desarrollo de una tecnología adecuada a las condiciones económicas y sociales de nuestros países, así como el mayor aprovechamiento de nuestros recursos.

Aspiramos a que nuestro trabajo pueda constituir un pequeño aporte, sobre uno de los aspectos involucrados - el  $O_2$  - para un estudio

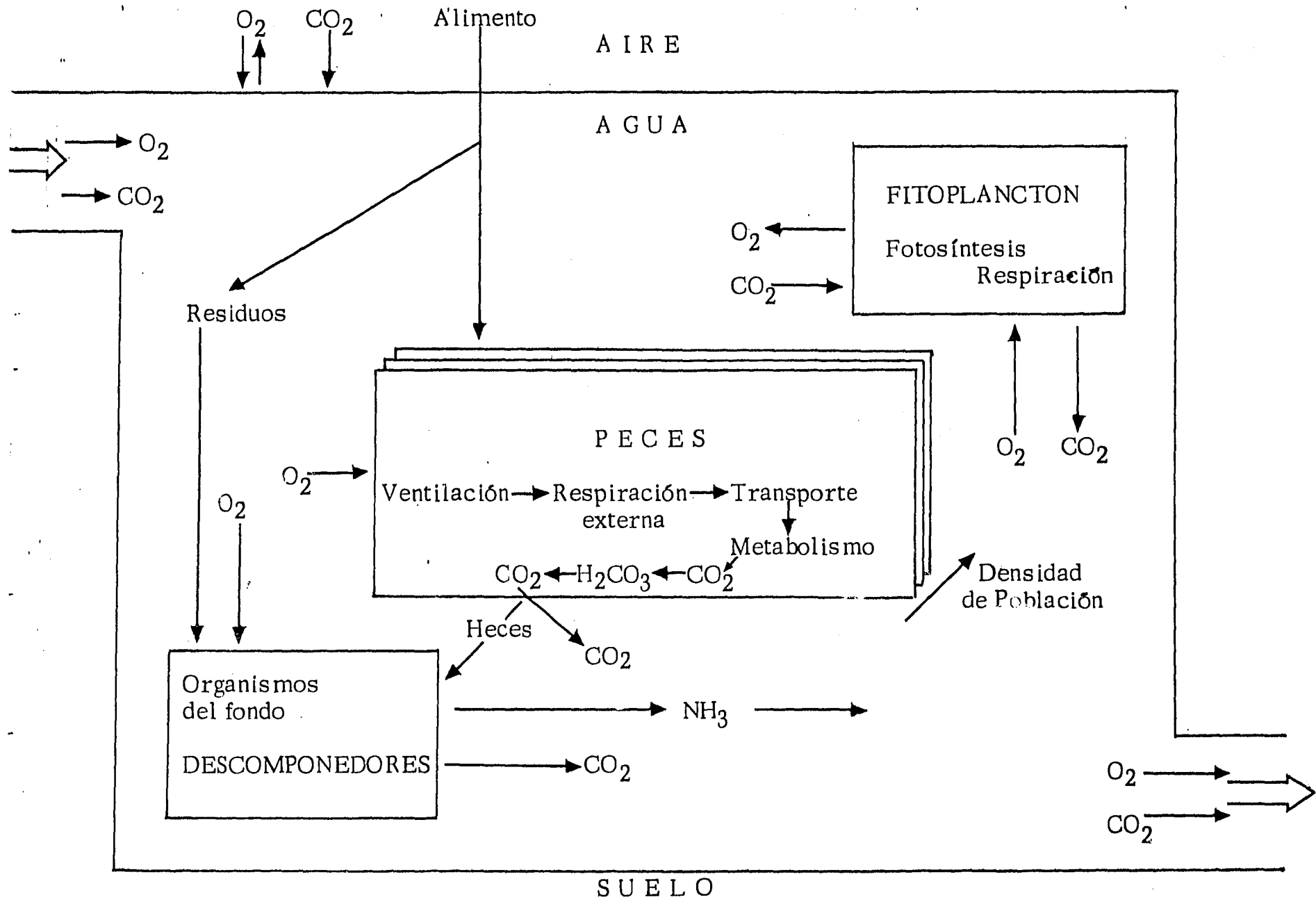
que tienda a dar respuesta a las interrogantes planteadas.

Se visitaron una serie de Estaciones Piscícolas y estanquerías rurales en México y se trabajó seis meses en una Estación Piscícola en Nicaragua, cotejando el conocimiento con los problemas de índole práctico.

## CONTENIDO

Con base en lo anterior y en función del marco conceptual que desarrollaremos, nos planteamos el estudio de dos líneas ecofisiológicas principales: 1) la del oxígeno-respiración- anhídrido carbónico, y 2) la de la digestión-excreción, completadas por el ciclo del nitrógeno.

En el capítulo I, correspondiente a aspectos generales, se analiza la importancia de la acuicultura en relación a los problemas de alimentación. Se ofrece un panorama de los sectores pesca y acuicultura, analizando sus posibilidades y dificultades, a nivel mundial y latinoamericano. Por último se encara la relación ciencia-tecnología referida a la acuicultura para concluir con la necesidad de revisar los aspectos básicos que conforman los capítulos II, III y IV.





## CAPITULO I

### ASPECTOS GENERALES

En este capítulo correspondiente al marco teórico introductorio en que se inscribirá el trabajo, se pretende fundamentar la importancia del área escogida, la acuicultura, y en particular una de sus ramas, la piscicultura, relacionándola con la situación mundial y latinoamericana de la alimentación; tomar conocimiento de la situación en el sector pesca y en la acuicultura analizando sus posibilidades y las dificultades a las que se enfrenta; por último, justificar el tema específico y el contenido de la tesis.

#### 1.1 ACUICULTURA Y ALIMENTACION

La dispersión de los estudios en materia de la acuicultura efectivamente dificulta su consulta. El campo es relativamente nuevo y los enfoques que dominan -desde un plano ideológico- la producción científica en esta disciplina, nos obligan a considerar con mucha reserva aportaciones que aparentemente, podrían llenar aquellas lagunas que nos impiden avanzar con la rapidez y eficacia deseadas.

Los textos sobre acuicultura coinciden en definirla como la actividad, y su estudio, dedicada a la cría y cultivo de plantas y animales acuáticos, destinada a la producción de alimentos ricos en proteínas y de bajo costo. La definición no sólo hace hincapié en la producción de alimentos, sino también en dos de sus características: riqueza en proteínas y bajo costo.

Wheaton divide la producción alimenticia actual en agricultura, pesca y acuicultura. La primera es con mucho la más importante y la tercera provee actualmente menos del 1% del suministro mundial de alimentos.

Siendo el principal recurso de la agricultura la tierra, el autor luego de analizar los datos respectivos, concluye que hay suficiente tierra para alimentar diez a trece veces la población mundial actual; pero que ésta no se aprovecha debido a problemas sociales, institucionales, políticos y económicos, cuya resolución requiere de "cambios en los hábitos, creencias y tradiciones de los pueblos", además de dinero y un desarrollo considerable de tecnología.

Con base en lo anterior y debido a que las deficiencias proteínicas son un problema serio en el mundo, sostiene finalmente que sería bienvenida la producción de alimentos por otros medios que no sean la agricultura tradicional. El primer concepto discutible que maneja Wheaton, consiste en ver los problemas estructurales, que él mismo señala como institucionales, políticos y económicos, como consecuencia de las culturas populares y no de la desigual distribución de los medios.

El segundo, el plantear una vía alternativa, como la acuicultura como solución a la escasez de alimentos, sin tomar en cuenta que cualquier actividad está expuesta a los mismos problemas estructurales que afectan a la agricultura.

Otros autores plantean que el crecimiento demográfico es una amenaza ineludible que acabará pronto con los recursos del planeta;

y que aún una distribución de proteínas más equitativa, un incremento en la producción de alimentos, y el avance biológico y tecnológico, no impedirán la catástrofe si no se regula el crecimiento poblacional. (31)

En el presente más de la mitad de la población mundial (31) tiene una dieta nutricionalmente desequilibrada, basada en cereales y alimentos almidonados. Por otra parte, aproximadamente el 69% del consumo de proteínas tiene origen vegetal y el 31%, animal; contribuyendo los organismos acuáticos con sólo el 11% del último, o con un 3.4 % del total. Russell (31) plantea que la producción agrícola no puede ser una alternativa, tanto por las limitaciones de espacio como de recursos energéticos. Por otra parte, aun de ser viable un incremento en tal actividad, no resolvería el déficit de suministro proteico y, en especial, el déficit de aminoácidos de origen animal. Otras alternativas son para este autor más claramente descartables por costosas y sofisticadas, como la producción masiva de alimentos sintéticos, fermentación microbiana, cultivo de algas, etc. En consecuencia, Russell plantea que, junto con la limitación poblacional, la deficiencia proteica habrá de ser resuelta cada vez más por medio de la productividad acuática, como un más estrecho control de los recursos y un aumento de la eficiencia en su explotación con la extensión y complejización de las técnicas pesqueras, así como la expansión de la piscicultura de agua dulce y el desarrollo del pastoreo marino. Por otra parte Cranford afirma que: "Los productos animales probablemente son más valiosos por su contenido de lípidos

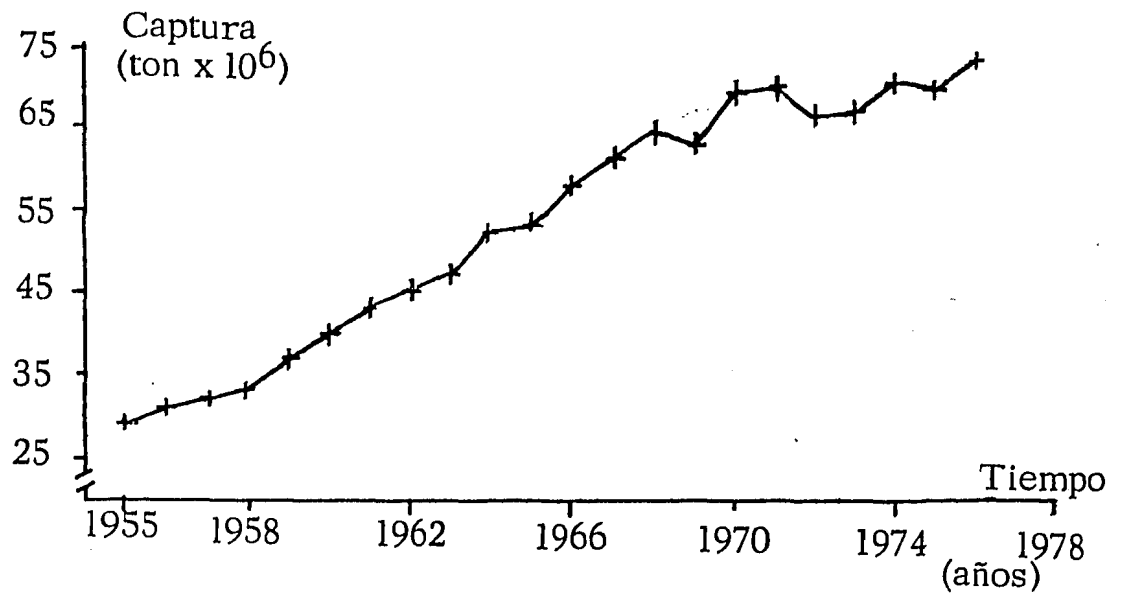
estructurales que por su valor como fuente de proteína, siendo el entusiasmo que actualmente existe para la sustitución de proteínas vegetales y aceites vegetales por carne y otros productos animales, un engaño." (Crawford y Sinclair, 1972). La visión, consistente en culpar a la naturaleza de los problemas creados por el hombre, no considera que el hambre existe junto a la abundancia. En general no hay controversia en cuanto a que la producción de granos mundial alcanza para proveer 3000 calorías por día a todos los habitantes del planeta y de que la producción de proteínas es también suficiente. Sólo se cultiva el 44% de la tierra cultivable del mundo y el rendimiento medio por hectárea en los países dependientes es menos de la mitad que en los países no dependientes.

## 1.2 SITUACION DE LA PESCA

Los recursos pesqueros han estado durante siglos protegidos del hombre por la imposibilidad que éste tenía de ver, ni escuchar a su presa. Sin embargo, durante los últimos 50 años se han desarrollado las técnicas que permiten localizar los cardúmenes. Como consecuencia han mermado las poblaciones de algunas especies, disminuyendo su captura por unidad de esfuerzo, a tal grado que las más consumidas están en peligro de extinción. Se estima que la capacidad de renovación de las pesquerías, junto al aumento de la demanda, tiene un máximo, calculado entre los 70 y los  $500 \times 10^9$  kg al año, que se espera cumplir hacia el año 2000 (20). Durante los últimos decenios el producto de la pesca creció muy rápidamente (gráfica 1),

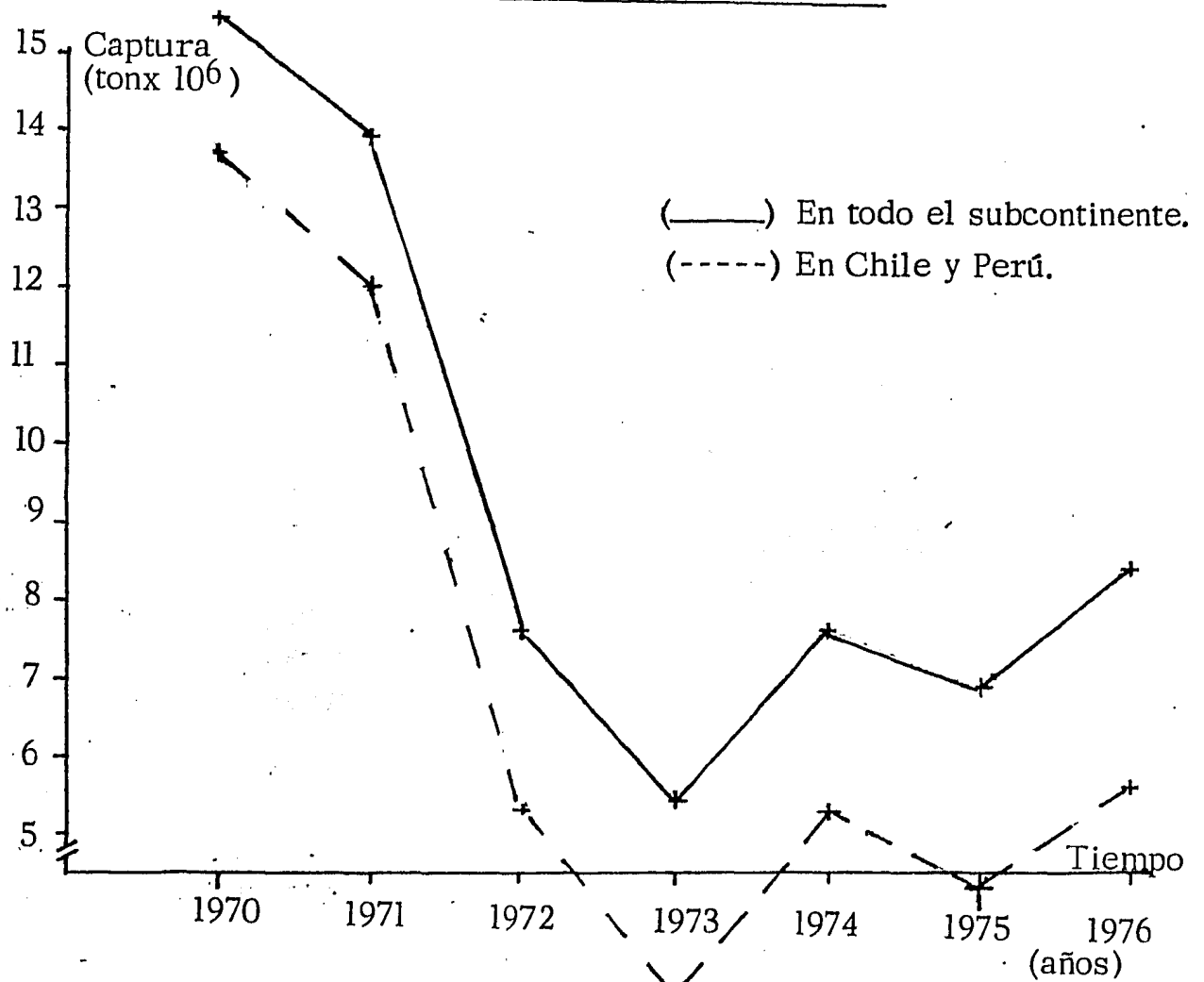
Gráfica 1

Evolución de la captura pesquera mundial



Gráfica 2

Evolución de la captura pesquera en América Latina



pero con descensos en 1969, 1972 y 1975. Los datos de FAO (9) indican que el crecimiento ya para los últimos años no se sostiene del mismo modo que en años anteriores. Para 1970, el 90% de la captura correspondía a peces y de ese porcentaje, el 88% lo proporciona la pesca oceánica y el 12% la de agua dulce. La captura depende del nivel de la cadena alimenticia donde se haga. Se pierde cerca del 90% de la biomasa en cada paso. Pero la cosecha de fito y zooplankton es difícil e incosteable, además que tendría poca aceptación. La mayor parte de las cosechas se hacen en los niveles más altos, donde menos peso total está disponible. Sin embargo, según otros datos, (Moiseev, 1973) existe una tendencia a capturar especies pelágicas ubicadas en los primeros eslabones de la cadena trófica, donde, si bien se dispone de recursos abundantes, la consecuencia de la sobreexplotación es más grave porque amenaza el equilibrio del mundo marino. Más del 60% de la captura corresponde a organismos planc  
tófagos, poco más del 25% a predadores y sólo el 4% a bénticos.

La relación entre desembarques de las pesquerías y producción primaria anual es de alrededor de 1:3000, lo que indica que los océanos están mediocrementemente explotados. Esta relación varía de 1:100 para la plataforma continental y zonas de afloramientos, hasta 1:100.000 para las partes centrales de los océanos. Una de las razones de ésto es que el número total de especies pescadas (un centenar) es poco importante en relación al número total (más de 20.000).

(Los engráulidos solos representan un cuarto de las pescas).

Alrededor de 1/3 de la pesca no se destina a consumo humano

directo, sino a reducción y tratamiento industrial para alimentación de animales, lo que alarga la cadena alimenticia trayendo en consecuencia pérdidas considerables de sustancias nutritivas. Para América Latina el 40.8% de la pesca se estimaba que se destinaría en 1980 para harina de pescado (3).

La demanda mundial de pescado aumenta por el doble efecto del crecimiento poblacional y del crecimiento del consumo per cápita. Considerando sólo la pesca destinada a consumo humano directo, la demanda aumentaría de  $60.97 \times 10^6$  en 1980 a  $107.55 \times 10^6$  en el 2000 (1.76 veces). Para América Latina las estimaciones indican un aumento de  $2.85$  a  $5.98 \times 10^6$  ton (2.1 veces).

El abastecimiento total mundial, por su parte aumentaría sólo de  $135$  a  $150 \times 10^6$  ton en el mismo lapso (1.1 veces), debido a que se considera estancado en  $118 \times 10^6$  ton el abastecimiento total de las aguas marinas y sólo crecería el de aguas dulces y especies cultivadas. Los países latinoamericanos son ricos en recursos acuáticos, marinos y continentales, y sufren una demanda creciente de alimentos con fuerte explosión demográfica y otros problemas derivados de su situación política y social interna y de dependencia. De 1970 a 1973, las capturas descendieron a 1/3 (Fig. 2) debido a la caída de las pesquerías peruanas y chilena de anchoveta por factores de sobreexplotación y de ecología. El consumo de pescado per cápita es en general muy bajo ( $6.77$  kg/año) con un máximo de  $33.1$  para Jamaica y un mínimo de  $0.8$  para Guatemala (8). Se observa una tendencia hacia el consumo humano directo de los productos de la pesca. Por

como alternativa piscícola, consistente en el repoblamiento de algunas especies. También éste para llevarse a cabo debe resolver una serie de acuerdos internacionales en torno al desarrollo de técnicas para aislar ciertas áreas oceánicas; prevención de la pesca en el período de crecimiento y control de la pesca final. Según la experiencia (Japón) parece más viable el cultivo en aguas someras o estuarios, y en manglares.

Russell plantea también la utilización de los niveles tróficos inferiores de los peces ( 2do. nivel), para incrementar la cosecha de proteínas animales.

### 1.3 SITUACION DE LA ACUICULTURA

La acuicultura persigue diversos objetivos aparte de la producción de alimentos: mejora de bancos naturales, pesca deportiva, carnada, investigación, ornato, recirculación de desechos orgánicos y artículos industriales. Su producción mundial en 1970 se estimó en  $5 \times 10^9$  kg. o sea un 7.2% de la producción pesquera de ese año, y ha mostrado un rápido incremento en los últimos 10 años. Para 1976, la producción estimada (34) ascendía a  $6 \times 10^9$  kg., de los cuales el 66.02% correspondía a peces, el 17.49% algas, el 16.23% moluscos (ostras 10.09 y mejillones 3.96) y el 0.26% a crustáceos.

Para el mismo año, la producción de América Latina, fue  $74 \times 10^6$  kg. o sea 1.2% del total mundial. Por países destaca la producción de México (ostiones y peces), Brasil (peces) y Chile (mejillones), figurando también, pero con menor producción: Cuba, El Salvador, Ecuador, y Venezuela.



otra parte, las pesquerías denotan una fuerte orientación hacia productos de exportación.

El planteo de Russell (31) de resolver la deficiencia proteica por medio de la productividad acuática plantea dos aspectos a considerar: por un lado, el incremento de la explotación pesquera; y por otro, el desarrollo de los métodos de cultivo que aumentan la producción. El primero se enfrenta al doble problema de la sobrepesca y la subpesca; sucediendo aquel cuando el rendimiento por unidad de esfuerzo es mucho menor de lo que podría ser, como resultado de la sobreexplotación de reservas limitadas. Este proceso de agotamiento de las reservas, si bien es reversible, la recuperación puede resultar muy lenta y larga y, en algunas especies, puede incluso no darse. La sobrepesca obedece a intereses económicos importantes, que dificultan la adopción de una legislación pesquera, así como el control de los recursos marinos.

Russell denomina como subpesca los casos en los cuales los niveles de pesca están por debajo del mínimo. En las pesquerías se trata de alcanzar el equilibrio con el máximo rendimiento por unidad de esfuerzo de pesca.

El segundo aspecto planteado, desarrollo de los métodos de cultivo, puede darse a diferentes niveles de intensidad en el control. En el primero de ellos estaría la agropecuaria marina. Sin embargo, su desarrollo en los próximos años parece poco probable debido a problemas de orden legal, económico y técnico que dificultan plantearse control completo de las comunidades de mar abierto. Russell plantea

En acuicultura sucede lo mismo que en pesca: muy pocas especies son objeto de explotación, y se ocupa una superficie de 3 a 4 x 10<sup>6</sup> ha. la que podría extenderse a 30 x 10<sup>6</sup> ha. Diversos autores concuerdan en que el tonelaje de producción actual podría multiplicarse por 10 para el año 2000.

Según Wheaton, la potencialidad de la acuicultura radica en: a) utilizar las áreas acuáticas ( 71% de la superficie terrestre) que, excepto en las costas, no son actualmente explotadas por el hombre; b) los costos de extensión hacia tales áreas serían muy inferiores que los de extensión a nuevas áreas terrestres ( trópicos, desiertos, etc. ); c) muchos organismos acuáticos son eficientes transformadores de alimentos (bagre: 1:1. 5); d) algunos organismos acuáticos son capaces de transformar los desechos orgánicos en proteínas utilizables; y e) otros, planctófagos, permiten cosechar indirectamente el plancton que, de otro modo, resultaría incosteable.

En América Latina no existen las sólidas tradiciones que permitieron el desarrollo de la acuicultura en otros continentes, por lo que ésta es nueva a pesar de que el potencial sea muy grande. Experiencias muy limitadas se iniciaron a principios de siglo con la introducción de diversas especies en varios países (truchas, carpas y tilapias).

Actualmente, aparte de las actividades experimentales que se desarrollan en varios países, existen cultivos comerciales fundamentalmente de truchas, tilapias, carpa, ostras y mejillones. También se hace repoblamiento de reservorios de irrigación, cultivo extensivo

de camarones en lagunas costeras y estudios experimentales de cultivo de especies nativas. Los países donde la acuicultura parece desarrollarse más aceleradamente son México, Colombia, Ecuador, Brasil, Venezuela, Chile y Cuba.

Programas por país basados en estudios de capacidad interna, avance de las investigaciones y disposición de recursos, plantearon una meta global para 1985 de producir  $1.5 \times 10^9$  kg. Esto significaría multiplicar por 20 la producción en 10 años. Brasil contribuiría a esta meta con un 44%, y México con un 34%. Son discutibles tanto las posibilidades reales para alcanzar esta meta como las finalidades que persiguen y los problemas que se enfrentan.

Muchos países con problemas serios de alimentación concentran sus esfuerzos en la exportación de especies caras y no en la satisfacción de las necesidades de sus habitantes. Aunque esta contradicción vaya atada con el problema global del subdesarrollo y la dependencia, pueden existir alternativas que solucionen al menos parcialmente tanto los problemas alimenticios como el resguardo de los recursos renovables.

Otro problema es el de la conveniencia o no de la importación de especies que pueden ocasionar graves trastornos ecológicos. No es posible generalizar, pues existe el caso de Tilapia mossambica que ha sido implantado en México y Brasil y otros países latinoamericanos. La solución al alto costo de los piensos y a su disponibilidad en el futuro, estaría, según Russell en el uso de fertilizantes, funda-

mentalmente fosfatos y fertilizantes no nitrogenados. Para obtener buenos rendimientos es necesario separar los reproductores en viveros especiales, y darle tratamiento adecuado a cada etapa, siendo esto especialmente importante en Tilapia, porque alcanza la edad reproductora antes de completar la talla comercial.

En América Latina se ha identificado una serie de problemas de carácter general (9): a) problemas de contaminación en muchos países donde el uso de pesticidas agrícolas ha dañado gravemente los ecosistemas acuáticos; b) la introducción de especies exóticas que, si bien en algunos países cumplió con el objetivo de incrementar rápidamente la producción de alimentos, en la mayoría ha afectado modificando el equilibrio ecológico de los ecosistemas invadidos, ya que la utilización de sistemas cerrados de cultivo tropieza en América Latina con carencias económicas y técnicas; c) desconocimiento de la dinámica de las poblaciones bajo estudio; d) falta de personal capacitado ; y, e) carencia de fondos suficientes. En resumen, se plantea que el tema de la acuicultura aún no se ha jerarquizado adecuadamente, carece de organización y de programas integrados.

En América Latina, la acuicultura se ha desarrollado con tres objetivos fundamentales: 1) repoblación; 2) acuicultura rural; 3) industrial.

Desde el punto de vista socioeconómico, ha tenidos los siguientes enfoques: a) subsistencia, b) producción de alimentos para los sectores de bajos ingresos, c) repoblación de ríos, embalses y lagos, d) obtención de productos de alto nivel para el mercado externo.

Fundamentalmente se ha practicado la piscicultura extensiva de repoblación, apoyada por programas oficiales. La acuicultura industrial por su parte, en general está en mano de empresas privadas.

La mayor parte de los esfuerzos en acuicultura en América Latina han involucrado especies exóticas (3), principalmente la carpa común (Cyprinus carpio) y Tilapia spp., a pesar de que Sudamérica y en menor grado Centroamérica, poseen una fauna íctica diversificada, entre la cual seguramente existen especies factibles de cultivo. El único cultivo comercial exitoso de especies nativas en Latinoamérica ha sido el del pejerrey (Odonthestes basilichtys, familia Atherinidae) en Argentina, con métodos similares a los de la truticultura. Se trata de un alimento de lujo, sin efecto en el aporte proteico del área. El pejerrey ha sido introducido y artificialmente propagado en Chile.

En México se hacen cultivos experimentales y de repoblación de Atherinidos del género Chirostoma, conocidos como pez blanco, cuya carne de calidad y el alto precio de mercado, los señalan como promisorios para cultivos comerciales.

Sin embargo, de todo el subcontinente, Brasil ha sido por lejos el país más activo en piscicultura. Fue allí que en los años treinta aconteció el primer intento exitoso de propagación artificial usando hormonas pituitarias. Los peces cultivados son principalmente de la familia Characidae (gen. Curimatus, Leporinus, Prochilodus y Trip-tortheus).

En Perú, el gobierno mantiene estaciones dedicadas al cultivo del

Piracuru (Arapaima gigas), uno de los más grandes peces de agua dulce del mundo.

#### POTENCIAL DE LOS PECES DE AMERICA LATINA PARA LA PISCICULTURA.

Las dos familias dominantes de peces en las aguas dulces de América Latina, son Characidae y Chichilidae, con representantes en toda la región excepto sus extremos norte y sur. La mayoría de las aproximadamente 1350 especies de Characidos son nativas de América Latina pudiendo imaginarse un policultivo similar al del sudeste asiático, con planctófagos, bentófagos, herbívoros y predadores, de sólo characidos sudamericanos. Sin embargo, su cultivo no se ha desarrollado a pesar de que no parecen plantear serias dificultades para el mismo.

Los cíclidos son sólo un poco menos diversos que los characidos y no presentan problemas de alimentación. Sin embargo, algunos son muy prolíficos y tienden a la sobrepoblación de los estanques. Los únicos estudios cuidadosos sobre esta familia en América Latina fueron hechos en Guatemala a principios de los años sesenta con ocho especies de Chichlasoma que denotaron un crecimiento más lento que el de los cíclidos africanos del género Tilapia, razón por la cual pararon los estudios.

En la actualidad, biólogos de Costa Rica planean el cultivo experimental de Cichlasoma spp. nativas de ese país.

Otro grupo importante de especies dulceacuícolas de América Latina comprende las varias familias de bagres (suborden Siluroidei).

El género Trachycorystea (familia Doradidae) ha sido propagado y cultivado en Brasil, pero otros géneros de la misma familia, así como de Pimelodidae y Bunocephalidae del alto Amazonas han sido ignorados. Otras especies potencialmente cultivables son de las familias Eleotridae, Synbranchidae, Rhamphichthyidae y Gymnotidae.

#### 1.4 CIENCIA Y TECNOLOGIA EN ACUICULTURA

El desarrollo de empresas acuiculturales está limitado por varios impedimentos, entre los que destaca la falta de conocimientos científicos y de ingeniería para hacer del cultivo una actividad práctica y rentable. Además, estos conocimientos se hallan concentrados en los países desarrollados, que normalmente exportan su tecnología imponiendo modelos productivos no siempre adaptados a las realidades sociales y ecológicas de los países subdesarrollados.

Una de las condiciones esenciales para el desarrollo de la acuicultura es el conocimiento del ciclo biológico de las especies, ya que se trata en definitiva de la manipulación de un proceso de desarrollo biológico. Su éxito depende de la capacidad para recrear artificialmente un medio de crianza. Sin embargo, es importante también confrontar estos conocimientos con las tradiciones y experiencias de los pescadores, la demanda del mercado, condiciones demográficas, de empleo y disponibilidad de tecnología o de conocimientos básicos que permitan su desarrollo.

Un enfoque realista debe tener en cuenta todas estas disciplinas, y los estudios que se realicen deberán integrarlas desde el principio

en una visión de conjunto, no sólo basada en el desarrollo biológico o tecnológico.

El proceso de producción acuícola, es inseparable de la realidad política, social y económica de cada pueblo.

En términos más generales podemos afirmar que el problema del hambre y la desnutrición empeora cuando se le aborda como un problema meramente técnico. Estudios de la OIT documentan que en los países de Asia donde la atención se ha concentrado en elevar la producción de alimento, y que efectivamente ésta aumentó, la desnutrición en el campo ha empeorado. Esto se debe a que la "modernización" sólo ha beneficiado a quienes poseen la tierra, el dinero y la influencia política que los hace sujetos de créditos(11). Del mismo modo, los progresos técnicos por costosos suelen volcarse en las actividades productivas más redituables, como las de exportación, y no en aquellas más necesarias para la alimentación de los pueblos. En todo caso se trata de fundamentar con serios estudios, no sólo en las ciencias naturales, sino también en las sociales, el desarrollo, objetivo y tipo de organización de las empresas acuiculturales.

La producción en acuicultura debe partir del desarrollo de los recursos naturales locales, aprovechando los ciclos naturales y administrando el medio ambiente con miras a su conservación y regeneración. Una administración armónica del medio ambiente contempla según Morales(20) a) la valoración de los recursos específicos de cada región; b) la investigación de cómo optimizar y racionalizar el uso de los recursos renovables a largo plazo; c) la organización de la



producción de modo de aprovechar todos los complementos y desechos, d) evaluar los impactos ecológicos y sociales de la introducción de tecnología, e) investigar las formas locales tradicionales de manejo de recursos.

Para plantearse un desarrollo de la acuicultura basado en los problemas fundamentales que enfrenta, es preciso encarar una serie de medidas. En el Simposio de Acuicultura en América Latina (9) se fijaron algunos requisitos a resolver, como: a) realización de un inventario de las aguas disponibles para un eventual cultivo; b) estudio de la biología básica de las especies más importantes; c) identificación de problemas factibles de solucionar con acuicultura, a través de la obtención de datos estadísticos sobre tipos de pesca, captura, áreas de pesca, etc.; d) determinación de criterios para la selección de especies.

Uno de los aspectos en donde se ha manifestado claramente la alta dependencia tecnológica de los países latinoamericanos ha sido la introducción de especies exóticas. Esto es debido a la escasa y a veces nula investigación acerca de las especies nativas. De acuerdo a los datos vertidos en el citado Simposio, se ha experimentado en el cultivo de 114 especies, en la mayoría de las cuales existe un completo desconocimiento de su biología. Por ello, y debido a la necesidad de incrementar la producción de alimentos en breves plazos se recurre a importar especies y técnicas de cultivo ampliamente conocidas, pero que seguramente no sean las más adecuadas para las condiciones de los países de América Latina.

Por otra parte, un mayor conocimiento acerca de la fisiología y ecología de los organismos permitiría el aprovechamiento máximo del ecosistema, con el uso, por ejemplo, de policultivos. Otras recomendaciones dadas en el Simposio se refieren al desarrollo de un programa de repoblación efectivo, basado en el conocimiento de la biología, manejo y economía; la evaluación de los viveros existentes, determinando su eficiencia; evaluación del grado de contaminación acuática y cómo afecta a la flora y la fauna; y obtención de datos estadísticos sobre la biología y dinámica de las especies más importantes, así como de los aspectos pesqueros.

La acuicultura es fundamentalmente un sistema multidisciplinario cuya finalidad es la producción de organismos acuáticos. Como actividad productiva contempla una serie de fenómenos de tipo político, social, económicos y jurídicos, integrados a los fenómenos naturales relativos al objeto de producción, los seres vivos, y su medio ambiente, es decir la biología y la ecología. A ello se deben sumar los aspectos de hidráulica, construcciones, motores, instrumentos, procesos, transporte, etc. de la ingeniería acuicultural.

De los organismos acuáticos, destacan, a los efectos que nos interesan por su valor alimenticio y por razones culturales que los han llevado a estar presentes en la dieta de la humanidad, sólo dos phyla y una clase de animales: Molusca, Crustácea y Peces; y entre los vegetales las algas.

Nos parece adecuado considerar la acuicultura como una rama de la zootecnia (26) (según la real academia: arte de la cría, multiplicaca

ción y mejora de los animales domésticos). Los problemas inherentes a la piscicultura son: a) taxonomía de las especies factibles de ser explotadas, b) morfología de las mismas, c) fisiología de las mismas con énfasis en la nutrición y reproducción, d) sus enfermedades más importantes, e) ecología, f) contaminación del agua, g) distribución de las especies de posible explotación comercial, h) su calidad sanitaria, gastronómica y comercial.

## CAPITULO II

### APORTES DE OXIGENO

Una oxigenación adecuada del ambiente que circunda a los organismos se refiere al número de moléculas de oxígeno presentes en el medio y asequible a los individuos sujetos del proceso respiratorio. Tal número depende de la presión parcial del gas que es a su vez función del volumen porcentual en que éste se presenta.

Podemos distinguir tres fuentes naturales de oxígeno para un sistema de cultivo: 1) la atmósfera que se halla en contacto con el agua, 2) las plantas fotosintéticas, y 3) el agua de alimentación del sistema que independientemente de haber obtenido el gas de una o ambas de las dos primeras fuentes, ya trae oxígeno disuelto al entrar al sistema de cultivo.

#### 2.1 AIRE ATMOSFERICO

La transferencia del oxígeno desde la fase aérea a la acuática es un proceso que podemos separar en tres etapas:

- 1) De la fase gaseosa a la interfase gas-líquido, en un proceso rápido debido a fenómenos de difusión y convección.
- 2) En la interfase gas-líquido o película superficial, cuyo grosor es mayor en el agua estancada o de flujo laminar, por medio de una difusión lenta.
- 3) En la fase líquida, principalmente por fenómenos de convección, ya que la difusión del oxígeno en el agua es extremadamente lenta.

La transferencia del oxígeno es función del área (A) a través de

la cual ocurre, del gradiente de concentración del oxígeno ( $C_s - C$ ), del coeficiente de la capa de líquido y de la turbulencia:

$$(1) \quad \frac{dC}{dt} = K_L \left( \frac{A}{V} \right) (C_s - C)$$

donde  $dC/dt$  es la razón de cambio de la concentración de oxígeno con respecto al tiempo ( $M/L^3T$ );  $K_L$  es el rango de coeficiente de transferencia de oxígeno ( $L/T$ );  $V$  el volumen ( $L^3$ ) y  $C_s$  y  $C$  las concentraciones de saturación y en cualquier momento dado respectivamente ( $M/L^3$ )

$$\frac{M}{L^3T} = \frac{L}{T} \frac{L^2}{L^3} \frac{M}{L^3} \quad \text{ANALISIS DIMENSIONAL}$$

El rango coeficiente de transferencia  $K_L$  está en función de la difusión en la capa superficial, la cual es propiedad del gas y del líquido y varía directamente con la temperatura e inversamente con las impurezas del agua.

Combinando  $K_L$  con  $A/V$  obtenemos  $K_L a$  que es el coeficiente total de transferencia. Este varía directamente con la temperatura en 1.56% por grado Celsius (Chesness y Stephens 1971), o según Anon (1972) de acuerdo a:  $(K_L a)_{20} = (K_L a)_T 1.024^{(20-T)}$ , lo que da un 2.4% por grado.

El  $K_L$  incluye el efecto de turbulencia y mezcla, que adelgazan la película superficial al producir un flujo no laminar, rompen las partículas expuestas y las renuevan reduciendo la difusión y aumentando la convección y el área de la interfase gas-líquido.

Para determinar la  $K_L a$  se halla la pendiente de la gráfica en papel semilogarítmico de la fórmula (1) integrada entre  $C_i$  (concentración inicial) y  $C$  y entre

$t=0$  y  $t$ :

$$\ln\left(\frac{C_s - C}{C_s - C_i}\right) = K_L a t$$

donde  $C_s - C_i$  es el déficit de oxígeno al tiempo  $t$ .

La concentración de saturación ( $C_s$ ) depende de la presión parcial del  $O_2$  atmosférico (159 mm Hg a 1 at), la temperatura y la salinidad del agua.

Un gas y un líquido en interfase están en equilibrio cuando ya no hay intercambio neto de moléculas entre ellos y entonces las presiones parciales del gas en ambas fases son iguales. A nivel del mar, con una presión atmosférica de 760 mm de Hg, por la ley de Dalton de las presiones parciales, el oxígeno contribuye con un porcentaje total que es su volumen porcentual (20.95% de 760=159.22 mm Hg).

La cantidad (masa) de gas disuelto en el agua depende del coeficiente de absorción propio de cada gas y cada líquido, de la temperatura, la presión parcial del gas y la presencia de solutos.

El coeficiente de absorción o Bunsen viene tabulado para distintas temperaturas, por lo que no es preciso efectuar correcciones por esta variable. Este coeficiente es el volumen de gas que se disuelve en un volumen de solvente a una temperatura dada cuando su presión parcial es 760 mm Hg. Decrece con el aumento de temperatura y con la presencia de solutos.

Como está tabulado para 760 mm Hg, es preciso efectuar la corrección según la ley de Henry de la proporcionalidad directa entre solubilidad y presión parcial:

Siendo  $S_1$ , la solubilidad dada por el coeficiente Bunsen para  $P_1=760\text{mm}$  Hg,  $S_2$  la que queremos hallar y  $P_2$  la presión parcial del gas, por ejemplo 159 mm Hg.

$$\frac{S_1}{S_2} = \frac{P_1}{P_2} ; S_2 = \frac{S_1 P_2}{P_1} ; S_2 = \frac{\alpha \cdot 159}{760} = \frac{\alpha \cdot 21}{100}$$

Así obtenemos la solubilidad en volumen (ml, ppm); para tenerla en  $\text{mg/l}$  debemos recurrir a la densidad, sabiendo que 1 mol de  $\text{O}_2=32$  g y ocupa 22, 414 l a PTN.

La cantidad de  $\text{O}_2$  disuelta en agua saturada fría es menor a 15 ppm y decrece con la temperatura y salinidad como se indica en la tabla 1 y gráfica 3:

Tabla 1

Solubilidad del oxígeno, salinidad y temperatura del agua

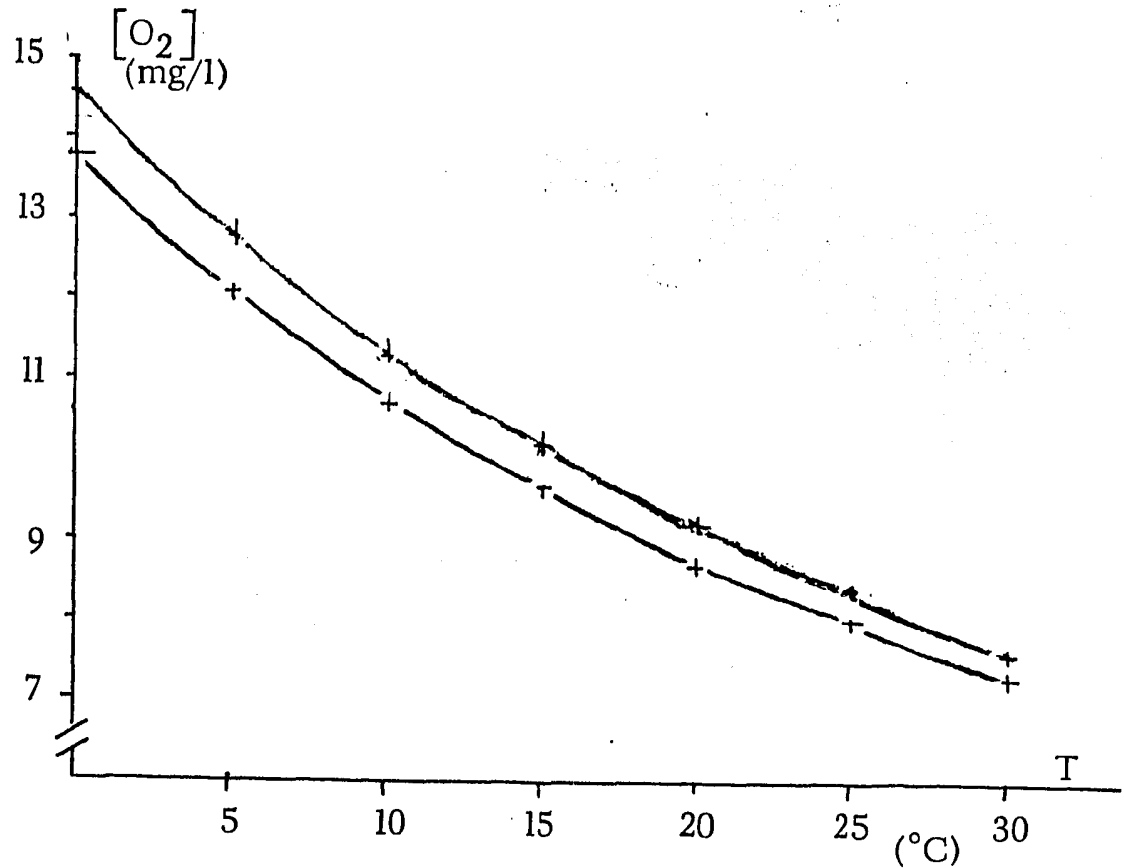
T (°C)	$\text{O}_2$ (mg/l) (0% S)	(5% S)
0	14.6	13.8
5	12.8	12.1
10	11.3	10.7
15	10.2	9.7
20	9.2	8.7
25	8.4	8.0
30	7.6	7.3

Fuente: Wheaton, (34)

A una temperatura corriente la saturación de la  $\text{O}_2$  está relacionada linealmente con la clorinidad ( con una pendiente muy pequeña).

### Gráfica 3

#### Solubilidad del Oxígeno en el agua en función de la temperatura



Construída a partir de WHEATON (pág. 114)

Se nota que para salinidades inferiores a 5 ppm, éstas no determinan significativamente a la solubilidad.

A temperatura constante, la saturación de la concentración de oxígeno está relacionada linealmente con la clorinidad, aunque con una pendiente muy pequeña, siendo despreciable su efecto en las aguas dulces.

La solubilidad del  $O_2$  en agua decrece con el aumento de la presión atmosférica, como se ilustra en la tabla 2 y gráfica 4.



Tabla 2

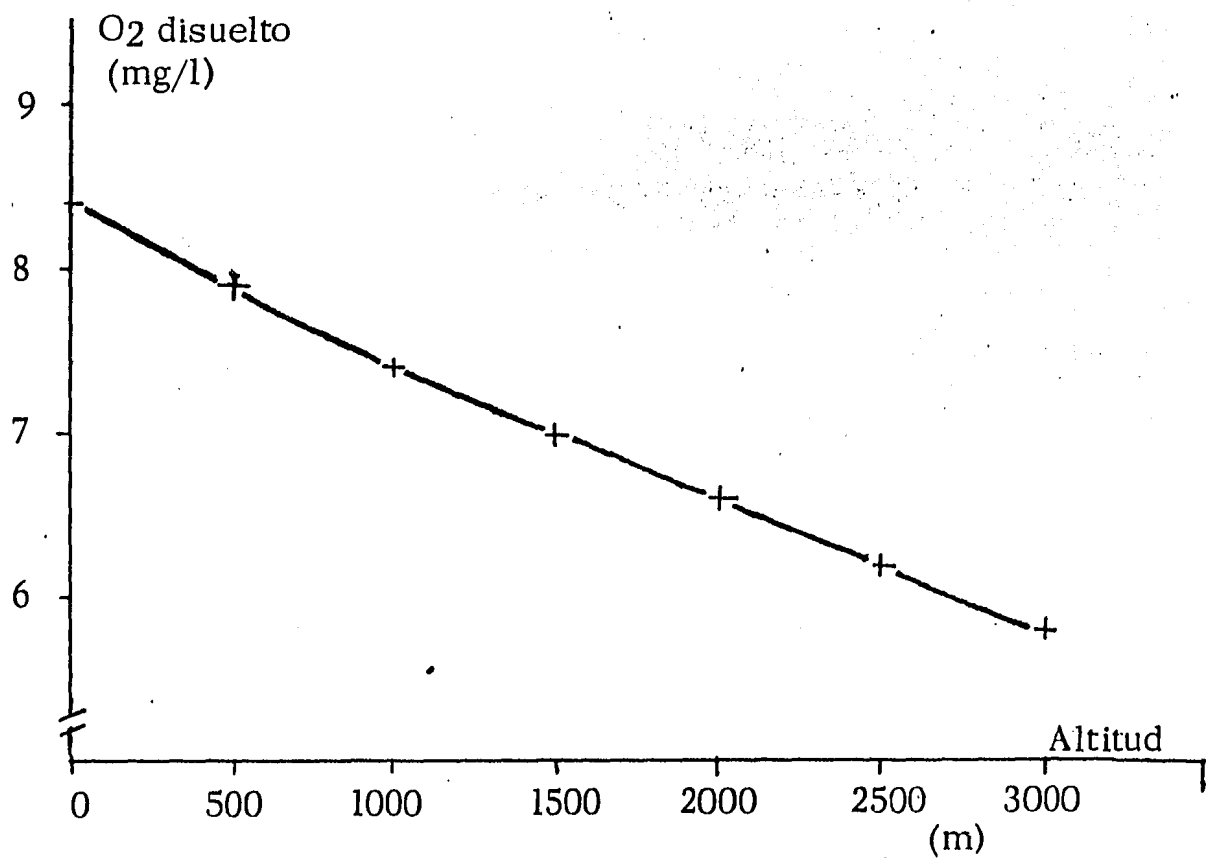
Solubilidad del O<sub>2</sub> en agua a 25°C.

Altitud (m)	O <sub>2</sub> mg/l
0	8.4
500	7.9
1000	7.4
1500	7.0
2000	6.6
2500	6.2
3000	5.8

Fuente: Boyd et. al. (4)

Gráfica 4

Solubilidad del O<sub>2</sub> en agua a 25°C



## 2.2 PRODUCCION DE OXIGENO POR FOTOSINTESIS

La fotosíntesis por plancton constituye la fuente primaria de  $O_2$  disuelto en un sistema de cultivo de peces, ya que la difusión transcurre muy lentamente.

El factor primario que regula la fotosíntesis es la luz, y su intensidad decrece conforme penetra en el agua; disminuyendo por lo tanto la tasa de producción de oxígeno en relación directa a la profundidad. El oxígeno es utilizado por la biota del estanque y sólo producido durante las horas del día por el fitoplancton. Existe una profundidad en la cual se igualan las cantidades de oxígeno que entran, ya sea por difusión o fotosíntesis, con las cantidades utilizadas; por debajo de esta profundidad en estanques estratificados el agua no contendrá  $O_2$  disuelto.

Dicha estratificación generalmente corresponde a la estratificación termal.

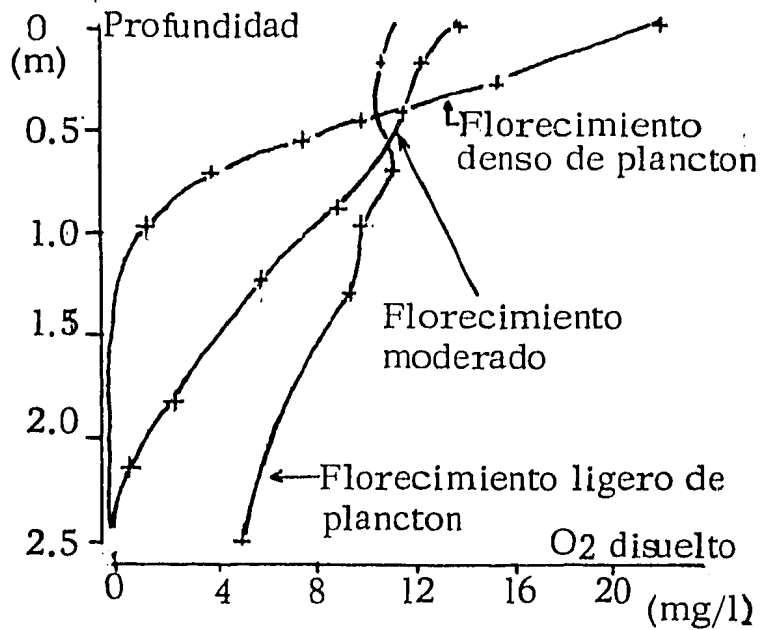
La densidad del plancton afecta directamente la intensidad y penetración de la luz, además de aumentar las pérdidas de oxígeno por respiración, en consecuencia en estanques con gran densidad de plancton habrá alta producción de  $O_2$  en la superficie, pero decrecerá muy rápidamente con la profundidad como muestra la gráfica 5.

La visibilidad que corresponde a densidades adecuadas de plancton se encuentran entre los 30 y 60 cm.

La producción de  $O_2$  por el fitoplancton responde a un ciclo durante el día. Temprano en la mañana se registran las concentraciones

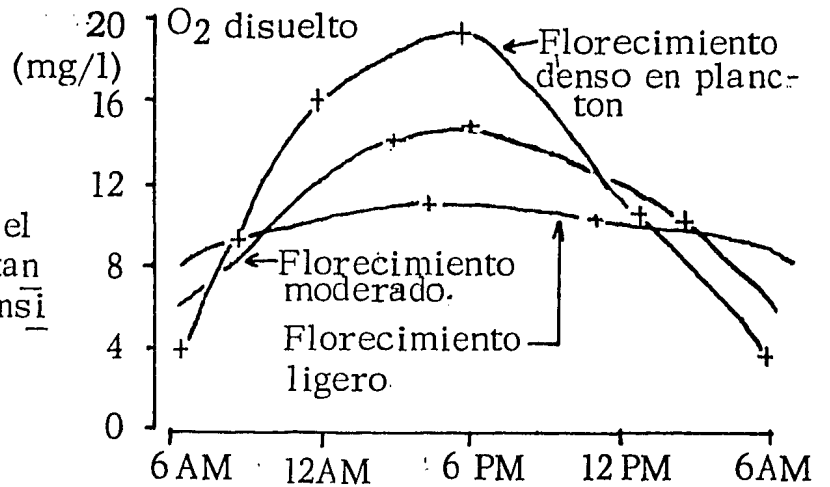
Gráfica 5

Concentraciones de oxígeno disuelto en la tarde a diferentes profundidades en estanques con diferentes densidades de plancton.



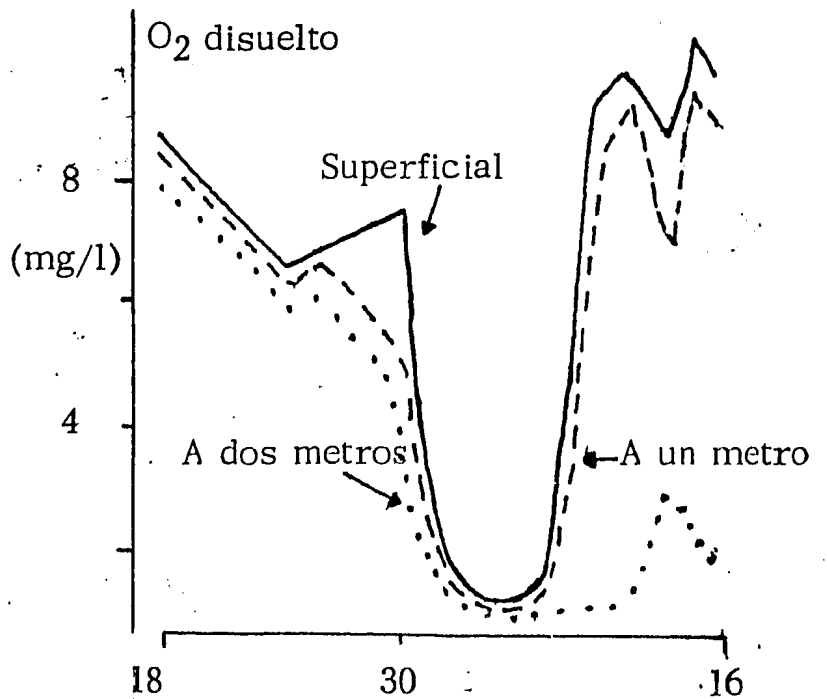
Gráfica 6

Fluctuaciones diarias en las concentraciones de oxígeno disuelto en el agua superficial en estanques con diferentes densidades de plancton.



Gráfica 7

Concentraciones de oxígeno disuelto antes y después de una mortandad de fitoplancton en un estanque. El fitoplancton comenzó a morir alrededor del 29 de abril.



más bajas de  $O_2$ , aumenta en el día, alcanzando el máximo a últimas horas de la tarde, y decrece nuevamente durante la noche. Esta fluctuación es máxima en estanques con un florecimiento rico de plancton y mínima cuando el plancton es poco abundante. (Gráfica 6)

Cuando el plancton es muy abundante se forman natas de algas en la superficie que afectan la difusión del oxígeno atmosférico, y que al morir repentinamente pueden agotar el  $O_2$  disuelto. (Gráfica 7)

La producción de fitoplancton en estanques está relacionada con la fertilidad de los suelos, la disponibilidad de nutrientes y con las tasas de alimentación artificial suministrada a los peces.

La producción de  $O_2$  disuelto en un día nublado es menor a la de un día claro o parcialmente nublado. En la tabla siguiente se da una estimación cuantitativa de la producción de oxígeno, en relación a las intensidades de luz.

Tabla 3

Producción de oxígeno

Comunidades	Clorofila ( $g/m^2$ )	Producción ( $gO_2/h.g$ )
Sombreadas	0.001.....0.5	0.1.....1.0
Mezcladas	0.02.....1.0	1.0.....10.0
Brillantes	0.01.....0.6	8.0.....40.0

Fuente: Odum (23)

Cuando las cantidades de  $O_2$  disuelto son bajas, la fotosíntesis no transcurre rápidamente, en consecuencia, las concentraciones de  $CO_2$  aumentan debido a que éste es liberado por la respiración y

no es absorbido por el fitoplancton para la fotosíntesis.

### 2.3 AGUA DE ALIMENTACION

Una de las funciones del abastecimiento de agua al sistema de cultivo es la de reponer el oxígeno consumido por los organismos. (Wheaton señala ésta y otras tres funciones: reposición del agua perdida por evaporación, por transaminación y remoción de desechos).

La cantidad de agua necesaria depende de la especie de cultivo, del manejo y de las necesidades del cultivo.

La calidad del agua tiene que ver con su grado de contaminación y su contenido de oxígeno.

Las aguas subterráneas suelen ser pobres en oxígeno pero libres de contaminantes, mientras que las superficiales presentan la situación inversa: suficiente concentración de oxígeno pero mayor grado de contaminación.

En el cultivo de peces que no requiere altas concentraciones de oxígeno se utiliza el agua de alimentación para realizar recambios periódicos con el fin de mantener la calidad del agua.

## CAPITULO III

### SALIDAS DE OXIGENO

Las salidas o pérdidas de oxígeno del sistema corresponden a: 1) respiración del plancton; 2) respiración de peces; 3) respiración de organismos bentónicos y 4) difusión a la atmósfera.

La siguiente tabla nos muestra los rangos de aumentos y pérdidas esperadas de oxígeno disuelto causadas por los diferentes procesos.

Tabla 4

Cambios en el oxígeno disuelto en estanques de 1 a 1.5 m de profundidad

<u>Proceso</u>	<u>Rango (mg/l)</u>
<u>Aumentos</u>	
Fotosíntesis por el plancton	5 a 20
Difusión	1 a 5
<u>Pérdidas</u>	
Respiración de plancton	6 a 15
Respiración de peces	2 a 6
Respiración de organismos del fango	1 a 3
Difusión	1 a 5

Fuente: Boyd (4)

En este trabajo sólo nos ocuparemos de la respiración de peces por constituir éstos, nuestro centro de estudio.

En la primera parte del trabajo se señaló cómo afecta la respiración del plancton, las concentraciones de oxígeno disuelto durante el día.

Con respecto a los organismos del fango, en su mayoría descompo-

nedores tienen un papel menor en la pérdida de oxígeno. En la tabla siguiente se indica el consumo de oxígeno para diferentes competidores posibles.

Tabla 5

Consumo medio de oxígeno por competidores

Competidores	Oxígeno (ml/g. h de peso seco a 15°-20° C)
Bacterias	110
Ciliados	0.5- 10
Invertebrados	0.005 - 0.02
Copépodos	0.2 - 0.9
Decápodos	0.1 - 0.2

Fuente: Odum (23)

Los principales descomponedores son las bacterias, y un papel de menor importancia lo tienen los hongos.

La densidad (bacteriana) varía de millares a millones de individuos por ml y en la tabla se señalan biomásas para diversos medios ( $10^9$  bacterias= 1mg).

Tabla 6

Biomasa Bacteriana

Medio	Biomasa (g C/m <sup>2</sup> )
Agua	0.1 a 10
Suelo	0.2 a 15
Lagos oligotróficos	10 a 15
Lagos	más de 200

Fuente: Odum (23)

### 3.1 CONSUMO DE O<sub>2</sub> POR LOS PECES

La función respiratoria comprende el intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico en la superficie respiratoria, su transporte a los tejidos, la difusión a éstos (respiración interna) y el metabolismo oxidativo a nivel celular (combustión o respiración celular). En cierto modo, éste es el más importante y si bien sigue patrones similares en organismos filogenéticamente alejados, no son desconocidas las diferencias. Es este proceso celular el que determina en última instancia la cantidad de oxígeno requerida por el organismo en su conjunto. Así, la tasa metabólica del animal es tal vez el mejor indicador cuantitativo de todo el proceso respiratorio (15).

A su vez, la tasa de consumo de oxígeno refleja la actividad metabólica de los organismos aeróbicos; y aunque no es el único indicador, es el estandar generalmente aceptado de entre las medidas del proceso metabólico.

#### CONSUMO

La tasa de consumo de oxígeno es determinada por varios factores externos e internos al organismo. Tales cambios fisiológicos son el envejecimiento, la hibernación, estivación, ejercicio y otros.

Entre las condiciones ambientales destaca la temperatura.

Tamaño. Los organismos pequeños tienen mayores tasas de consumo que los grandes de la misma especie, y aún para grupos filogenéticos cercanos. La relación entre tasa de consumo y peso del cuerpo sigue una función potencial que refleja el incremento de la superficie más que el del peso en sí. Para el lucio, la proporcionalidad es directa



con la superficie:

$$C_{O_2} = K \cdot W^{0.66}$$

La mayoría de las determinaciones dan un exponente mayor al indicado por la regla de los dos tercios.

Edad . El mayor consumo de los animales jóvenes respecto de los viejos indica por un lado la relación de tamaño ya considerada, pero también un gasto destinado al crecimiento.

Las variaciones en el consumo durante el desarrollo embrionario y las etapas larvarias reflejan cambios estructurales importantes. A una tasa elevada de consumo durante la fertilización y el clivaje, sigue un decaimiento gradual hasta el nacimiento o eclosión del huevo después de lo cual alcanza un máximo para volver a bajar conforme aumenta la edad.

Nutrición . La naturaleza y cantidad de alimento consumido determina la cantidad de oxígeno necesaria para oxidarlo y por tanto la cantidad de calor producido:

Tabla 7

Tipo de alimento	Cant.	O <sub>2</sub> (l)	O <sub>2</sub> (g)	calorías	C. R.
Proteína	(100 g)	93.3	133.4	419.9	0.79
Grasa	(100 g)	198.9	284.4	453.7	0.71
Carbohidratos	(100 g)	82.9	118.5	419.3	1.00

Actividad . El consumo aumenta proporcionalmente con la actividad hasta los límites impuestos por la capacidad de ventilación y la capacidad del sistema de transporte de los gases respiratorios.

En la tabla se observan consumos crecientes para peces de hábitos más activos:

Tabla 8

Espece	Hábito	Peso (g)	Consumo (cc/gh)
Macarela ( <u>Scomber scombrus</u> )	Muy activo	138	0.726
Pez pipa ( <u>Poronotus tricauthos</u> )	Moderadamente activo	184	0.301
Scup ( <u>Stenotomus chrysops</u> )	Inactivo	123	0.174
Tautog ( <u>Tautog onitis</u> )	Muy inactivo	120	0.062
Pulmonado ( <u>Lepidosiren paradoxa</u> )	Aéreo		0.042
Piranucus ( <u>Arapaimas gigas</u> )	Aéreo		0.009

Compañía. Se ha registrado un descenso del consumo por la presencia de varios individuos juntos, en la carpa dorada (Carassius), y en la Perca. Mientras que en el primero se debería a un problema de conducta, en el último puede atribuirse a la acción depresiva de los metabolitos producidos por los peces adicionales.

Temperatura. Los animales poiquilotérmicos aumentan su consumo conforme aumenta la temperatura, debido a que las reacciones químicas de su metabolismo se aceleran con ésta. Los homeotérmicos, por el contrario, disminuyen el consumo conforme aumenta la temperatura ( porque deben realizar menos trabajo para conservar su calor).

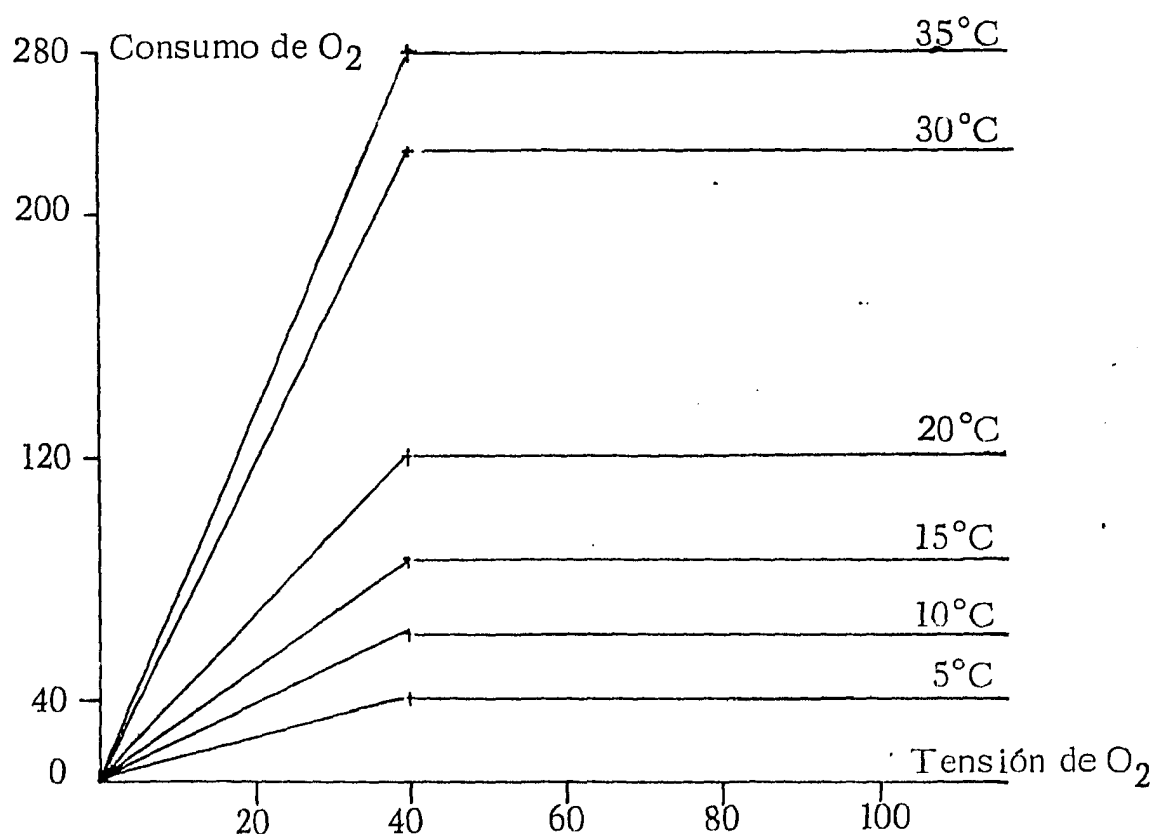
El intercambio gaseoso en los poiquilotérmicos aumenta hasta alcanzar cierta temperatura, aproximadamente los 35°C del cuerpo cuando aparecen ciertos efectos deletéreos que causan una súbita

caída del consumo de oxígeno. En la carpa dorada el nivel metabólico máximo en actividad se alcanza a los 30°C.

En la gráfica 8 se observa la relación entre consumo de oxígeno y las tensiones del gas para diversas temperaturas. Este factor determina los cambios en el consumo observados en distintas estaciones del año, y el ritmo diario. Sin embargo, existiría una variación diurna aparentemente endógena, reflejo de una actividad intrínseca o ciclo nutritivo, en bagres, bajo condiciones de total oscuridad y temperatura constante del flujo de agua. Se demostró un aumento importante, de casi un 50% del consumo, en la tarde comparado con la mañana. (29)

Gráfica 8

Consumo y tensión de oxígeno a diversas temperaturas.



Tensión de oxígeno. Tanto la tasa de consumo de oxígeno como los movimientos respiratorios dependen en grado variable de la cantidad de gas disponible en el medio. Muchos organismos, capaces de regular su respiración, son independientes de la tensión de oxígeno sobre un rango considerable; mientras que muchos otros muestran una dependencia directa de este factor, reflejando las variaciones de presión del gas, con cambios metabólicos.

Existen muchos casos intermedios en los que se relaciona el consumo de oxígeno (Q), con la tensión (pO<sub>2</sub>) mediante la siguiente ecuación ( 29):

$$Q_{O_2} = \frac{p^{O_2}}{K_1 + K_2 p^{O_2}}$$

Las constantes indican el grado de regulación propio del individuo. Si K<sub>1</sub> es pequeño, Q<sub>O<sub>2</sub></sub> se hace aproximadamente constante, y éste es el caso en que el consumo de oxígeno es independiente de la tensión. Esta situación puede atribuirse en algunos casos, al papel estimulador de la falta de oxígeno en la tasa respiratoria, control que implica la existencia de un centro respiratorio y un estado superior de desarrollo que en los animales no reguladores.

Para los animales que no dependen completamente de la tensión existe un valor mínimo de tensión necesario para su sobrevivencia. Este valor es la tensión crítica (t<sub>c</sub>). El pez sapo es capaz de extraer todo el oxígeno disponible; la tenca puede subsistir indefinidamente a temperaturas ordinarias en aguas con menos de 0.3 cc/l.; la perca requiere el doble de esta concentración. La t<sub>c</sub> del Tetraodon maculatus (puffer), es de 100 mm Hg; y la del Stenotomus chrysops (scup)

de 30 mm Hg a 20 - 21° C.

Un factor importante para esta capacidad de un organismo para regular el consumo de oxígeno, y así permanecer ajeno fisiológicamente al efecto depresivo de la baja tensión, es la afinidad de los pigmentos sanguíneos con el oxígeno, indicada por la tensión de saturación ( $t_s$ ) y la tensión de media saturación ( $t_{1/2}$ ), así como los efectos del anhídrido carbónico, el pH y la temperatura sobre estos niveles de oxígeno en la sangre, como se verá en el apartado dedicado al transporte del gas.

La temperatura, al afectar directamente la actividad metabólica en los poiquiloterms, influye también en forma directa sobre los niveles de tensión de oxígeno requeridos por estos organismos.

Otro factor que incide sobre la tensión crítica es el pH. Es incierto si esto se debe al poder estimulante de la acidosis en la respiración o a la incapacidad del organismo para extraer oxígeno fuera de un rango limitado de pH. Una mayoría de peces dulceacuñcolas investigados alcanzaron el nivel mínimo de tensión tolerable en el punto de neutralidad o cercano a él. El rango de pH dentro del cual fueron capaces de extraer oxígeno a bajas tensiones fue en muchos de 5 a 9 (róbalo, trucha, perca, etc.), en otros, de 7 a 9 y de 7 a 8. También el tamaño y la edad afectan el valor de tensión crítica. En el Cambarus (crayfish) se hallaron sus mayores valores en los individuos más grandes, siendo entonces menor el rango de regulación respiratorio en los más viejos:

Peso (gramos):	4.3	9.0	17.1
$t_c$ (mm Hg):	32	48	65

La tensión crítica está en parte gobernada por la capacidad del organismo para extraer oxígeno del medio, la que se indica como porcentaje de gas removido, sobre el total de gas presente, o como extracción. En la tabla se dan estos valores para distintas especies:

Tabla 9

Especie	Extracción (%)	Temperatura (°C)	Observaciones
<u>Scyllium canicula</u>	46	18	(tiburón)
<u>Scorpaena porcus</u>	53	18	
<u>Trigla covax</u>	59	18	
<u>Cranoscopus scaber</u>	82	17	(en arena)
<u>Hippocampus brevisrostris</u>	55	18	
<u>Siphonostoma rondeletti</u>	65	20	
<u>Anguilla sp</u>	80		
<u>Salmo sp.</u>	80		
<u>Leuciscus sp.</u>	68		(Flujo for-
<u>Spheroides sp.</u>	46	20	zado de agua)

Los valores de extracción dependen a su vez en forma distinta según la especie, de la tensión existente en el medio. El pez globo (puffer) se mantuvo entre el 46 y 48% aunque la tensión decreciera desde 4.68 a 0.98 cc/l a 20° C y en un rango de temperaturas de 12 a 22° C. El crayfish, sin embargo disminuyó su extracción del 70 al 59% cuando la tensión pasó de 160 a 50 mm Hg.

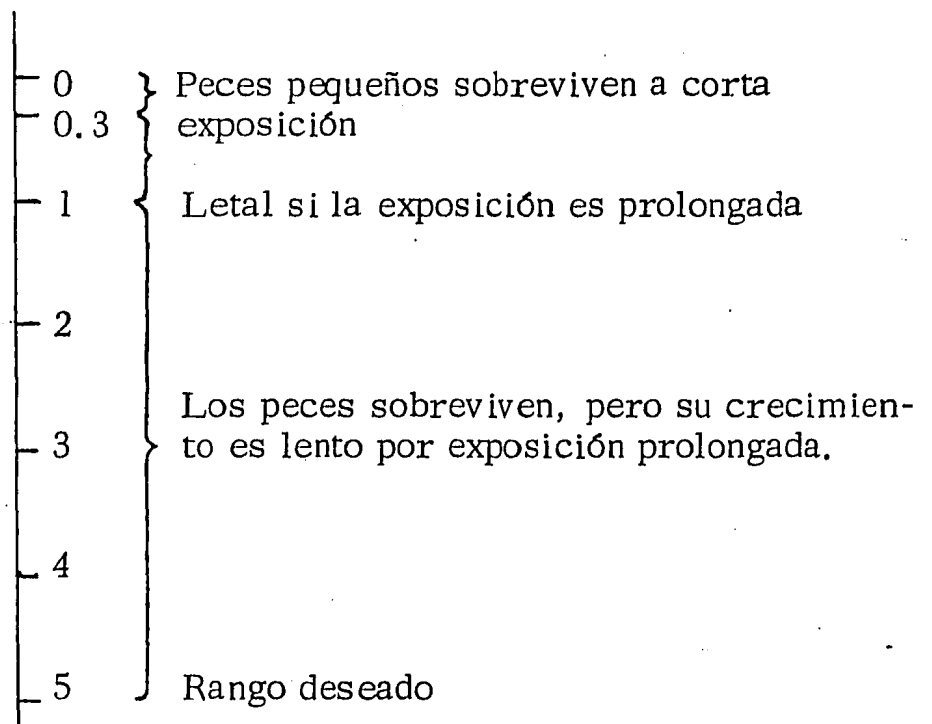
Existen adaptaciones del comportamiento y fisiológicas a un bajo suministro de oxígeno en el agua. Entre las primeras podemos señalar que el bagre y Leuciscus sp. emergen del agua para tomar el gas directamente del aire; y entre las segundas, está el incremento del consumo, la hiperventilación, etc.

En conclusión, la respuesta de la tasa de consumo a los cambios de tensión, depende y es característica de cada individuo, influyendo

en ella factores internos como pigmentos sanguíneos, saturación tisular y tasa metabólica basal; y externos como temperatura, pH y tasa de cambio de tensión de oxígeno.

En el cuadro siguiente se muestran las concentraciones de oxígeno disuelto bajo las cuales los peces pueden sobrevivir dependiendo del tiempo de exposición; la referencia es adecuada para peces de aguas cálidas, con requerimientos bajos de oxígeno. (33)

Oxígeno disuelto (mg/l)



A bajas concentraciones de oxígeno disuelto los peces son más susceptibles a parásitos y enfermedades, su crecimiento es bajo y hay inapetencia.

### 3.2 IRRIGACION ACUOSA BRANQUIAL Y RESPIRACION EXTERNA

El contenido de oxígeno del agua es apenas una vigésima parte que el del aire, por lo que un animal acuático debería bañar su superficie respiratoria con veinte veces el volúmen de agua con que lo hace uno terrestre para obtener igual cantidad de oxígeno del aire. Además, por ser el agua 100 veces más viscosa y mil veces más densa que el aire, el trabajo necesario para la ventilación es mucho mayor. De esta forma, un pez en reposo gasta 20% de su consumo de oxígeno en el trabajo respiratorio (30% según Hoar).

Esta situación se agrava si consideramos que la temperatura al tiempo de reducir la solubilidad de oxígeno en el agua, aumenta la tasa metabólica de los poiquiloterms y con ella, el consumo de oxígeno, como puede verse en la tabla y gráfica adjuntas.

Tabla 10

#### Influencia de la temperatura en la respiración de la carpa dorada (29)

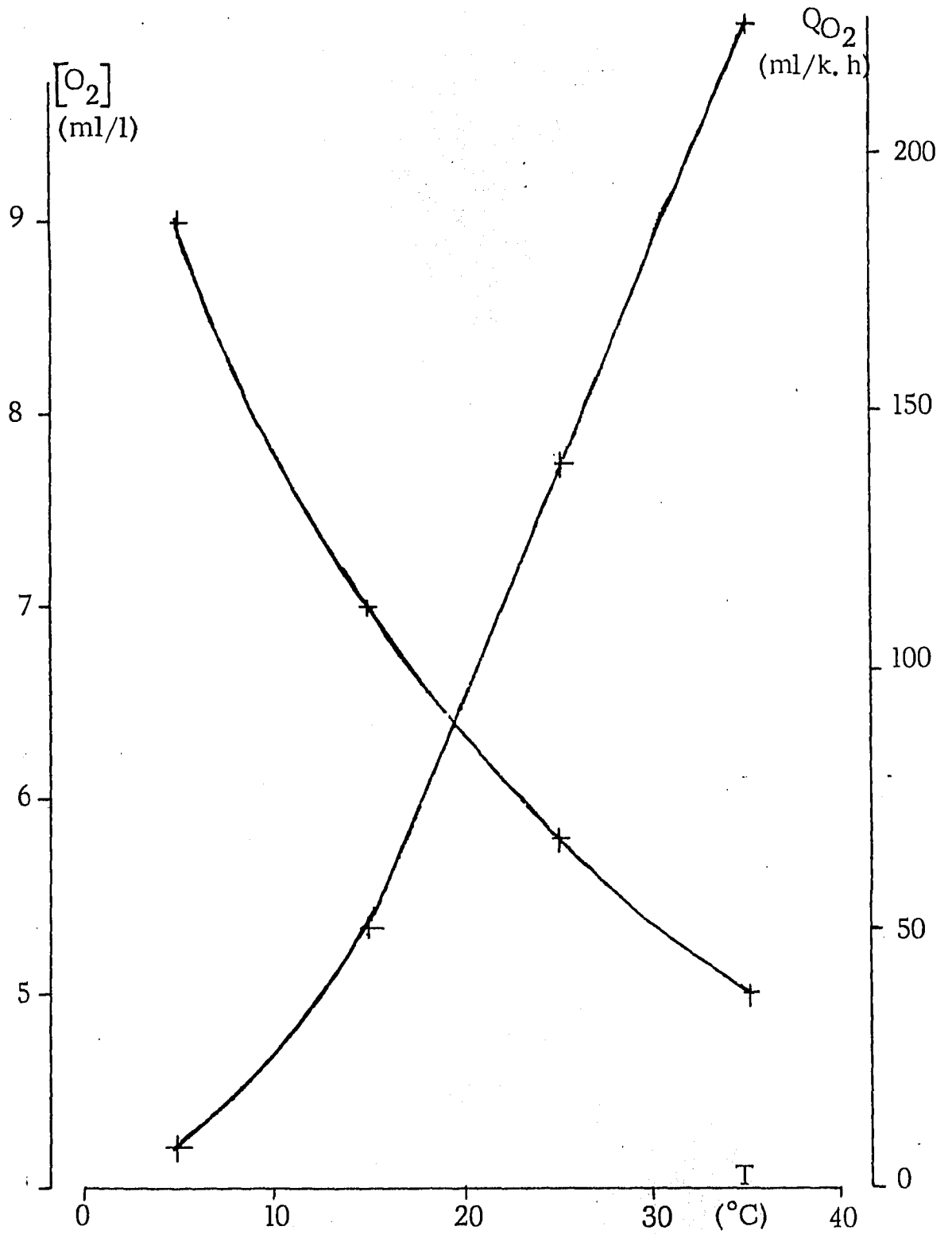
Temperatura (°C)	Concentración (mlO <sub>2</sub> /l)	Consumo (ml/k. h)		Irrigación acuosa branquial 75% (l/k. h)
		Inactiva	Activa	
5	9.0	8	30	1.3
15	7.0	50	110	9.0
25	5.8	140	255	32.0
35	5.0	225	285	60.0

Como contrapartida, es posible que las necesidades respiratorias de los peces sean menores que las de los animales terrestres por ciertas características como la de tener su temperatura en equilibrio con el medio, y el que éste les sirva de soporte natural a la vez que de vehículo para sus alimentos.



Gráfica 9

Dependencia térmica del contenido de oxígeno del agua y del consumo basal de  $O_2$  de la Carpa dorada.



La adaptación de los peces a la respiración acuática los hace capaces de utilizar hasta un 80% del oxígeno presente en el agua que pasa por sus branquias. Esta eficiencia se debe primordialmente a dos factores: la continuidad del flujo de agua a través de las branquias (irrigación) y eficiente intercambio, debido a la estructura y funcionamiento de éstas (respiración externa).

#### IRRIGACION

El proceso mecánico de ésta se realiza por medio de una doble bomba: la cavidad bucal que funciona como bomba de presión positiva y la opercular que funciona como bomba de succión. Se puede dividir el proceso en cuatro fases: a) con la boca abierta, el agua penetra a la cavidad bucal siguiendo una depresión de su suelo. En esta cavidad, agrandada por el descenso del suelo y la distensión de las mejillas, la presión es inferior a la del agua circundante, pero mayor que en la opercular que se halla cerrada y distendida, atrayendo así el agua hacia ella a través de las branquias. b) La boca se cierra y se eleva el suelo bucal y contraen las mejillas, creando una presión positiva que impulsa un flujo adicional de agua. c) El agua eleva entonces la presión opercular, abriendo los opérculos y saliendo el agua. d) Finalmente, habiendo disminuído la presión en la boca, puede darse un reflujo antes de reiniciarse el ciclo.

Esta secuencia de bombeo resulta en un flujo casi contínuo de agua a través de las branquias. Además, la renovación es completa y contínua por entrar el agua por la boca y salir por las aberturas branquiales, a diferencia de la respiración aérea en que se utiliza

el mismo conducto para la entrada y la salida de fluido, existiendo un espacio muerto. Si bien esta renovación constituye una ventaja en términos de eficiencia en el intercambio gaseoso, resulta en una mayor exposición ante cambios bruscos en el ambiente, ya que este espacio muerto puede ampliar el rango de tolerancia al diluir la toxicidad del primer contacto en un ambiente enrarecido.

Cuando el pez está nadando puede detener este bombeo, ya que al llevar la boca abierta, el agua circula impulsada por el gradiente de presión que genera su desplazamiento. Si la natación es lenta, las branquias se abren, tocándose en sus extremos de modo que toda el agua atraviese sus poros; si es rápida, los músculos aductores de las laminillas branquiales separan sus extremos para evitar que la corriente más fuerte las dañe.

El flujo de agua, producido por la diferencia de presiones a ambos lados del tamiz branquial corresponde aproximadamente a un régimen laminar (no turbulento), de modo que el gasto (G) es directamente proporcional a la resistencia ofrecida por la configuración variable del tamiz:

$$G = \frac{\Delta P}{R}$$

Esta ecuación es una simplificación de la Ley de Poiseuille, para un tubo cilíndrico:

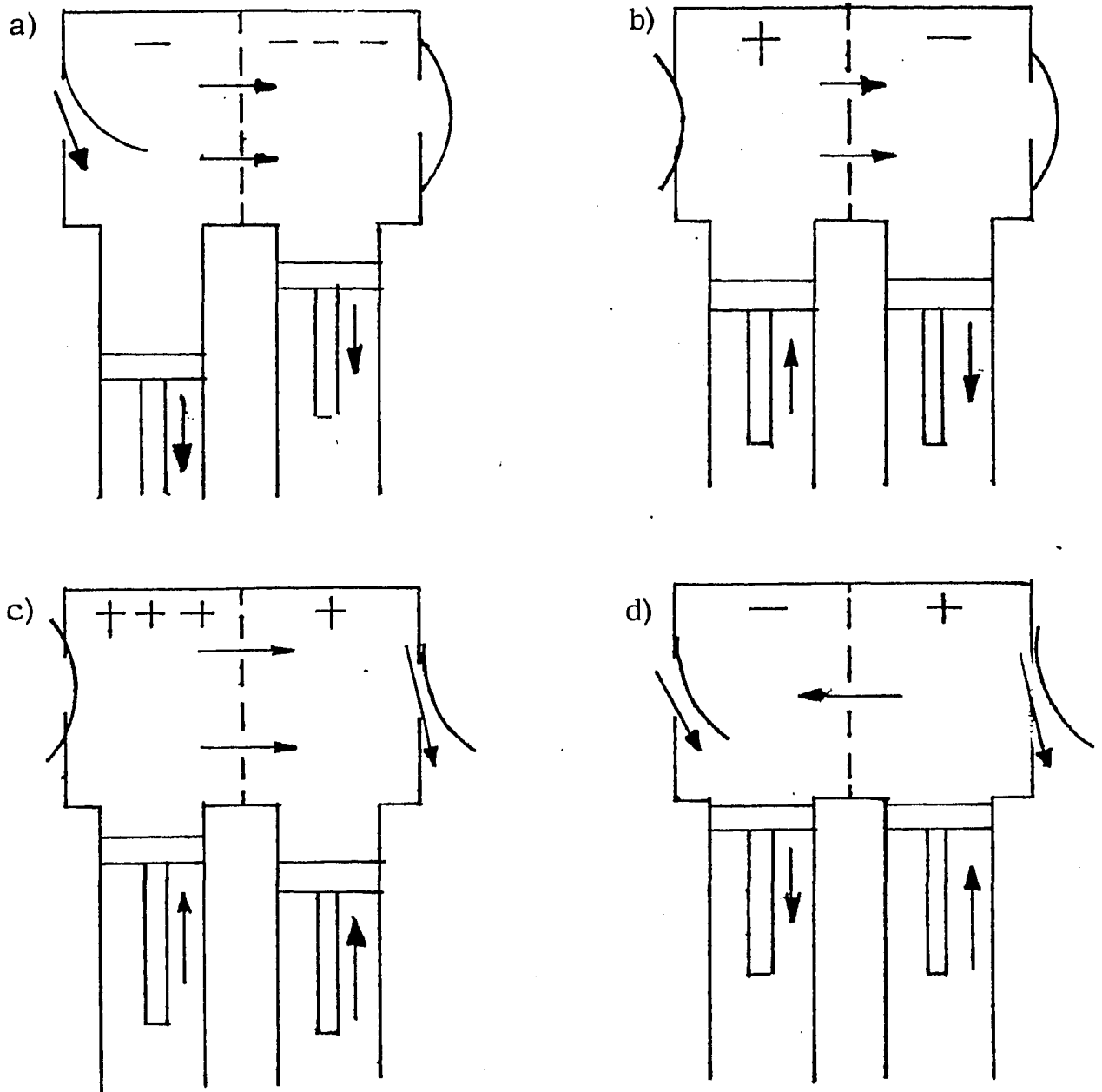
$$G = \Delta P \left( \frac{\pi r^4}{8L} \cdot \frac{1}{\eta} \right) \quad R = \left( \frac{\pi}{8} \right) \left( \frac{L}{r^4} \right)$$

... donde r es el radio, L el largo y  $\eta$  la viscosidad.

Una parte muy importante del sistema es la resistencia que separa las dos cámaras, que no es igual en ambas direcciones y varía duran

te el ciclo respiratorio debido a que la presión es variable y con la posición de los músculos de cada arco branquial.

Esquema del proceso de irrigación branquial. 13



## Respiración externa

Los animales que obtienen su suministro de oxígeno del agua son capaces de usar una superficie finamente dividida sin riesgo de colapso gracias a que el soporte está provisto por el propio medio, y sin riesgo además de sufrir pérdida de agua por su superficie respiratoria.

La serie de arcos branquiales se encuentra a cada lado del animal, por detrás del cráneo y después de las primeras vértebras. En los teleósteos estos arcos son cinco, aunque el quinto está poco desarrollado. En algunos, el cuarto arco es dentado, llevando los dientes faríngeos. Por su borde interno, cóncavo, cada arco suele llevar una doble hilera de branquioespinas con las que se retienen los sólidos suspendidos en el agua, a fin de evitar que dañen las branquias y para ser aprovechados como alimento o bien, expulsados al exterior.

La piel que cubre los arcos branquiales se desdobra por sus bordes externos, convexos, en dos series paralelas de hojas branquiales dispuestas una sobre otras. Estas laminillas primarias se desdoblán a su vez en otras secundarias, más pequeñas, en ángulo recto que se disponen verticalmente, sobre ambas superficies. Se forma así un tamiz con un cuarto de millón de poros que brindan una superficie de intercambio gaseoso equivalente a unas diez veces el área superficial del pez.

El área de las laminillas secundarias es de aproximadamente  $5 \text{ cm}^2/\text{g}$  de peso del pez. En el goosefish, este valor desciende a

1.43 y en la macarela sube a 11.58 cm<sup>2</sup>/g (13). El área branquial por unidad de peso disminuye a medida que el pez aumenta su tamaño, es decir que el área total se incrementa menos que el peso, aproximadamente en un factor de 0.85 (13). Además de la difusión de gases, en la superficie branquial tiene lugar el intercambio de iones y agua, por lo que los peces dulceacuñcolas necesitan reducir tal superficie. En los peces de respiración aérea, el área branquial es menor para evitar que los filamentos se colapsen.

Por otra parte, en todos los peces, el área anatómica de la superficie branquial es mayor que su área funcional. Aquella se ve reducida por la obliteración alternada de algunos capilares branquiales que deja fuera de funcionamiento a un número de laminillas secundarias.

El área funcional (A') puede ser calculada mediante la ecuación de Hughes:

$$A' = \frac{V_{O_2} \cdot d' \cdot 760}{D' \cdot \Delta P_{O_2}}$$

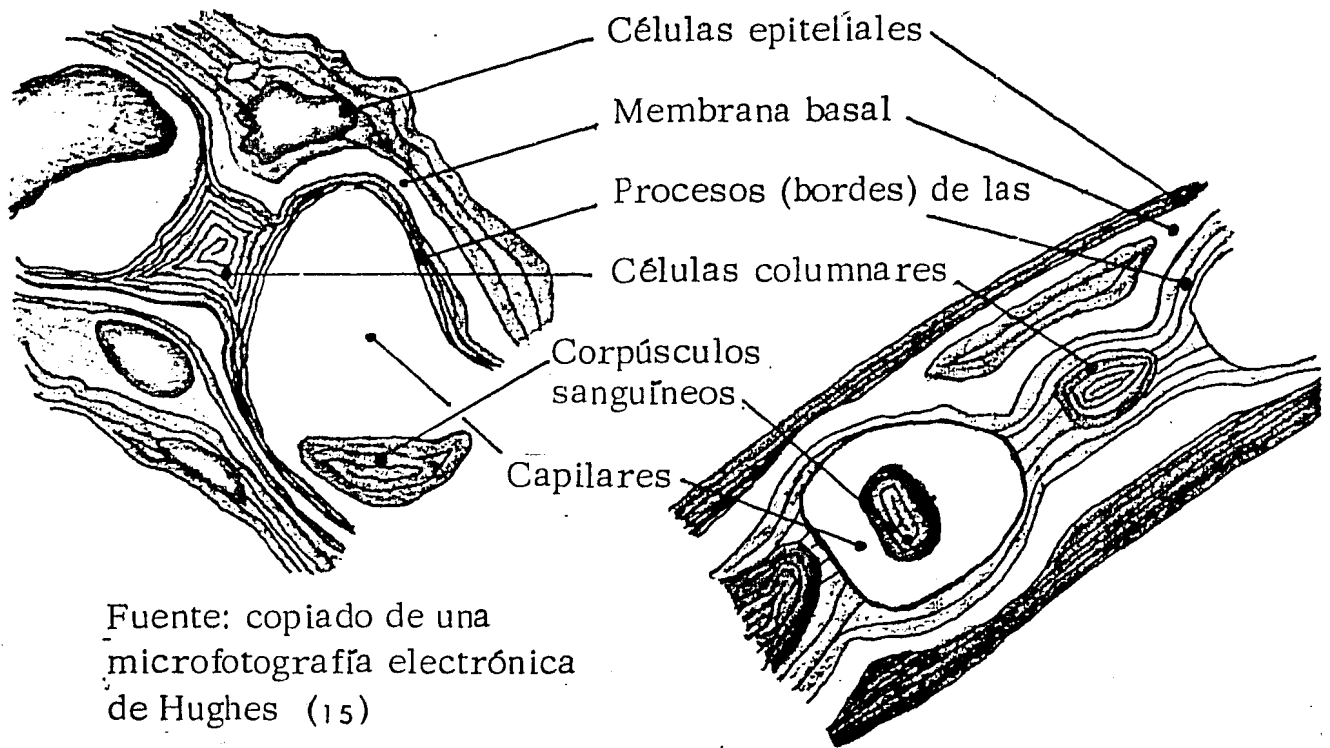
... donde V(O<sub>2</sub>) es el volúmen del oxígeno absorbido, d' la distancia de difusión, D' el coeficiente de permeación del oxígeno y P(O<sub>2</sub>) el gradiente de presión del gas entre el agua y la sangre.

Estas laminillas secundarias están formadas entonces por un doble epitelio, continuación del laminar, cuyas hojas están separadas por numerosas células columnares. Estas células poseen unos bordes o procesos que se extienden rodeando los espacios sanguíneos, y un citoplasma rico en material fibrilar. Se supone que el material fibrilar le da contractilidad a la célula que, al acortar sus cuerpos obli-

tera los espacios sanguíneos, pudiendo impedir el flujo sanguíneo en las laminillas.

Otra función de las células columnares es la de secretar la membrana basal que se ubica entre el epitelio y las propias células columnares.

Estructura de las laminillas secundarias

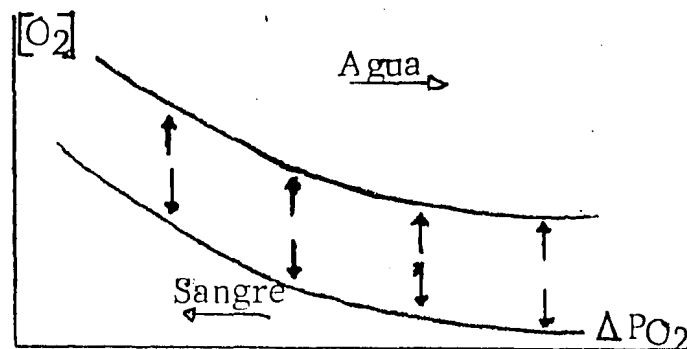


Fuente: copiado de una microfotografía electrónica de Hughes (15)

Paralelas al arco branquial y por su borde externo, corren las dos arterias branquiales. La más externa entra con sangre pobre en oxígeno y da un ramal a cada laminilla, el que corre por su borde interno y se ramifica en una red de finísimos capilares que cubre la superficie de la laminilla secundaria donde se da el intercambio gaseoso por difusión. Los capilares se reúnen llevando sangre oxigenada, en un vaso que corre por el borde externo de las laminillas y desemboca, junto con los de las otras laminillas, en una arteria que corre cerca del arco branquial y lleva la sangre oxigenada al resto del cuerpo.

La distancia entre los capilares en las laminillas y el agua es de 0.5 a 0.3 micras (19). En el cíclido Haplochromis multicolor es de 0.31 a 2.0  $\mu$  y en el gado Gadus pollachius de 1 a 3  $\mu$ , de las cuales corresponden: epitelio externo: 0.4 a 2.5 según Hoar el epitelio tiene un espesor de 1 a 5  $\mu$ ; membrana basal : 0.3 y bordes de la célula columnar: 0.1 a 0.3  $\mu$ . La distancia de difusión puede verse aumentada por la secreción de mucus en las branquias. De esta manera se limita el intercambio de iones y agua sin impedir el de gases.

En las laminillas, el flujo sanguíneo va en dirección opuesta a la del agua, siendo este intercambio en contracorriente sumamente eficaz debido a que las gotas enfrentadas de agua y sangre, se están renovando continuamente. La sangre, a medida que se va saturando de oxígeno, se enfrenta con agua con concentraciones mayores, lo cual prolonga el intercambio.



El oxígeno difunde desde el agua a la sangre a través de las laminillas branquiales, debido a la existencia de una diferencia de tensión de oxígeno entre ambos fluidos. Este gradiente, ( $P_{O_2}$ ) alcanza valores de 40 a 100 mm de Hg.

El flujo sanguíneo es mucho más veloz que el AGUA, oscilando la razón entre flujo de agua y flujo de sangre entre 1: 80 y 1:10.



La tasa de intercambio gaseoso a través del epitelio (difusión), depende de tres factores: dimensión del epitelio (área de intercambio y distancia), gradiente de concentración del gas, y coeficiente de difusión del mismo (D).

Los peces menos activos, ó que habitan aguas de escasa corriente ventilan sus branquias con volúmenes bajos de agua, pero tienen un porcentaje de utilización elevado. Por el contrario, los peces activos o de corrientes fuertes emplean un volúmen elevado y tienen un porcentaje de utilización bajo.

Una menor extracción tiene la ventaja de que se mantiene alta la presión de oxígeno sobre todas las branquias, y puede deberse a una resistencia elevada a la difusión y/o a que una parte del agua que atraviesa el tamíz, no baña a las branquias. El cálculo de este volúmen de agua desviado ( $V_D$ ) está dado por la ecuación:

$$V_D = V_B \frac{(P_{O_2E} - P_{O_2V})}{P_{O_2I}}$$

Donde  $V_B$  es el volúmen branquial o total del agua que pasa por el tamiz,  $P_{O_2E}$  es la presión del oxígeno en el agua expelida,  $P_{O_2V}$  en la sangre venosa, y  $P_{O_2I}$  en el agua ingerida. En el caso utópico de que se igualaran  $P_{O_2E}$  y  $P_{O_2V}$  no existiría volúmen desviado.

El volúmen desviado está integrado no sólo por el volúmen muerto anatómico, o del agua que no baña las branquias por la separación entre sus ramas, sino también por el volúmen muerto de difusión, que es el del agua que baña laminillas no funcionales.

## Otros órganos respiratorios

Las larvas tienen a veces branquias exteriores, como posiblemente las tuvieron los primeros vertebrados acuáticos. Son estructuras filamentosas a nivel de la faringe, ventiladas por los movimientos de natación, pero poco eficaces cuando el animal está en reposo, sujetas a predación y que además rompen la forma hidrodinámica al nadar.

Cuando el habitat del pez impide o limita el funcionamiento de las branquias (fondos cenagosos), existen órganos auxiliares. Así, algunos silúricos tienen detrás de las branquias, una cavidad branquial muy dilatada, con ramificaciones y repliegues muy vascularizados. El pez toma aire, y el oxígeno de éste pasa a la sangre a través de los pliegues, pudiendo volver al fondo cenagoso con una reserva extra de oxígeno.

Otro órgano auxiliar en la respiración es la vejiga natatoria, pero su función primordial sería ajustar la flotación con la profundidad. Está ubicada entre la columna vertebral y el tracto digestivo, aparece en el embrión como un divertículo de la pared posterior del esófago. No está presente en todos los teleósteos y falta en los elasmobranquios. Mantiene la conexión con el esófago a través del conducto neumático, que puede estar abierto (fisostomos), o cerrado (fisoclisteos). En ambos casos se puede llenar de oxígeno a partir de la sangre de sus paredes. Es una cámara oblonga mayor, con otra lateral y menor, la oval, pudiendo existir músculos que cierran la comunicación entre ambas. Hay dos zonas vasculares: la glándula de gas (cuerpo rojo), encargada de la dilatación, en la cámara mayor; y otra en la pared de la oval, encargada de la reabsorción del oxígeno. Al cerrarse la comunicación entre ambas

se impide la reabsorción, facilitando la dilatación. El contenido de gases es variable con la especie y la profundidad, poseyendo más oxígeno cuanto más profundo esté. Cerca de la superficie puede tener hasta 80% de N<sub>2</sub>, 15% de O<sub>2</sub> y 2% de CO<sub>2</sub>.

En los fisostomos, un esfínter rodea el cuerpo rojo, regulando con su contracción o dilatación, la superficie de contacto vascular.

La difusión de O<sub>2</sub> desde la sangre a la vejiga debería hacerse en contra de un gradiente de concentración, por lo que intervendría el metabolismo de la glucosa, que con la acumulación consiguiente de CO<sub>2</sub> y ácido láctico en la sangre, disminuye la capacidad de ésta para retener el oxígeno que deberá ser liberado.

La vejiga natatoria desempeña otras funciones, además de las que nos interesan para nuestro tema, relacionadas con el oído y la producción de sonidos. Por ejemplo, en los ostariofisios (carpas, silúridos, etc), el órgano de Weber, que los caracteriza, comunica mediante una cadena de tres huesecillos (palanca, regulador y tapadera), a la vejiga natatoria con el oído.

### 3.3 TRANSPORTE DE OXIGENO

El transporte de oxígeno desde las branquias a los tejidos es realizado mediante una circulación cerrada simple, en que la sangre pasa una sola vez por el corazón, donde siempre es venosa.

El corazón, situado cranealmente en el espacio pericardíaco, por debajo de la faringe y detrás de las branquias, es un tubo ensanchado y plegado en S, con cuatro cámaras en serie, cada una valvulada en su salida: a) El seno venoso, dorsal y posterior, recibe las venas cardinales y porta, contiene la zona marcapasos principal, y sus paredes finas y distendibles permitirían la elevación de la presión sanguínea para que se pueda distender la aurícula, de paredes gruesas. b) La aurícula, dorsal y media, garantiza la entrada continua de sangre al corazón, su distensión eleva la presión sanguínea permitiendo la distensión del ventrículo, con el que se relaciona mediante la válvula auricular. c) El ventrículo, ventral y medio, de paredes aún más gruesas. En la unión aurículo-ventricular se halla otra zona marcapasos. d) El bulbo arterial equipado con varias válvulas, serviría para suavizar las ondas de presión arterial, lográndose así un flujo sanguíneo uniforme a través de las branquias. La presión ventricular que sube rápidamente, se convierte entonces en una presión prolongada y más suave en el bulbo: éste es elástico y al suavizar la pulsación de presión en la aorta ventral, protege los capilares branquiales. Al bulbo, también zona marcapasos, sigue el tronco aórtico ventral que da los arcos aórticos branquiales. Después de su oxigenación en las branquias, la sangre circula a todo el

sistema según el esquema.

El corazón está irrigado por una circulación coronaria arterial, derivada de las arterias branquiales eferentes o de la aorta dorsal.

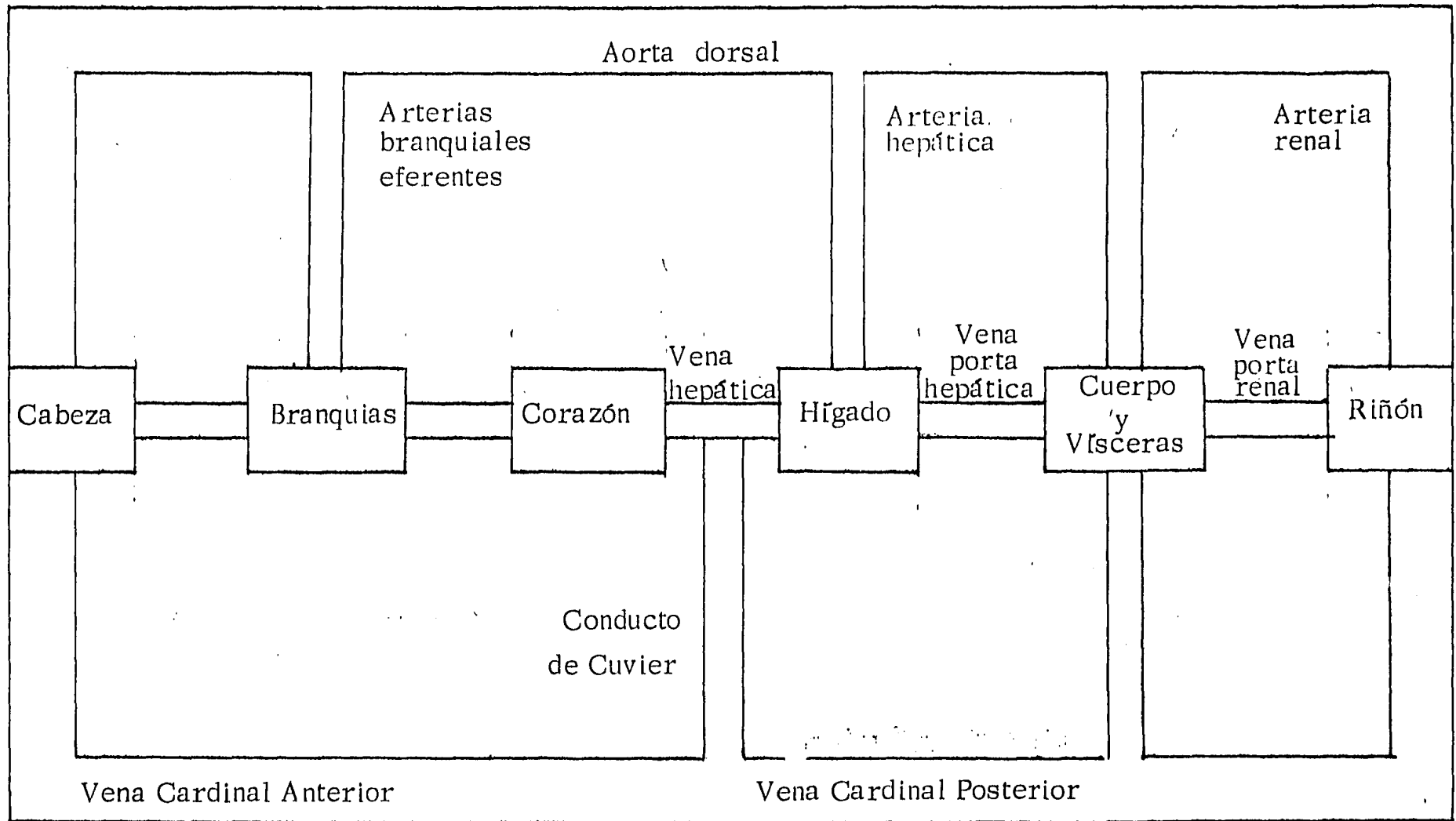
Existe una aparente correlación entre el peso relativo del corazón y la actividad; en un pez inactivo su peso corresponde al 0.15% y en uno muy activo al 2.5%.

Su inervación está a cargo del parasimpático, a través del décimo par craneal, o nervio vago. Éste produce cardioinhibición por liberación de acetilcolina en sus terminaciones cardíacas.

En la lija (Esqualus lebruni), se produce la inhibición vagal durante la distensión faríngea. Receptores faríngeos sensibles a la dilatación envían una señal por los nervios branquiales del área cardioinhibidora medular. Al salir el agua se reduce la inhibición, produciéndose la contracción cardíaca. Coinciden así el máximo flujo sanguíneo branquial con el máximo flujo de agua. En general, la contracción cardíaca tiene lugar inmediatamente después de la fase de toma en la respiración.

La presión media en la aorta ventral es de 15 a 70 mm Hg (ò) y al pasar la sangre por los capilares branquiales, sufre una caída de presión de 20 a 40 mm Hg, de modo que mientras las branquias reciben suficiente sangre a elevada presión, el resto del animal la recibe a baja presión. En todos los capilares, no sólo en los branquiales, la sangre sufre una caída de presión que permite, como veremos en el apartado de respiración interna, el intercambio de sustancias entre la sangre y los tejidos del cuerpo. La caída de presión provocada por la

Esquema de la circulación en los peces



resistencia branquial varía de 20 al 45% (10), según el pez y las condiciones. En el salmón (Oncorhynchus tshawytscha), la presión prebranquial es de 74.6, la postbranquial de 53.3 y la caída de 21.3 mm Hg (Greene, 1904), es decir, del 28.5%. En Anguilla anguilla anestesiada, los mismos parámetros dieron 37.5, 20.0 y 17.5 mm Hg (Mott, 1950) es decir una caída del 46.6%.

La cantidad de oxígeno que se puede disolver en la sangre es insuficiente para las necesidades de los vertebrados, pero éstos poseen un pigmento respiratorio, la hemoglobina, que tiene gran afinidad por el oxígeno. La hemoglobina está formada por el grupo heme, un complejo cíclico de igual estructura en todas las especies; y una proteína asociada, la globina que difiere en las distintas especies. Cada unidad heme (o hemo) posee un átomo de hierro enlazado a cuatro pirroles, a la globina y al oxígeno mediante combinación lábil.

Al combinarse las unidades hemo en grupos de cuatro, la oxigenación de cada unidad acelera la de las otras tres, desencadenando un efecto hemo-hemo que aumenta la velocidad y eficiencia de la captura de oxígeno por la sangre. Si la solubilidad del gas es alta o sus moléculas están ligadas, grandes cambios en el volumen del gas no afectan su presión parcial. Gracias a este efecto la sangre tiene gran afinidad por el oxígeno y se satura al 95% con presiones parciales relativamente bajas. Cuando baja la temperatura aumenta la afinidad.

La cantidad de oxígeno transportado depende pues de la cantidad de hemoglobina presente; pero el número de moléculas de ésta provocaría

un aumento de la presión osmótica, por lo que el pigmento se halla encerrado en células: los glóbulos rojos. Excepto algunos peces antárticos, todos los vertebrados tienen hemoglobina en glóbulos rojos, donde se facilita su asociación con enzimas como la glutación reductasa, que reduce la metahemoglobina a la forma portadora de oxígeno, y la anhidrasa carbónica, que acelera la función tampón de la hemoglobina.

Los glóbulos rojos de los peces son nucleados y ovoides, con diámetro mayor de  $7\mu$ . La cantidad de eritrocitos en el bague de canal es de  $2.4 \times 10^6 / \text{mm}^3$ ; y la de hemoglobina de 17.6 g/100 cc de sangre. (29)

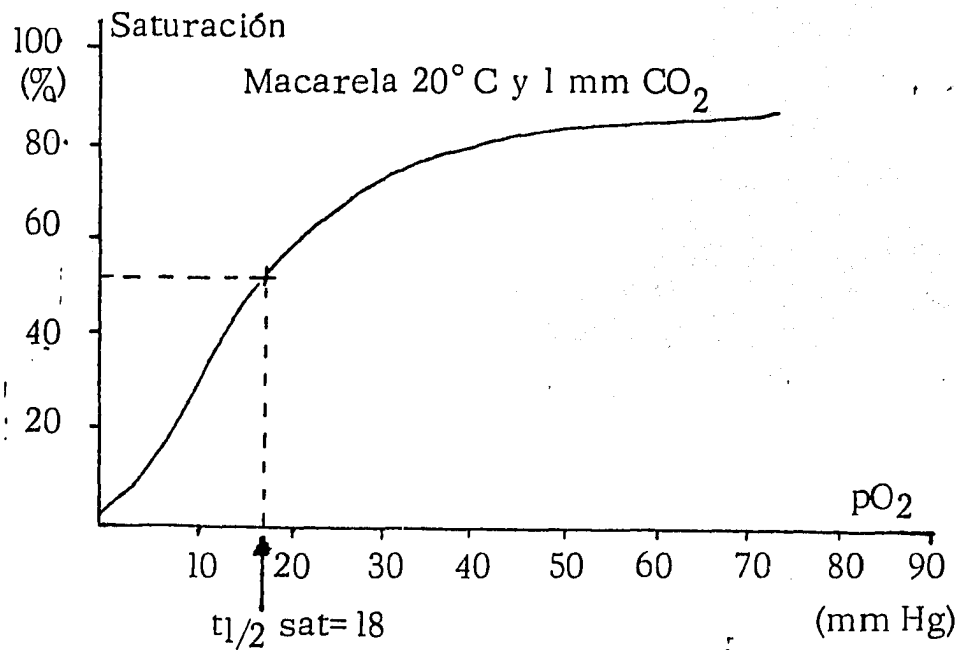
La capacidad de oxígeno en la sangre para cada especie se determina midiendo la cantidad de gas combinado después de ser saturada una muestra de sangre con aire, y se expresa en volumen porcentual. Entre los vertebrados de sangre fría la capacidad de oxígeno varía entre el 5 y 12%, según Hoar entre el 4 y 10%. Algunos de estos valores son: 11.3% para la carpa; anguila 10.2 a 15.6%; pez sapo 6.2% y macarela 15.77%.

La formación y disociación de la oxihemoglobina depende de la presión parcial de oxígeno del ambiente. Ambas variables están relacionadas en la curva de disociación de la oxihemoglobina, que expresa la afinidad del pigmento por el gas a distintas presiones parciales de oxígeno. En las gráficas anexas se observa esta curva, cuya forma sigmoidea es debida en parte al número variable de unidades Fe combinadas con el oxígeno, a la interacción entre los grupos y a los efectos sobre la hemoglobina, de otros componentes sanguíneos como las sales.



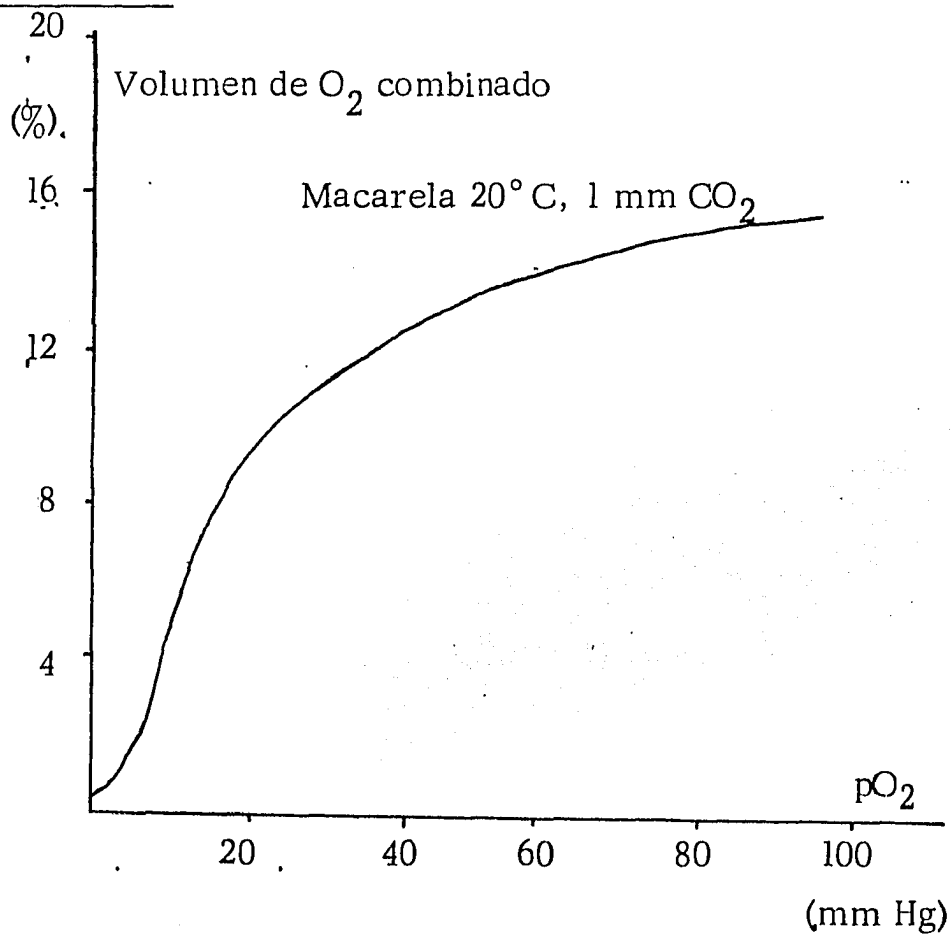
Gráfica 10

Curva de disociación del oxígeno en porcentaje de saturación de la hemoglobina para la Macarela.



Gráfica 11

Curva de disociación del oxígeno en volúmenes (%) de O<sub>2</sub> combinado para la Macarela



La parte superior, achatada (asintótica), de la curva muestra que para grandes variaciones de presión parcial de oxígeno dentro del intervalo amplio de presiones correspondientes al medio branquial, la capacidad de captación de oxígeno se aleja muy poco del máximo de saturación. La parte empinada (alrededor de los 40 mm Hg), corresponde a las presiones parciales del gas en los tejidos, donde pequeñas disminuciones de éstas facilitan la descarga de oxígeno.

La curva de disociación está descrita por la ecuación de Hill:

$$\frac{y}{100} = \frac{KP^n}{1 + KP^n}$$

... donde y es el porcentaje de saturación de oxígeno; P la presión parcial ( $pO_2$ ); K la constante de equilibrio y n una medida de la interacción entre los grupos hemo. Esta ecuación se puede convertir en:

$$\frac{y}{100-y} = KP^n$$

$$\frac{-y}{\log(100-y)} = \log K + n \cdot \log P$$

Esta última ecuación corresponde a una recta de pendiente n y ordenada al origen  $\log K$ . El valor de n entre los 20 y 98% de saturación es de 2.7 y se acerca a 1 por encima y por debajo de tales valores de saturación.

La tensión de oxígeno a la cual se alcanza una saturación del 95% o más, se llama tensión de saturación ( $t_{sat}$  o  $t_1$ ) y a la que se alcanza el 50% es la tensión media de saturación ( $t_{1/2}$  o  $t_u$ ). En la tabla II se dan estos valores para distintos peces.

Tabla 11

Tensiones de saturación y media saturación para diversos peces (13) (29)

Especie	$t_{sat}$ (mm Hg)	$t_{1/2}$ (mm Hg)	Temperatura (°C)
Carpa	17	5	15
Bagre	18	1.4	15
Trucha	15	17	15
Anguila	25	4	17
Macarela	80	18	20
Trucha		38	5 (13)
Carpa		4	10 (13)

A la tensión media de saturación, la cantidad de hemoglobina iguala a la de oxigemoglobina. Se alcanza entonces el límite superior de la tensión de oxígeno en los tejidos, y el inferior de la ambiental. A mayor tensión de media saturación, menor es la afinidad de la hemoglobina con el oxígeno. En los animales acuáticos de sangre fría, la curva está más a la izquierda que en los de sangre caliente, la tensión de media saturación es menor y la afinidad Hb-O<sub>2</sub>, mayor. La presencia de anhídrido carbónico en el medio reduce la afinidad de la hemoglobina con el oxígeno, facilitando la disociación en las células e impidiendo su captación del agua aunque el oxígeno abunde en ésta. Entonces se produce una desviación hacia la derecha de la curva, llamada efecto Bohr, que expresa que para una misma presión de oxígeno la cantidad retenida por la sangre es menor cuanto mayor presión de CO<sub>2</sub>. Las tensiones de saturación y media saturación aumentan debido al efecto Bohr. En algunos peces, pero no en los que carecen de vejiga natatoria, el aumento de la tensión de CO<sub>2</sub> ambiental, además de des-

plazar la curva hacia la derecha, la aplana, con lo cual la hemoglobina no llega a saturarse aunque se alcancen altas tensiones de oxígeno. Esto se conoce como efecto Root. Si aumenta la tensión de  $\text{CO}_2$  en la sangre saturada de oxígeno, éste se libera de la hemoglobina (Root-off shift). Si la tensión de  $\text{CO}_2$  disminuye, ocurre lo contrario (Root-on shift).

La disminución del pH tiene el mismo efecto que el aumento del  $\text{CO}_2$  y también el aumento de la temperatura provoca este desplazamiento de la curva hacia la derecha, lo que es especialmente importante en los poiquilotermos cuyo metabolismo es altamente dependiente de la temperatura ambiental.

El efecto Bohr, reduce el efecto hemo-hemo, y por lo tanto el valor de  $n$  (medida de interacción entre los grupos hemo). Entre los animales acuáticos el efecto Bohr es mayor que en los terrestres, debido a que la tensión normal de anhídrido carbónico en la sangre de los primeros es mucho menor.

Los peces de aguas quietas suelen tener una hemoglobina menos sensible al  $\text{CO}_2$  que los moradores de aguas rápidas. En la tabla 12 se observa el efecto de la magnitud del efecto Bohr para distintos peces.

Tabla 12

Efecto Bohr en distintos peces (29)

	$t_{1/2}$ sat.		incremento
	a 1-2 mm CO <sub>2</sub> (mm Hg)	a 10 mm CO <sub>2</sub> (mm Hg)	(%)
Bagre	1.4	5	.256
Carpa	5.0	8	.60
Pez sapo	14.0	33	135
Macarela	16.0	52	225
Trucha arco iris	18.0	35	94
Salmón	19.0	35	84

Las propiedades de los pigmentos respiratorios en peces son importantes limitantes de su distribución. Los que como la trucha, viven en medios ricos en oxígeno, requieren mayores tensiones de éste para saturarse que aquéllos, como la carpa y el bagre, cuyas hemoglobinas se cargan y descargan a bajas tensiones. A pesar de sus diferentes curvas, la capacidad de oxígeno es similar. Los primeros presentan curvas a la derecha de las de los segundos, como se ve al comparar la  $t_{1/2}$  sat. de la trucha (29), y la carpa (5 mm Hg).

Por otro lado, el efecto Bohr es mayor en las especies con mayores valores de  $t_{sat.}$ , como se ve en la tabla 12. La cantidad de oxígeno que puede tomar una trucha en presencia de anhídrido carbónico es menor que la que puede una carpa en iguales condiciones.

El bagre puede soportar tensiones de CO<sub>2</sub> de 400 y 500 mm Hg por largos períodos.

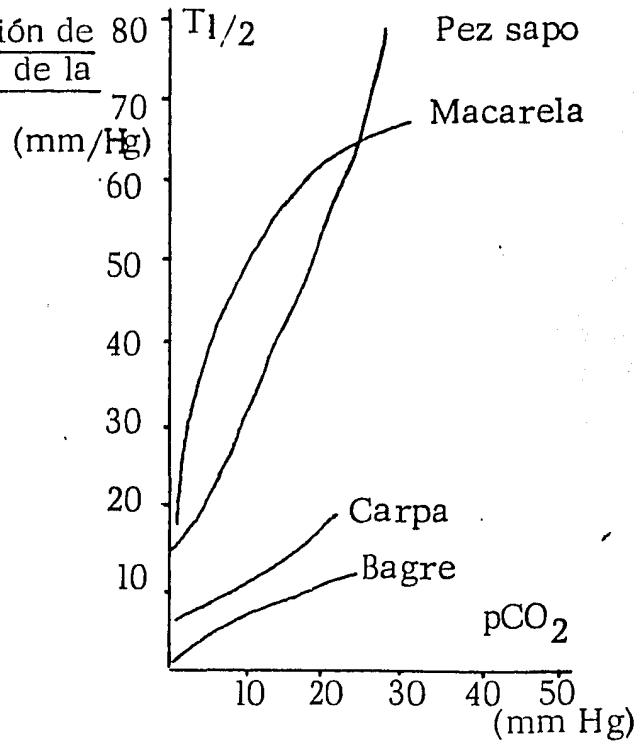
Las distintas sensibilidades al CO<sub>2</sub> no tienen que ver con el medio salado o dulce, sino con las diferentes clases de hemoglobina por espe-

cie. La hemoglobina de los peces funciona a menores niveles de  $\text{CO}_2$  que la de los animales terrestres, porque la tensión de éste es menor en el agua que baña las branquias que en el medio alveolar. Black descubrió que la adición de  $\text{CO}_2$  en un vaso de sangre de trucha puede provocar la aparición de una burbuja de oxígeno.

También es diverso el efecto de la temperatura en el corrimiento de la curva de disociación hacia la derecha; no habiendo modificaciones de la misma por aclimatación. Esto lleva a atribuir tal efecto a una influencia directa de la temperatura sobre el comportamiento de la hemoglobina.

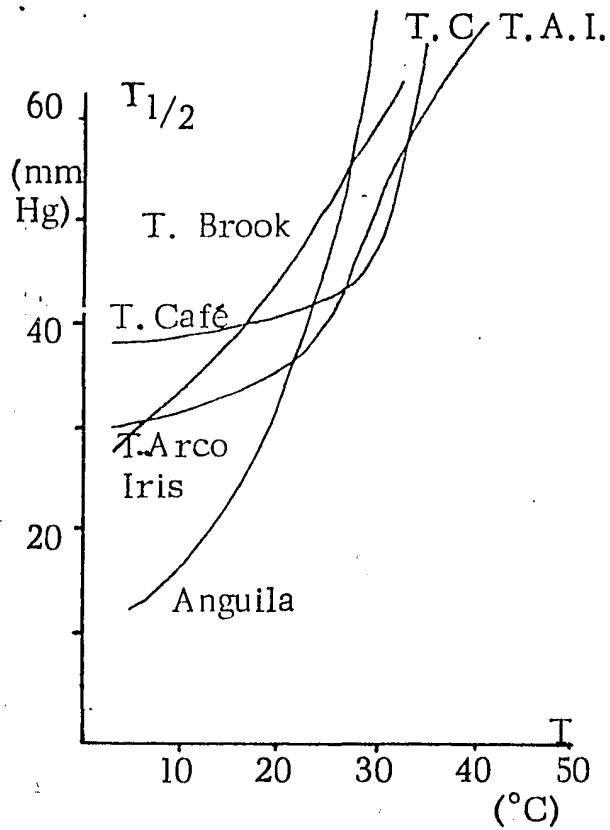
Gráfica 12

Efecto del  $CO_2$  en la tensión de  $O_2$  para media saturación de la sangre



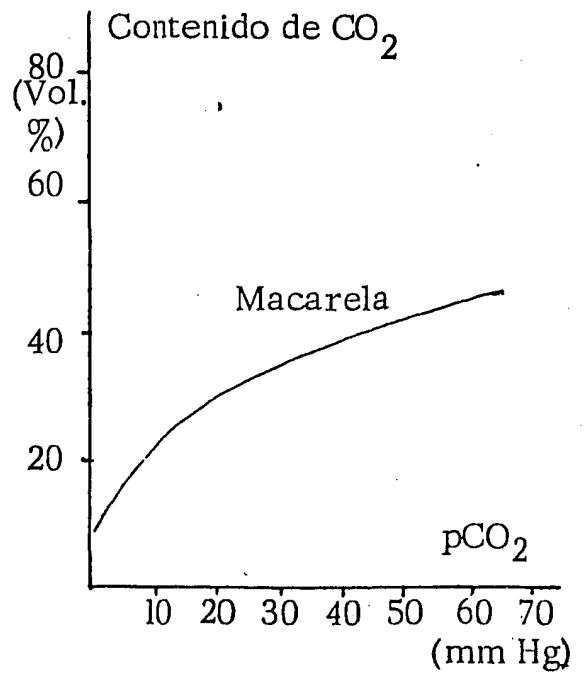
Gráfica 13

Efecto de la temperatura en la tensión de  $O_2$  para media saturación de la sangre



Gráfica 14

Efecto de la tensión de  $CO_2$  en el contenido de  $CO_2$  en la sangre



### 3.4 RESPIRACION INTERNA

El intercambio de  $O_2$  y  $CO_2$  entre la sangre y los tejidos del cuerpo del pez se ve facilitada por la salida del fluido desde los capilares acercándose a las células.

Siendo el sistema circulatorio cerrado, iguales volúmenes de sangre han de pasar en un momento dado por cada segmento del sistema. Como el área transversal total de los capilares es mucho mayor que el de las arterias y venas, la velocidad del flujo se reduce en aquéllos, permitiendo que la sangre, en su corto recorrido por los capilares, pueda intercambiar materiales con los tejidos.

Además por efecto de viscosidad, se tiene una resistencia al paso del líquido, de modo que la presión es mayor en el extremo arterial que en el venoso. Esta caída de presión ( $\Delta P$ ), depende directamente del largo del capilar ( $L$ ), de la viscosidad ( $V$ ) y del gasto ( $G$ ) del fluido; e inversamente del radio ( $r$ ) del tubo, como lo expresa la ecuación de Poiseuille:

$$\Delta P = \left(\frac{8}{\pi}\right) \cdot (\eta) \cdot \left(\frac{L}{r^4}\right) \cdot (G)$$

El exponente de  $r$  indica que el radio es el factor más importante, y por ello la caída de presión en los capilares es mucho mayor que en cualquier otra parte del sistema.

En el extremo arterial del capilar, la presión sanguínea (hacia afuera) es mayor que la presión osmótica (hacia adentro) debida a las proteínas



sanguíneas, por lo cual el fluido escapa del vaso arrastrando al  $O_2$  disuelto hacia las células. La pérdida de líquido hace aumentar la presión osmótica, y la resistencia del vaso, disminuir la sanguínea, por lo que en el extremo venoso, las fuerzas hacia dentro superan las dirigidas hacia fuera y el fluido, que ya realizó el intercambio, vuelve a entrar al capilar, arrastrando al  $CO_2$  disuelto.

Entre la sangre y los tejidos existe una diferencia de presiones parciales ( $\Delta P$ ) de 1 a 15 mm Hg para el oxígeno y de 3 a 15 para el anhídrido carbónico. (13)

### 3.5 TRANSPORTE DE ANHIDRIDO CARBONICO

El dióxido de carbono es transportado por la sangre de varias formas:

1) Una pequeña cantidad forma con el agua ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ); otra pequeña porción se halla en disolución física como  $\text{CO}_2$ . El  $\text{H}_2\text{CO}_3$  se disocia en iones  $\text{H}^+$ , que son captados por proteínas (tampón evitando acidificación) y  $\text{HCO}_3^-$  que se asocian con iones  $\text{Na}^+$ , permitiendo captar más  $\text{CO}_2$ .

2) El 85 al 90% penetra a los glóbulos rojos, donde la enzima anhidrasa carbónica acelera la formación de ácido carbónico y éste se ioniza en bicarbonatos e hidrogeniones, volviendo los primeros al plasma, (con la consiguiente entrada de iones  $\text{Cl}^-$  para mantener su equilibrio eléctrico).

3) Parte del ácido carbónico permanece dentro del eritrocito y reacciona con la hemoglobina.

4) Parte del  $\text{CO}_2$  dentro del glóbulo reacciona con el grupo amino de la hemoglobina desoxigenada formando carbhemoglobina. El 20% del  $\text{CO}_2$  es transportado como carbhemoglobina, 5% en solución física y 75% como  $\text{HCO}_3^-$ .

El contenido de  $\text{CO}_2$  en la sangre depende la capacidad buffer de la misma, de la cantidad de gas en los tejidos y fuera de la superficie respiratoria. El gradiente de tensión de  $\text{CO}_2$  entre la sangre venosa y el agua es de 4 a 9 mm Hg.

Tabla 13

Contenidos de CO<sub>2</sub> en la sangre de diversos peces (29)

Pez	CO <sub>2</sub> en sangre venosa (vol. ‰)	(mm Hg)
Trucha	19.4 - 22.8	8 - 10
Carpa	28.6 - 36.4	5 - 10
Bagre	21.4	8
Pez sapo	13.3	7
Pez globo	14.9	

La capacidad buffer de la sangre está dada por los bicarbonatos, fosfatos, proteínas plasmáticas y hemoglobina. El coeficiente de solubilidad del CO<sub>2</sub> en agua de mar a 25°C es 0.71 vol. ‰ y, en equilibrio con el aire, donde la pCO<sub>2</sub> = 0.23 mm Hg, se disolverían 0.0215 vol. ‰. Sin embargo, la concentración normal es de 4.8 vol. ‰ debido a que se combina, fundamentalmente como HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> con distintos cationes de los sistemas tampón presentes.

La vinculación entre descarga de oxígeno y carga de CO<sub>2</sub> radica en que un aumento de la pCO<sub>2</sub>, produce un efecto Bohr, facilitando la desoxigenación, y ésta libera Hb<sup>-</sup> que actúa como tampón frente al H<sup>+</sup> facilitando la toma de CO<sub>2</sub> en la reacción de carbamino.

El poder tampón de la hemoglobina es similar en distintas especies y está en correlación con la capacidad de oxígeno. Mientras en la trucha y macarela es alta; en la carpa, pez sapo y tiburón es baja. Es muy variable el efecto de la oxigenación de la hemoglobina sobre la capacidad de combinarse con el CO<sub>2</sub>; pero en general en los animales cuya afinidad por el oxígeno aumenta con el CO<sub>2</sub>, la oxigenación disminuye el poder de ligazón del CO<sub>2</sub>.

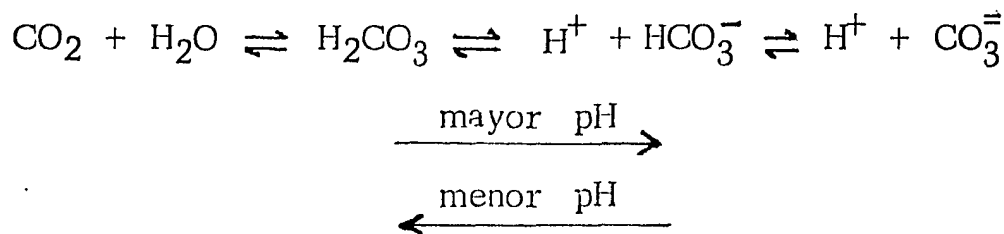
### 3.6 CICLO DEL ANHIDRIDO CARBONICO

El  $\text{CO}_2$  se libera en el medio como resultado del intercambio respiratorio de los heterótrofos, (peces y organismos del fango) así como también de las actividades respiratorias del fitoplancton. Otro aporte de  $\text{CO}_2$  es la atmósfera. Su solubilidad en agua es mayor que para el oxígeno, ya que su concentración atmosférica es 0.03%, mientras que la del oxígeno es 21%, y en agua dulce a  $20^\circ\text{C}$  y 760 mm Hg, hay 7.9 mg/l de  $\text{CO}_2$  y 8.6 mg/l de  $\text{O}_2$ .

La oxidación no biológica libera sólo una pequeña porción, resultado de la autólisis o de la descomposición parcial bacteriana.

En lagos y arroyos su concentración está determinada por el tipo de suelos, siendo baja para fondos con rocas ígneas, donde el pH es bajo; si predominan las calizas, el pH es elevado por su riqueza en  $\text{CO}_3^{--}$  y  $\text{HCO}_3^-$ .

El  $\text{CO}_2$  se combina con el agua formando ácido carbónico, que se disocia en carbonatos y bicarbonatos.

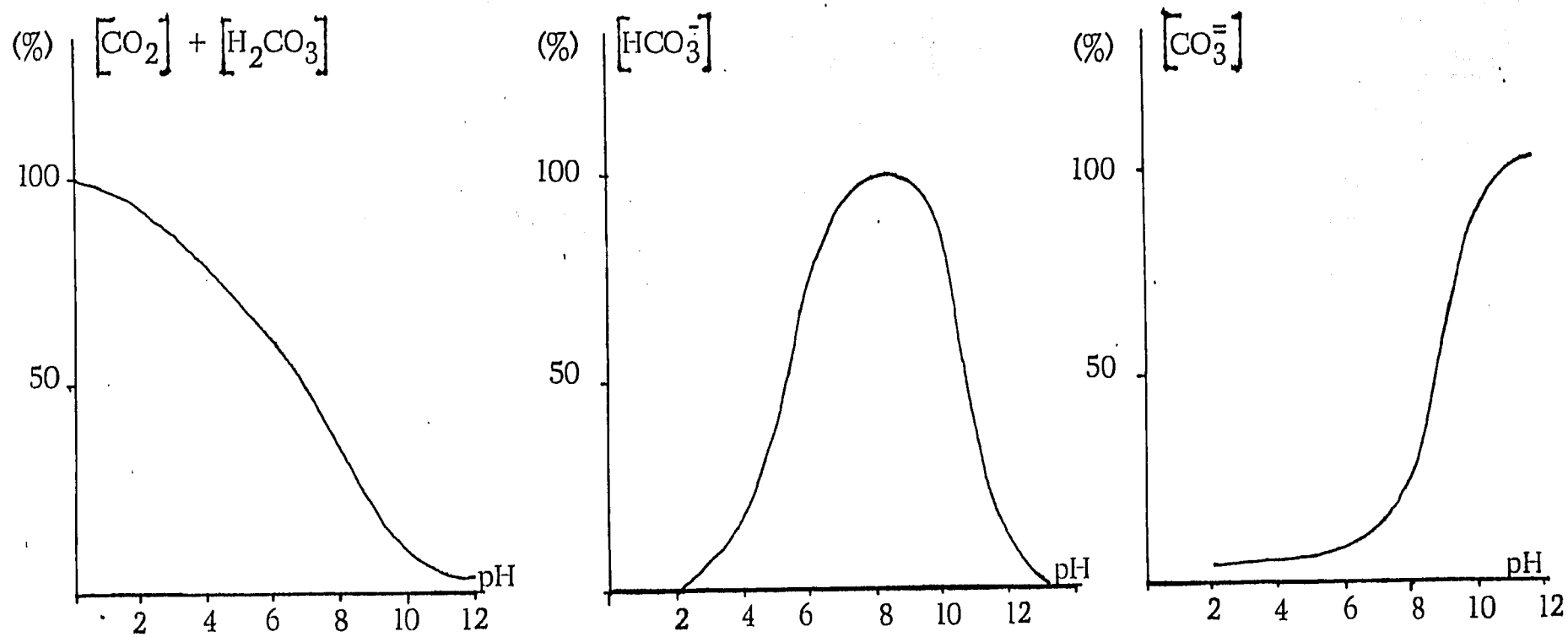


Menos del 1% se encuentra como ácido carbónico, por lo cual para la constante de disociación se considera la concentración de  $\text{CO}_2$  total como la suma de éste más  $\text{H}_2\text{CO}_3$

$$K = \frac{[\text{H}^+][\text{HCO}_3^-]}{[\text{CO}_2]}$$

Gráfica 15

Disociación del  $\text{CO}_2$



A un pH de 6.5, la mitad del carbono total está como bicarbonato, y la otra mitad como ácido carbónico; al elevarse el pH (10.5) la mitad es bicarbonato y la otra mitad carbonato.

#### Relación entre pH y concentración de CO<sub>2</sub>

La respiración produce CO<sub>2</sub>, aumentando la cantidad de H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, con lo que parte del carbonato pasa a bicarbonato, disminuyendo la producción de un exceso de iones hidrógeno. Si se pierde CO<sub>2</sub>, parte del bicarbonato pasa a carbonato que precipita como CaCO<sub>3</sub>, con lo que disminuye la reserva alcalina. Si la alcalinidad se mantiene constante, los cambios de pH son proporcionales a los cambios de CO<sub>2</sub>, y constituyen un buen indicador de la intensidad metabólica de la comunidad.

## CAPITULO IV

### DIGESTION - EXCRECION - CICLO DEL NITROGENO

#### 4.1 Digestión en peces teleósteos

El tracto digestivo comprende cuatro partes: la parte anterior, con dos componentes, uno oral ó bucal y otro branquial o faríngeo; el antetracto, que comienza en el extremo posterior de las branquias, e incluye esófago, estómago y píloro. En los ciprínidos que carecen de estómago y de píloro, el antetracto comprende el esófago y el intestino anterior, hasta la apertura del ducto biliar.

La parte media del tracto digestivo es la porción más larga y puede estar enr ollada, a veces presenta un número variable de apéndices pilóricos, excepto en aquellos peces que carecen de estómago. La parte final, o sea el extremo posterior hasta el ano, sólo en raras ocasiones presenta un apéndice comparable al de los mamíferos.

La boca presenta una gran variedad de adaptaciones para capturar, retener y deglutir el alimento. En unos casos la cavidad branquial contiene epibranquias, órganos dorsales a cada lado, formados por sacos con fondo simple o elaborado en espiral. Estos órganos se observan en diferentes familias y aparentemente se relacionan con el tipo de alimentación. Aunque su función se desconoce, se ha sugerido que sirve para concentrar el plancton.

La carpa común es un ejemplo excelente de dientes no mandibulares (faríngeos), utilizados como un aparato primario de masticación.

En los extremos más bajos de los arcos branquiales hay una mus-

culatura bien desarrollada que opera dos juegos de dientes interdigitales, de manera que pueden moler plantas.

Se ha observado cierta producción de moco durante la masticación. El esófago es corto, amplio y constituye un pasaje muscular, entre la boca y el estómago. En su epitelio hay papilas gustativas junto con células mucosas.

Los peces de agua dulce tienen músculos esofágicos más largos que los marinos, que cumplen la función osmorreguladora de exprimir al máximo la cantidad de agua de sus alimentos. El esófago de las anguillas constituye una excepción, es largo, estrecho, y cumple la función de diluir el alimento antes de llegar al estómago. El estómago en los peces puede tener diferentes formas (recto, en U o en Y); e inclusive estar ausente.

Los peces que comen lodo, y otras partículas pequeñas requieren de un estómago pequeño; en el otro extremo, el estómago en forma de Y parece particularmente adecuado para dar cabida a una presa grande. Aquí en el estómago comienza el proceso progresivo de la digestión, que no termina hasta abandonar el recto en forma de heces.

Se ha demostrado que a través del pasaje por el tracto, la digestión y absorción de las proteínas es continua.



Tabla 14

Digestibilidad aparente de las proteínas en el bage de canal (32)

Ingerido	Estómago	Intestino ant.	Intestino post.	Recto	Total
20% proteínas	61.6	65.4	75.0	30.9	96.7
40% proteínas	61.4	72.2	86.5	96.6	98.3

La mayor parte de la digestión de las proteínas ocurre en el estómago pero continúa en el intestino. La temperatura y el pH juegan un papel importante en determinar la efectividad de las enzimas digestivas. Los rangos de pH son limitados. En el bage de canal el pH estomacal es entre 2 y 4, por debajo del píloro se vuelve alcalino (pH 7-9), alcanza un máximo en el intestino anterior (pH 8.6) y finalmente se acerca a la neutralidad en la última porción del tracto.

Los peces que carecen de estómago no tienen fase ácida en la digestión. A diferencia de los mamíferos la secreción estomacal está dada por un solo tipo de células para enzimas y HCl. La producción de ácidos en teleósteos es presumiblemente igual a la de mamíferos: NaCl y H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> que reaccionan para producir NaHCO<sub>3</sub> y HCl, siendo la sangre la fuente de materiales que posteriormente son reabsorbidos en el intestino. Una posible explicación a la carencia de estómago en algunas especies, es que viven en ambientes pobres en cloruros, y que la obtención de grandes cantidades de iones cloro para operar un estómago, sería bioenergéticamente desventajosa.

La pared del estómago también secreta moco para evitar ser digerida por las enzimas. La pepsina es la enzima gástrica predominante en todos los vertebrados y también en los teleósteos.

El transporte del alimento hacia la parte media del tracto es controlada por un esfínter muscular, el píloro. Este se encuentra desarrollado en grado diverso en diferentes especies. En algunas está ausente. En este caso, los músculos de la pared estomacal asumen su función, misma que puede incluir también una función de molienda gracias a su recubrimiento rugoso. En los peces que carecen de estómago el píloro está ausente y el esfínter esofágico sirve para evitar que el alimento regrese.

El apéndice pilórico tiene gran significancia taxonómica debido a su anatomía elaborada. Histológicamente se ha demostrado que tiene la misma estructura y contenido enzimático que la parte superior del tracto medio, representando una vía de incrementar la superficie de la parte media; sin embargo aún queda sin responderse cómo se mueve el alimento hacia el interior y hacia fuera de dichos sacos cerrados.

Existen dos fuentes principales de enzimas para el tracto medio: el páncreas y las células secretoras de su propia pared. El páncreas secreta la mayor variedad y volumen de enzimas en los peces. La tripsina es la proteasa predominante. Se ha demostrado en algunas especies sin estómago, que la actividad proteolítica fundamental se realiza en el intestino medio, con pH básico.

Se ha encontrado en algunas especies la presencia de por lo menos una lipasa. También se han reportado carbohidrasas, y su actividad se

supone mayor en los herbívoros, que en carnívoros u omnívoros. La amilasa se ha encontrado en ciertos peces, en esófago, páncreas, e intestino, pero no en la cavidad oral.

Los volúmenes de las diversas enzimas parecen estar relacionados con el tipo de dieta, como se observa en la tabla 15.

Tabla 15

Actividad y niveles relativos de amilasa y tripsina en algunos ciprínidos (32)

<u>Pez</u>	<u>Hábito alimentario</u>	<u>Amilasa</u>	<u>Tripsina</u>	$\frac{\text{Amilasa}}{\text{Tripsina}}$
<u>Seardinus</u>	herbívoro	1.0	0.4	2.5
<u>Blicca</u>	omnívoro	1.1	0.9	1.2
<u>Alburus</u>	omnívoro	1.0	0.9	1.1
<u>Aspius</u>	carnívoro	0.15	1.2	0.125
<u>Ciprinus</u>	omnívoro	5.8	1.7	3.4

La función de la bilis ha sido poco estudiada en los peces. La vesícula biliar reabsorbe agua al igual que en los mamíferos. La bilis se produce continuamente en los peces.

En cuanto al hígado, su función es procesar los alimentos que han sido digeridos y absorbidos; por lo tanto no existe requerimiento funcional para una forma determinada, excepto a nivel celular.

En la carpa común el hígado no tiene forma propia y llena todos los espacios disponibles entre el intestino.

La demarcación entre el tracto medio y el final, es mínima en términos anatómicos, pero se diferencian histológicamente. En el tracto final casi no hay células secretoras, excepto las células mucosas.

El material que recorre el tracto, es impulsado hacia delante por movimientos peristálticos, provocados por capas musculares circulares y longitudinales de la pared del tracto.

En el caso de los peces marinos existe una estrecha relación entre la osmorregulación y el proceso de la digestión.

## 4.2. Excreción

El papel del riñón en la fisiología de los peces cambia con el medio y los hábitos de éstos:

1) Es generalmente aceptado que la clase Teleostomi evolucionó en el agua dulce, donde se habrían originado las nefronas más complejas, cuyas potencialidades fueron conservadas o perdidas según las necesidades de una existencia dulceacuícola o marina, respectivamente. En el primer caso, donde la concentración interna supera a la ambiente, se da la tendencia pasiva a ganar agua y perder sales. La regulación hiperosmótica desarrolló entonces un sistema de filtración y reabsorción avanzado, dirigido a la expulsión del agua sobrante, mediante su filtración en los glomérulos; conservando los iones filtrados, mediante su reabsorción en los túbulos; y produciendo una orina diluida, copiosa y casi libre de iones monovalentes.

2) En el medio marino, donde la concentración interna es menor que la ambiente, el pez tiende a perder agua y ganar sales. Con el agua que bebe para evitar la deshidratación, ingiere más sales que deben ser eliminadas. En esto los riñones son auxiliados por células especiales en las branquias, especializándose en la excreción de los iones divalentes,  $Mg^{++}$  y  $SO_4^-$ .

Muchos teleósteos marinos, debido a que no forman una orina diluida a los efectos de economizar la energía necesaria para la reabsorción de los iones monovalentes y solutos orgánicos, han perdido ciertos segmentos de sus nefronas y reducido el área de filtración del glomérulo

lo o perdido éste totalmente.

3) Los peces cartilaginosos, hiperosmóticos en un medio marino, tienen combinadas las principales funciones renales de los dos tipos anteriores.

4) Las especies eurihalinas son capaces de pasar del medio salado al dulce (anádromos) o viceversa (catádromos), mediante un ajuste fisiológico del sistema excretorio, que implica riñones capaces de pasar de un énfasis en la excreción de agua, a un énfasis en la excreción de iones divalentes y la conservación de agua.

La contribución del riñón en la excreción de los productos nitrogenados es de relativamente poca importancia, resolviéndose esta función a través de las branquias.

Tabla 16

Tipos de riñones en los teleósteos (23)

Tipo	Grado de fusión entre ambos lados	Distinción entre porciones cefálica y torácica	Ejemplos	
			Marinos	Agua dulce
I	Completa	No la hay	Clupeidae	Salmonidae
II	Porciones media y posterior	Clara	Plotosidae Anguillidae	Ciprinidae
III	Porción posterior	Clara	Mugillidae Scombridae	Cyprinodontidae, Gasterostidae, Cottidae
IV	Extremo posterior	No reconocible	Synganthidae	
V	Completa		Lophiidae	

### Estructura de la nefrona glomerular de agua dulce

La unidad funcional del riñón es la nefrona, que en un teleósteo dulceacuícola se compone típicamente de:

- 1) Corpúsculo renal, conteniendo un glomérulo bien vascularizado.
- 2) Cuello de largo variable, con células ciliadas.
- 3) Primer segmento proximal, con borde en cepillo y lisosomas.
- 4) Segundo segmento proximal, con borde en cepillo menos desarrollado y muchas mitocondrias.
- 5) Segmento intermedio estrecho y ciliado, que puede faltar como en el silúrido Parasiluris asotus y los miembros de la familia Poeciilidae: Platypoecilus maculatus y Xiphorus helleri; o ser dudosa su presencia como en la carpa Cyprinus carpio o en el bagre Ictalurus natalis.
- 6) Segmento distal, con células claras con alargadas mitocondrias.
- 7) Sistema de tubos colectores.

La superficie total de filtración por metro cuadrado de superficie corporal es significativamente mayor en las formas de agua dulce; aunque hay excepciones ya que se superpone el límite inferior de éstos, con el superior de los marinos. En ambos el tamaño de los glomérulos y la superficie de filtración se incrementan con el tamaño del pez, pero no proporcionalmente.

### Otros tipos de nefronas

Existen nefronas aglomerulares de agua dulce, consistentes en sólo dos regiones; una representa al segundo segmento proximal; la otra, al sistema de túbulos colectores.

### Función renal

La sensibilidad y regulación de la composición iónica de la sangre es realizada por sistemas extrarrenales, presumiblemente ubicados dentro de las branquias. La regulación hiperosmótica por el riñón es posible gracias a dos características tubulares esenciales: 1) un poderoso mecanismo de reabsorción de los iones monovalentes, que opera en conjunción con 2) una permeabilidad tubular baja al agua del plasma filtrado.

### Tasa de filtración glomerular y flujo de orina

Los factores que modifican la permeabilidad de la superficie corporal al agua, como la temperatura y los daños al tegumento, afectan también, en igual sentido, el flujo de orina. Sin embargo ésta puede ser una respuesta secundaria, debida al efecto de la temperatura sobre la irrigación y la ventilación branquiales más que a la permeabilidad de membrana. El mayor flujo de orina por unidad de peso en los peces pequeños está probablemente asociado con su relativamente mayor superficie permeable. Las situaciones de stress crean frecuentemente una diuresis que puede durar varias horas, que sería resultado de una combinación entre el incremento de la permeabilidad, -ya que el stress eleva la tasa metabólica y con ella la respiración y entrada de agua-, y la alteración de la reabsorción tubular de electrolitos.

Es característico en los teleósteos dulceacuñcolas que tanto la tasa de filtrado glomerular (TFG), como la producción de orina varíen marcadamente durante largos períodos. Ambos parámetros están direc



tamente y en general linealmente relacionados, debido a que una proporción casi constante del agua filtrada, es reabsorbida. Los mecanismos de transferencia de sal y agua, a diferencia de los vertebrados superiores, si bien pueden modificar en mucho la composición del filtrado, no controlan el volumen final de la orina. Este varía mediante cambios en la tasa de filtrado glomerular.

#### Excreción de compuestos nitrogenados

Los teleósteos dulceacuñcolas son amoniotélicos, aunque también excretan algo de urea. Los marinos aún excretan una cantidad de amonio, pero también bastante urea por la necesidad de retener agua, y algunos excretan un tercio del nitrógeno como óxido de trimetilamina, una sustancia soluble, no tóxica.

Del total de nitrógeno orgánico excretado por los peces de agua dulce, sólo una pequeña porción, de 2.5 a 24.5%, lo es por los riñones; la mayor parte difunde a través de las branquias.

De seis a diez veces más nitrógeno es excretado como amoniaco por las branquias, que en todos los compuestos nitrogenados de la orina. La excreción branquial también incluye las demás sustancias nitrogenadas principales y que son altamente difusivas, como urea y aminas o derivados óxidos de éstas. Los productos menores, y menos difusivos, son excretados sólo por los riñones: creatina, ácido úrico y creatinina. El nitrógeno urinario es menor en los dulceacuñcolas que en los marinos, y en ambos el principal compuesto es la creatina.

Sin embargo, en la trucha arcoiris el amonio comprende cerca del

60% del Nitrógeno urinario. Por otro lado, los peces que están siendo alimentados excretan más Nitrógeno orgánico, que aquéllos sometidos a ayuno.

El amoníaco es el más simple y pequeño de los productos nitrogenados. Con un  $pK_a = 9.24$  a  $25^\circ C$  y en medio neutro, es disociado en casi un 99%. La diferencia de pH entre ambos lados de la membrana de excreción puede ser un factor importante en su tasa de eliminación: el agua de mar, alcalina, tiende a retardarla; el agua dulce ácida, a acelerarla en su forma no disociada de base libre.

Excepto por su toxicidad, el amoníaco tiene varias ventajas como principal producto nitrogenado. No se requiere energía para su producción y, por el contrario, algunas de las reacciones que intervienen en ella, como la desaminación del glutamato, conducen a la producción y captura de energía libre, ya que se requiere del NAD o NADP que, una vez reducidos, pueden entrar a la cadena de la fosforilación oxidativa y producir ATP.

Otra ventaja es su pequeño tamaño y naturaleza altamente liposoluble como base débil, libre, permitiendo su rápida difusión a través de las membranas biológicas sin un acompañamiento forzoso de agua. Si bien al pH fisiológico sólo un 1% del amoníaco está en esta forma, la conversión del  $NH_4^+$  en  $NH_3$  es instantánea y no constituiría un paso limitante para su tasa de eliminación.

Como ión presenta la ventaja de poder ser intercambiado por el sodio en su absorción branquial, por los peces de agua dulce necesitados de éste elemento para conservar su balance salino y acuoso.

Sin embargo, su toxicidad puede tornarse crítica para aquellos peces que habitan medios limitados, como los que abandonan el agua durante la estivación, o están encerrados durante alguna etapa de su desarrollo.

Sólo mediante procesos sintéticos complejos y que requieren energía puede incorporarse el nitrógeno amoniacal en productos finales menos tóxicos como la urea. La molécula de urea es un dipolo que en solución acuosa se comporta en muchos aspectos como las mismas moléculas de agua. Penetra las membranas celulares a través de sus poros acuosos. A pesar de tener un coeficiente de difusión similar al del amoníaco, éste pasa por la mayoría de las membranas biológicas más rápidamente que la urea, probablemente debido a su mayor liposolubilidad y al bajo coeficiente de bipartición aceite-agua de la urea.

A los elasmobranquios, la retención de urea los ha provisto de un medio para mantener el balance osmótico con el medio exterior, hipertónico, del agua de mar.

El óxido de trimetilamina (TMAO) es un compuesto levemente básico y no tóxico. Los teleósteos de agua dulce lo excretan en muy bajas cantidades; los marinos pueden excretar más del 50% del nitrógeno total bajo esta forma; los elasmobranquios lo reabsorben activamente y su acumulación contribuye en casi un tercio de la osmolaridad orgánica total de sus fluidos corporales.

### 4.3 Ciclo del Nitrógeno

El del Nitrógeno es un ciclo de tipo gaseoso muy complejo que, como los del carbono y oxígeno, se adapta por sí mismo rápidamente a las perturbaciones, gracias a su gran depósito atmosférico.

El Nitrógeno de los organismos muertos y el de los productos de la excreción, es descompuesto de orgánico en inorgánico mediante una serie de bacterias desintegradoras. Una parte de este Nitrógeno termina en nitrato, que es la forma de uso más fácil por parte de las plantas verdes, que ingieren los peces completando el ciclo. El aire, que contiene 80% de nitrógeno, es a la vez el mayor depósito y la mayor válvula de seguridad del sistema. En él penetra continuamente Nitrógeno acción de las bacterias desnitrificantes, y de él regresa al ciclo por acción de las bacterias fijadoras, o las algas verde azules, y por la electrificación producida por el relámpago.

Las bacterias quimiosintéticas Nitrosomas, que convierten el amoníaco en nitrito, y Nitrobacter, que convierte a éste en nitrato, obtienen energía de la desintegración, para la asimilación del CO<sub>2</sub> en componentes celulares mediante la oxidación química de estos compuestos. En cambio las bacterias desnitrificantes y fijadoras de Nitrógeno necesitan energía de otras fuentes para realizar sus transformaciones respectivas.

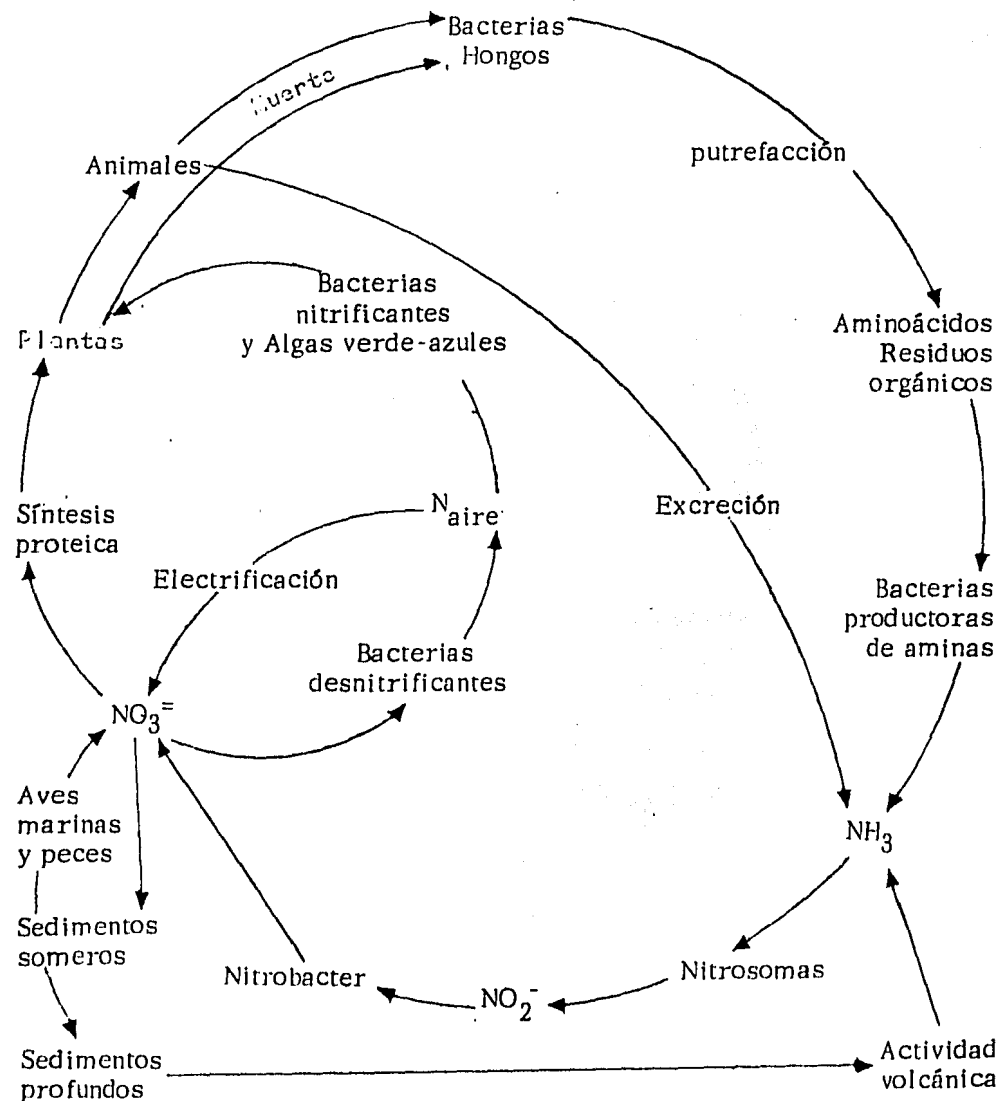
La capacidad de fijar nitrógeno está muy extendida entre los microorganismos fotosintéticos, quimiosintéticos y heterotróficos: Bacterias libres: Azotobacter (aeróbica) y Clostridium (anaeróbica), Bacterias

simbióticas como Rhizobium; algas verde-azules, Anabaena, Nostoc, y otros miembros del orden Nostocales. Bacterias fotosintéticas y bacterias del suelo (Seudomonas).

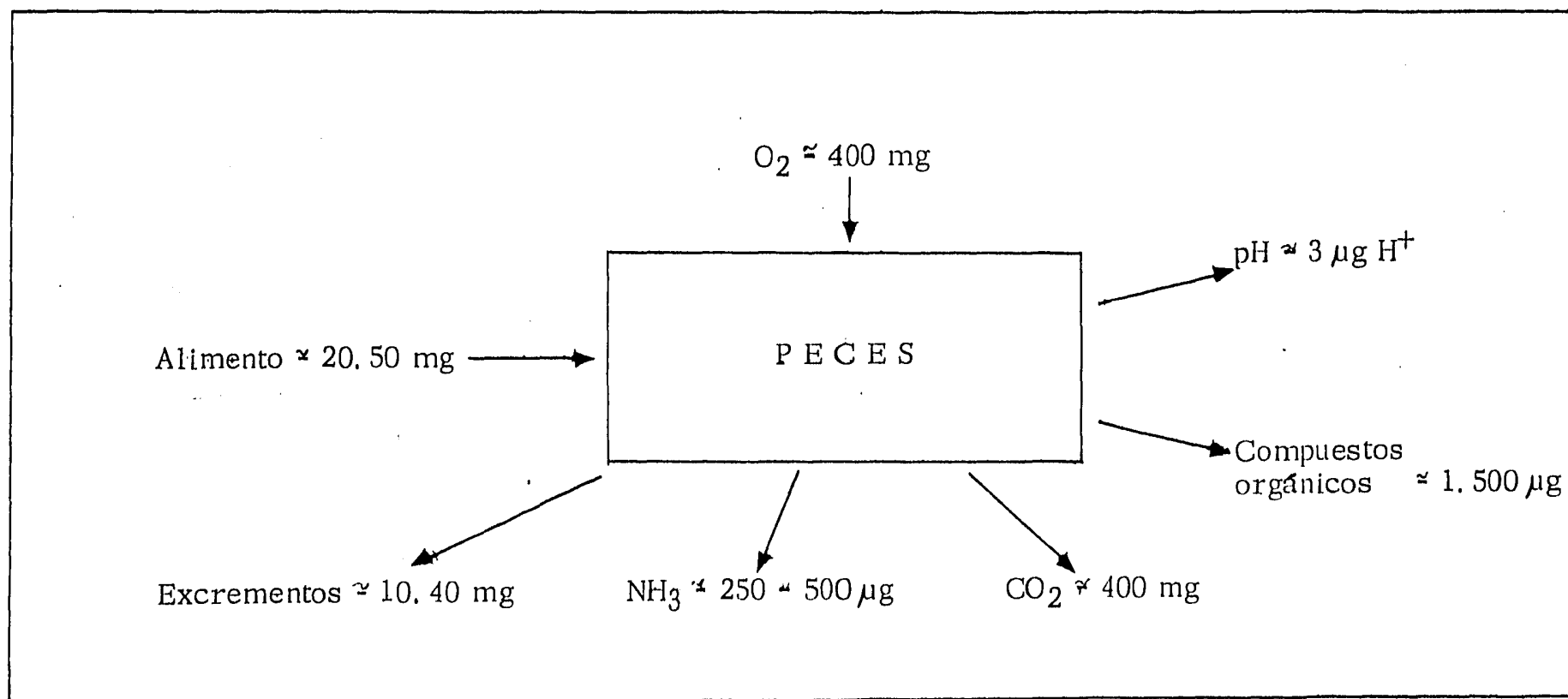
En resumen la fijación biológica del Nitrógeno es llevada a cabo por microorganismos libres, simbióticos, autótrofos, heterótrofos, aeróbios y anaerobios, de los sedimentos acuáticos y del suelo.

La fijación de Nitrógeno en las zonas fóticas de pequeños lagos va de 1 a 50  $\mu\text{g/l/día}$ , siendo más alta en lagos algo contaminados y con grandes poblaciones de algas verdeazules. ( 7 )

### Esquema del ciclo biogeoquímico del Nitrógeno (23)



Valores medios de consumo de alimentos y oxígeno y producción de catabolitos en animales acuáticos (6)



Las sustancias se expresan en cantidades por gramo de peso húmedo por día,

## CONCLUSIONES

El esquema general que guía nuestro trabajo, detallado en la Introducción, concibe un estanque de cultivo como un sistema con entradas y salidas. Dentro de este esquema hemos desarrollado particularmente algunos aspectos básicos correspondientes a dos líneas ecofisiológicas que consideramos de vital importancia para el manejo de un sistema de cultivo: la respiración y la digestión-excreción.

Posteriormente, tanto el trabajo de revisión que nos permitió ordenar y sistematizar un gran caudal de información que se encuentra disperso y sobretodo ausente de la literatura específica de piscicultura; así como nuestra experiencia de trabajo en la Estación Piscícola "Omar Torrijos" en Managua, Nicaragua nos confirmaron la trascendencia de estos temas.

De la revisión bibliográfica se concluye que al igual que en casos de la Fisiología General, en los peces el consumo de oxígeno es un indicador de la intensidad metabólica, determinada por el tamaño corporal, la actividad motora, los procesos productivos y de reproducción. A su vez es dependiente de una serie de factores tanto internos (tamaño, edad, hábitos, especie, etc.), como externos (temperatura, nivel de anhídrido carbónico, pH, estación del año, ciclo diurno, flujo de agua, etc.). Como indicador que refleja la interacción de los factores mencionados, puede ser útil para el cálculo de las

densidades en función de la disponibilidad de oxígeno o viceversa.

Nuestra experiencia de trabajo así lo confirma, pues el control de éste parámetro determina en la práctica la factibilidad de trabajar con determinadas densidades, constituyéndose de hecho en el indicador de un factor limitante: la disponibilidad de oxígeno.

Dicho control comprende dos aspectos fundamentales: medir y tomar acciones correctivas. En las Estaciones Piscícolas visitadas la determinación de los niveles de oxígeno se realiza generalmente a través de métodos físicos y excepto en aquellos lugares o durante períodos en que por las necesidades específicas de un trabajo de investigación se lleva a cabo un seguimiento sistemático, estas mediciones se realizan esporádicamente.

En las estanquerías de comunidades rurales, donde predomina la forma empírica de trabajo, la única medida que utilizan son los propios signos fisiológicos de los peces que al someterse a muy bajas tensiones de oxígeno suben a la superficie. Los piscicultores frecuentemente refieren que temprano en la mañana los peces "boquean", por lo cual recurren a utilizar la entrada de agua, cuando la tienen, para renovar parcialmente el agua del estanque.

Con respecto a las acciones tendientes a garantizar niveles adecuados de oxígeno, la bibliografía hace referencia a una serie de mecanismos como saltos de agua, aereadores, etc., todos ellos implican altos costos de ingeniería o energéticos, por lo tanto excepto en cultivos comerciales de empresas privadas no son cos-



teables este tipo de sistemas.

Es una práctica usual la fertilización para obtener alimento natural fundamentalmente en las primeras etapas de vida cuando las larvas se alimentan casi exclusivamente de fito y zooplancton. Nosotros observamos que los estanques con buena productividad primaria tenían asegurado no sólo una fuente de alimento natural, sino también estaban bien provistos de oxígeno durante el día, registrándose por las tardes niveles de 8 a 10 mg/lt. Durante la noche el consumo era mayor y no había producción de oxígeno, por lo cual los niveles podían descender a tensiones críticas para el cultivo, por ejemplo alcanzaban concentraciones de 0.2 a 0.3 mg/lt en las primeras horas de la mañana.

En consecuencia aún cuando se utiliza el recurso paliativo del recambio parcial del agua, la alternativa real era la disminución de las densidades de cultivo.

En las condiciones de subutilización que hemos observado en la mayoría de las estaciones visitadas, la disponibilidad de oxígeno no se muestra como un factor limitante en la producción, sin embargo esto se explica seguramente por las bajas densidades de población con las que se trabaja en estas instalaciones.

En términos generales la diferencia fundamental entre el cultivo en estaciones piscícolas y estanquerías rurales radica en la posibilidad de realizar un cultivo intensivo en la primera en condiciones controladas, con mayores densidades, con un suministro regular

de alimento suplementario y con posibilidades de realizar trabajos de investigación. En el segundo caso, los piscicultores no siempre cuentan con las instalaciones mínimas adecuadas, por norma trabajan con menores densidades y difícilmente mantienen un suministro regular de alimento.

No contamos con estudios económicos desglosados que permitan valorar la rentabilidad comercial de las estanquerías rurales concebidas como pequeñas empresas. Un estudio integral de las comunidades en donde se localizan, seguramente demostraría sin embargo que en su contexto, los beneficios que se obtienen en la práctica, tanto como fuente de alimento, como de ingresos complementarios, en definitiva justifican la inversión de recursos (agua, terreno, fertilizante, mano de obra, etc.). Dadas las condiciones del campo de falta de empleos o condiciones materiales, éstos difícilmente podrían ser aprovechados en una actividad productiva.

En la siguiente línea ecofisiológica correspondiente a la Digestión-excreción, aparece otro producto de deshecho, el amoníaco, que en altas concentraciones, del orden de 0.1 mg/lit puede ser letal para los peces. En la práctica no se observa que los catabolitos tóxicos alcancen niveles letales sin que se hayan detectado previamente claros índices de asfixia por escasez de oxígeno disuelto.

La información que arroja la revisión bibliográfica contiene elementos no jerarquizados, por lo que no es posible dar respuesta a un esquema básico de información que resulta indispensable para la

práctica.

Para responder a una serie de preguntas de primer orden (datos básicos comparables por especie: curvas de crecimiento, energía requerida para el crecimiento, para la reproducción, para la actividad física, rangos de tolerancia a los niveles de oxígeno, etc.), es necesario compilar informes, reportes, textos, manuales, donde se consignan algunos datos aislados.

A excepción hecha de algunas especies de alto valor comercial como los salmónidos, para las especies de nuestro interés no es posible integrar un cuadro básico de información.

Hacemos énfasis en esto dado que compartimos la convicción de que a menos de que estemos dispuestos a esperar la acumulación de conocimiento empírico de varios milenios, como la que sustenta la piscicultura oriental, es necesario consolidar una base científica mínima para el desarrollo tecnológico de nuestra piscicultura. Es esta convicción la que nos ha llevado a estudiar y destacar la necesidad de la investigación en aspectos biofísicos y fisiológicos de relevancia en piscicultura.

## BIBLIOGRAFIA:

1. - Almazán, G. y C. E. Boyd. An evaluation of Secchi Disk visibility for estimating plankton density in fish ponds. Inpress, 1978, E. U. A.
2. - Arrignon, Jacques. Ecología y piscicultura de aguas dulces. 1a parte, Mundi-Prensa, 1979. Madrid.
3. - Bardach, J. E. et. al. Aquaculture. The Farming and Husbandry of Freshwater and Marine Organisms. John Wiley & Sons. 1972. N. Y.
4. - Boyd, Claude y F. Lichtkoppler. Water Quality Management in Fish Culture. Dept. of Fisheries and Allied Aquacultures. Auburn University, 1979. Alabama.
5. - Caillonet, Charles. Latic Acidosis in Channel Catfish. J. Fish. Res. Bd, 25 (1), 1968. Canadá.
6. - Coll Morales, Julio. Acuicultura Marina Animal. Mundi-Prensa, 1983. Madrid.
7. - Dugdale, (1966) citado por Odum, op. cit. (23)
8. - FAO. Anuario Estadístico de Pesca. Vols. 34 y 32, en Morales, op. cit. (20)
9. - FAO. Informe del Simposio sobre Acuicultura en América Latina. 1974, Montevideo.
10. - Gordon, M. Fisiología Animal. Cecsá, 1979. México.

11. - Guía del Tercer Mundo 1981. Suplemento anual de "Cuadernos del Tercer Mundo", Periodistas del Tercer Mundo, 1980. México.
12. - Herald, E.S. Los Peces. Seix Barral, 1968. Barcelona.
13. - Hoar & Randall. Fish Physiology. Vols. I y IV. Academic Press, 1970. N. Y.
14. - Huet, Marcel. Tratado de Piscicultura. Mundi-Prensa, 1980. Madrid.
15. - Hughes, G.M. y G. Shelton. "Respiratory Mechanisms and their Nervous Control in Fish", en Lowenstein, O. (editor), Advances in Comparative Physiology and Biochemistry, Vol. 1, Academic Press, 1962. N. Y.
16. - Lagler, K. F. , et. al. Ichthyology, John Wiley & Sons, Inc. 1977. N. Y.
17. - Margalef, Ramon. Ecología. Ed. Omega, 1974. Barcelona.
18. - Maynard, L. A. et. al. Nutrición Animal, 4a ed. Mc. Graw-Hill, 1981. México.
19. - Mc. Cauley, W. Fisiología de los Vertebrados. Acribia, 1971. Zaragoza.
20. - Morales, H. L. La Revolución azul. Acuicultura y ecodesarrollo. Nueva Imagen, 1978. México.
21. - Morrinson, F. B. Compendio de alimentación del ganado. UTEHA, 1977. México.

22. - Norman, J. R. A history of fishes. 3a ed. , P. H. Greenwood ed. , 1975. Londres.
23. - Odum, E. Ecología. Interamericana, 3a. ed. , 1972. México
24. - Ommaney, F.A. Los Peces. Colección de la Naturaleza de Time-Life, Offset Larios, 1979. México.
25. - Ogawa, (1961) citado por Hisckman, C.P. y B. F. Tromp en Hoar, op. cit. (13)
26. - Pérez Salmerón, L. A. Piscicultura. Ecología. Explotación. Higiene. El Manual Moderno, 1982. México.
27. - Pesson, P. La Contaminación de las aguas continentales. Mundi Prensa, 1979. Madrid.
28. - Prather, E. E. y R. W. Parks. Sudden Mortality of a masive Phitoplankton bloom. Weed SCI. , 23; 61-67. 1975.
29. - Prosser, C.L. Comparative Animal Physiology, W. B. Saunders, 1965. Philadelphia.
30. - Rubin, Ramón. La Piscifactoría. Cría industrial de los peces de agua dulce. CECSA, 1982. México.
31. - Russell, W.D. Productividad acuática: Introducción a algunos aspectos básicos de la oceanografía biológica y de la Limnología. Acribia, 1973. Zaragoza.

32. - Smith, L. S. "Digestión en Peces Teleósteos", Fish Feed Technology. UNDP/FAO, 1980. Roma.
33. - Tundisi, J. G. Limnología en estanques. CERLA (Centro Reg. Latinoamericano de Acuicultura), 1983.
34. - Wheaton, F. W. Acuicultura. Diseño y construcción de sistemas. A. G. T. Editor, 1982. México.