

00366²



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**“ BIOENERGÉTICA Y TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA
DE *Bathygobius ramosus*, Ginsburg 1947.”**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGIA MARINA)

P R E S E N T A

BIÓL. MARIBEL BADILLO ALEMÁN

Director de Tesis: Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

**Comité Tutorial: Dr. Xavier Chiappa Carrara
 Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui
 Dr. Luis Zambrano González
 Dr. Carlos Martínez Palacios**

Ciudad Universitaria, México, D.F.

2003

A

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.

**PAGINACION
DISCONTINUA**

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico a internet el contenido de mi trabajo receptor.

NOMBRE: Maribel

Badillo Alemán

FECHA: 27 / Julio

FIRMA: [Firma]

El presente trabajo se realizó en el marco del proyecto "Estudio de las adaptaciones fisiológicas y conductuales de *Bathygobius ramosus*, Ginsburg 1947 (Pisces Gobiidae) en un sistema intermareal del estado de Guerrero" bajo la responsabilidad del Dr. Xavier Chiappa Carrara y con apoyo del PAPIIT-DGAPA-UNAM clave IN211999.

B

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DEDICATORIAS

A mis padres Alfonso Badillo y Amalia Alemán por su infinito amor, cariño y paciencia que siempre me han demostrado. Que Dios los bendiga.

A mis hermanos Leticia, Araceli, Olivia, Alfonso, Miguel Ángel, Julio Cesar y Diana Edith por el amor y la unidad que siempre ha existido entre nosotros.

A Alfredo por su amor y por ser parte de mi vida.

C

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por la dirección de esta tesis y por todos sus comentarios que sirvieron para enriquecerla, sin su ayuda no hubiera sido posible este trabajo. Por su gran apoyo en todo momento y por la confianza que ha depositado en mi, Gracias.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrara, por su valiosa asesoría y sus acertadas sugerencias que sirvieron para enriquecer este trabajo. Asimismo quiero agradecerle su apoyo para la asistencia a congresos y por su gran hospitalidad durante el trabajo de campo. Gracias por escucharme y brindarme su ayuda siempre que la he necesitado.

A la Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui, por sus valiosos comentarios y correcciones a este trabajo. Por sus palabras de aliento en momentos difíciles.

Al Dr. Luis Zambrano y Dr. Carlos Martínez Palacios, por las revisiones y sugerencias hechas a este documento.

Al Biól. Humberto y a la M. en C. Estela Pérez Cruz, por el espacio otorgado en el acuario y la asesoría técnica durante la fase experimental. Gracias por todos sus comentarios y conocimientos que compartieron conmigo.

A la Dra. Ruth Cecilia Vanegaz Pérez por sus críticas y comentarios que sirvieron para enriquecer este trabajo. También quiero agradecerle el haberme proporcionado las facilidades para usar su equipo de laboratorio y su apoyo incondicional.

Al M. en C. Sebatián Zúñiga por sus asesorías en el manejo del equipo de laboratorio y su apoyo técnico durante la fase experimental de este trabajo.

Al Sr. Benjamin por la construcción de los respirómetros para los ensayos experimentales.

Al Sr. Jesús Saenz y su equipo de trabajo por el apoyo en la construcción de los sistemas experimentales.

Al Dr. Martín Merino Ibarra por toda su ayuda, apoyo y comprensión durante mi estancia en el posgrado.

A Norma, Lupita y Gabriela personal de la coordinación del ICM y L por su disposición y por todas las facilidades otorgadas para realización de trámites durante mi estancia en el posgrado.

Al CONACYT por la beca-crédito y a la DGEP por la beca complemento otorgadas para la realización de mis estudios de maestría.

A Claudia por su apoyo en la captura y mantenimiento de los organismos.

A mis mejores amigos Alfredo, Pedro y Rosalina por compartir esta gran experiencia conmigo. Por hacer divertidos los malos ratos y por enseñarme a convertir las injusticias en ventajas.

D

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	i
ÍNDICE DE TABLAS.....	ii
RESUMEN.....	iii
INTRODUCCIÓN GENERAL	
1. Adaptaciones al ambiente intermareal.....	1
2. Ubicación taxonómica de <i>Bathygobius ramosus</i>	6
3. Descripción de la especie.....	7
4. Área de estudio.....	10
CAPITULO I. Bioenergética.	
5. Introducción.....	12
6. Objetivos.....	19
7. Material y métodos.....	20
7.1. Captura.....	20
7.2. Mantenimiento y aclimatación.....	20
7.3. Estimación de las tasas fisiológicas.....	21
7.3.1 Tasa de ingestión.....	21
7.3.2 Tasa de excreción en heces.....	22
7.3.3 Tasa de excreción nitrogenada y acción dinámica especifica.....	23
7.3.4 Tasa metabólica estándar.....	23
7.3.5 Tasa de crecimiento.....	25
7.3.6 Integración de las tasas fisiológicas: Metabolismo de actividad.....	26
8. Resultados.....	27
8.1 Tasa de ingestión.....	27
8.2 Tasa de excreción en heces.....	28
8.3 Tasa de excreción nitrogenada y acción dinámica especifica.....	29
8.4 Tasa metabólica estándar.....	30
8.5 Tasa de crecimiento.....	31

8.6 Integración de las tasas fisiológicas: Metabolismo de actividad	32
9. Discusión.....	34
10. Conclusiones.....	39
CAPITULO II. Temperatura Crítica Máxima.	
11. Introducción.....	40
12. Objetivos.....	45
13. Material y Métodos.....	46
13.1 Estimación de la TCM.....	46
14. Resultados.....	49
14.1. Respuestas de <i>Bathygobius ramosus</i> al estrés térmico.....	49
14.2. Valores de las respuestas al estrés térmico.....	51
15. Discusión.....	53
16. Conclusiones.....	57
17. Referencias.....	58

F

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág
Figura 1.- <i>Bathygobius ramosus</i> . (Esquema realizado por Gabriel Suárez).....	8
Figura 2.- A) Vista ventral de <i>Bathygobius ramosus</i> donde se observa la posición de la papila urogenital. B) Papila urogenital masculina. C) Papila urogenital femenina. (a) ano, (aa) aleta anal, (pu) papila urogenital (Esquema realizado por Gabriel Suárez).....	9
Figura 3.- Mapa del área de estudio (Troncones, Guerrero).....	10
Figura 4.- Pozas de marea de la playa Troncones, Guerrero.....	11
Figura 5.- Modelo bioenergético donde se representan las categorías de pérdidas, ganancias y usos de la energía obtenida a través del alimento (Windell, 1978a).....	13
Figura 6.- Sistema de flujo para determinar el consumo de oxígeno en machos de <i>Bathygobius ramosus</i> . A. Reservorio; B. Acuario termostregulado; C1. Cámara respirométrica control; C2. Cámaras respirométricas; D. Sistema de aireación; E. Termostregulador; F. Toma de muestras a la entrada de las cámaras; G. Toma de muestras a la salida de las cámaras; H. Nivel del agua; I. Termómetro; J. Sistema de distribución del agua hacia las cámaras respirométricas.	24
Figura 7.- Relación entre la tasa de ingestión (g/día y cal/día) en función del peso de los machos de <i>B. ramosus</i>	28
Figura 8.- Relación entre la excreción en heces (g/día y cal/día) y el peso de los machos de <i>B. ramosus</i>	29
Figura 9.- Relación entre y la tasa respiratoria (mg O ₂ /día y cal/día) y el peso corporal húmedo de los machos de <i>B. ramosus</i>	31
Figura 10.- Porcentajes de energía utilizados por <i>B. ramosus</i> para sus diferentes tasas fisiológicas. Se indican dentro de cada barra las cal/día asignadas a cada tasa fisiológica para cada organismo.....	33
Figura 11.- Dispositivo para estimar la Temperatura Crítica Máxima de <i>B. ramosus</i> . A) Termostregulador digital, B) Cabeza de poder (circulación del agua), C) Cámara experimental, D) Termómetro, E) Sistema de aireación, F) Nivel del agua.....	47
Figura 12.- Relación entre la temperatura y las distintas respuestas de estrés térmico (TCM, TPEC y TM) en 20 organismos de <i>B. ramosus</i>	52
Figura 13.- Representación de las zona de tolerancia (Z.T.), preferéndum térmico (P.T.), zona de resistencia (Z.R.), zona letal (Z.L.), Temperatura Crítica Máxima (TCM) y Temperatura de Muerte (TM) de <i>Bathygobius ramosus</i>	54

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág
Tabla 1.- Algunas tasas de excreción nitrogenada para peces marinos e intermareales.....	30
Tabla 2.- Descripción de las respuestas al estrés térmico de <i>Bathygobius ramosus</i>	50
Tabla 3- Media y desviación estándar (DE) de la Temperatura Crítica Máxima (TCM), Temperatura de Pérdida del Equilibrio Completa (TPEC) y Temperatura de Muerte (TM) de 10 machos y 10 hembras de <i>B. ramosus</i>	51

RESUMEN

En el presente trabajo se analizaron aspectos bioenergéticos y de tolerancia térmica en el pez intermareal *Bathygobius ramosus*. Los organismos utilizados fueron capturados en las pozas de marea de la playa Troncones, Guerrero en octubre de 2001. Por su naturaleza este estudio se dividió en dos capítulos. En el primer capítulo se abordan aspectos de la asignación energética hacia las diferentes vías metabólicas de machos adultos de *Bathygobius ramosus*. Se estimó de manera directa la ingestión, heces, y el metabolismo estándar. La excreción nitrogenada y la acción dinámica específica (ADS) se estimaron de la literatura. Todas las tasas fisiológicas se integraron en la ecuación general del balance energético para estimar la energía de actividad. Los resultados indican que los machos de *B. ramosus* asignan más proporción de energía a la actividad conforme aumentan de tamaño. Sin embargo, este aumento en la asignación energética a la actividad se ve reflejada en una disminución en la asignación energética al metabolismo de mantenimiento (metabolismo estándar). La energía de actividad de *B. ramosus* puede relacionarse con los cuidados parentales que llevan a cabo estos organismos. Por otro lado, en el capítulo II se estimó los límites de la tolerancia y resistencia térmica de *B. ramosus* a través de la Temperatura Crítica Máxima (TCM) de 10 machos (48-75 mm LP) y 10 hembras (49-69 mm LP). Las respuestas al estrés térmico (pérdida del equilibrio inicial (TCM), pérdida del equilibrio completa (TPEC) y muerte (TM)) fueron registrados de acuerdo a Becker y Genoway (1979). No se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en las respuestas de estrés térmico entre machos y hembras. Sin embargo, si hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los valores de las distintas respuestas. De acuerdo al valor de la TCM en este estudio y al reportado por Mora y Ospina (2001) para la misma especie, se determinó que 39.7 °C es el umbral de resistencia térmica de *B. ramosus*. Asimismo se concluyó que estos organismos son muy tolerantes a este factor, ya que soportan los incrementos de temperatura que ocurren cuando se presenta un efecto combinado de una marea baja y una radiación solar intensa, típico de las pozas de marea..

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. ADAPTACIONES AL AMBIENTE INTERMAREAL

Los peces son un grupo sumamente heterogéneo en cuanto a su morfología fisiología y conducta y pueden encontrarse en una amplia variedad de hábitats. Algunos de esos hábitats, como las partes más profundas del océano o las cavernas, son muy estables, cambiando muy lentamente sus características fisicoquímicas, mientras que otros ambientes como los estuarios y las zonas intermareales, están sujetos a marcadas variaciones diarias y estacionales (Gibson, 1993).

La zona intermareal es la banda de costa que se encuentra entre los límites de la bajamar y la pleamar constituyendo un ambiente sumamente dinámico y exigente para las especies que lo habitan. Durante la marea alta, las condiciones de la zona intermareal pueden reflejar las del mar, siendo relativamente uniformes en temperatura, salinidad, pH y concentración de oxígeno disuelto. Sin embargo, durante la marea baja este ambiente puede experimentar un cambio drástico de un medio acuático a uno prácticamente terrestre, quedando el agua aislada del mar en charcas o pozas, donde dependiendo del clima, el agua puede enfriarse o calentarse, la salinidad puede disminuir o incrementarse. Durante el día, la fotosíntesis de las algas aporta cantidades de oxígeno que superan las demandas respiratorias de los habitantes de las pozas, alcanzándose altos niveles de oxígeno y bajos de dióxido de carbono. Por la noche, cuando la fotosíntesis cesa, la respiración de los animales y las plantas de la poza reducen el nivel de oxígeno y aumentan el de dióxido de carbono (Horn, 1999).

Consecuentemente, los peces que residen en la zona intermareal deben hallarse bien equipados morfológica, fisiológica, y etológicamente para superar esos grandes cambios. Las especies residentes de estos ambientes son muy versátiles fisiológicamente, tendiendo a ser eurihalinas y euritéricas. Adicionalmente, muchas especies se caracterizan por su habilidad de respirar de manera eficiente tanto en agua como en el aire, para lo cual poseen características especializadas como son: filamentos branquiales más cortos y gruesos, un número superior de vasos sanguíneos

en la piel, en el revestimiento de la boca y en la faringe (Horn y Gibson 1988, Gibson, 1993).

Entre los peces que han colonizado la zona intermareal se encuentran miembros de las familias Blennidae, Pholidae, Stichaeidae, Tripterygiidae, Clinidae, Gobiesocidae, Cottidae y Gobiidae (Gibson, 1993). Los peces que habitan en este ambiente pueden ser divididos en tres grupos funcionales básicos: en primer lugar están los residentes verdaderos, que viven en la zona intermareal durante toda su vida, estableciéndose en la zona después de su etapa larvaria planctónica. El segundo grupo lo constituyen los visitantes estacionales que son principalmente peces juveniles que se establecen en la zona intermareal por unas pocas semanas o meses y luego regresan a las aguas profundas donde completan su ciclo de vida. En su etapa adulta, los visitantes estacionales utilizan el área intermareal como un sitio de forrajeo o de desove (Potts, 1980). Finalmente, el tercer grupo lo constituyen los visitantes casuales o especies accidentales que son aquellas que se alimentan durante la marea alta en la zona intermareal y que ocasionalmente quedan atrapados en las pozas durante la marea baja (Mahon y Mahon, 1994).

Los peces que habitan como residentes verdaderos en esta zona comparten una serie de características que los capacitan para poder sobrevivir en estos ambientes, siendo la mayoría especies bénticas o demersales que viven sobre el fondo y que no pueden nadar rápidamente por periodos largos de tiempo. Las especies residentes son relativamente pequeñas (por ejemplo *Diplecogaster bimaculata pectoralis* Gobiesocidae tiene 30mm de longitud total) o de tamaño moderado (80-120mm en muchos blénidos y góbidos). Las formas de sus cuerpos son elongadas o aplanadas dorso-ventralmente, carecen de vejiga natatoria o la tienen reducida, la mayoría vive varios años, son itéroparos y su mecanismo de dispersión está dado principalmente a través de larvas planctónicas (Almada y Santos, 1995). Adicionalmente, muchas especies bénticas tienen fusionadas sus aletas pélvicas a manera de disco que funciona como un órgano adhesivo el cual les ayuda a mantener una posición en el ambiente a pesar de la corriente (Zander *et al.*, 1999).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La mayoría de los visitantes estacionales poseen un cuerpo comprimido y una vejiga natatoria bien desarrollada que les permite nadar a cierta distancia del fondo por periodos de tiempo prolongados. Aunque los visitantes estacionales no muestran adaptaciones morfológicas similares a aquellas de los peces béticos residentes, si tienen una fuerte relación con el fondo ya que buscan alimentarse, desovar y refugiarse sobre el sustrato. Los visitantes casuales regularmente visitan la zona intermareal durante la marea alta (Black y Miller, 1991). Estos peces son principalmente pelágicos planctívoros muy semejantes en forma y tamaño a los visitantes estacionales. Estas especies probablemente juegan un papel importante en la ecología de la zona intermareal (Gibson y Yoshiyama, 1999).

Los peces intermareales también se pueden clasificar en dos categorías según su posición en la columna de agua; en especies de media agua y en especies béticas crípticas (Mahon y Mahon, 1994). Estas dos categorías también corresponden a los visitantes estacionales y residentes, respectivamente. Las especies de media agua son principalmente los juveniles de peces submareales y frecuentemente representan más de la mitad de la comunidad en términos de número de individuos. La categoría de especies béticas son usualmente solitarias, crípticas y territoriales. Estos son generalmente pequeños y cautelosos en su comportamiento y pueden habitar en agujeros, áreas abiertas o en microhabitats muy específicos (Zander *et al.*, 1999).

En las áreas intermareales rocosas la mayoría de las especies son carnívoras y se alimentan principalmente de invertebrados béticos como pequeños crustáceos, particularmente anfípodos, decápodos y copépodos. Otras especies incluyen en sus dietas proporciones variables de algas (omnívoros) y relativamente pocas se alimentan predominantemente o únicamente de algas (herbívoros) (Gibson y Yoshiyama, 1999). Un rasgo común de los peces intermareales es el de su coloración críptica que los oculta de sus depredadores y les permite conseguir más fácilmente su alimento. Esta coloración semeja los patrones y colores, ya sea del sustrato o de las algas circundantes. En las costas rocosas, donde los colores del fondo resultan más variados,

los peces intermareales presentan una amplia gama de patrones de color, alcanzando sorprendentes coloraciones como en las gonelas, *Apodichthys flavidus*, que exhiben una coloración que va del canela al verde vivo, pasando por el rojo oscuro, en función del color de las algas en las que habitan. Otros organismos como los góbidos del género *Bathygobius* exhiben patrones diferentes de coloración que están relacionados con señales intraespecíficas (Breder, 1948). Sin embargo, los organismos intermareales que no poseen una coloración críptica tienden a esconderse bajo piedras o entre masas de vegetación durante la bajamar.

Con sus características anatómicas y fisiológicas insólitas, los peces de la zona intermareal desarrollan pautas de comportamiento que les son distintivas. Así, la mayoría de peces intermareales comparten una misma pauta de reproducción (Gibson, 1982). En primer lugar, el macho selecciona un sitio de anidación en una zona resguardada (bajo una piedra o entre la vegetación). Enseguida, atrae a una o más hembras al nido donde ellas depositan sus huevos. La conducta de protección y resguardo de las puestas impone una serie de limitaciones al comportamiento de cortejo del macho, ya que estos no pueden abandonar el nido para buscar pareja, por lo que para atraer a la hembra recurren a numerosas exhibiciones. Las exhibiciones de cortejo se ven aumentadas por la presencia de aletas muy desarrolladas, papilas, crestas y coloraciones distintivas. Cuando la hembra es atraída al nido deja una sola puesta de huevos sobre el sustrato, entonces, el macho fecunda los huevos y luego les brinda protección hasta que estos eclosionan (Horn, 1999).

Así, el cuidado parental de huevos demersales y en mucho menor escala, la viviparidad, son las estrategias reproductivas características de los peces de hábitats rocosos intermareales. Aparentemente este hábitat ofrece abundantes oportunidades para los peces que requieren de cavidades como nidos y refugios que les permiten, tanto a los padres como a los huevos, resistir las marcadas fluctuaciones en las condiciones físicas que prevalecen en el sistema (Almada y Serrao-Santos, 1995).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El cuidado parental demanda una elevada inversión energética, en particular a los machos de las especies intermareales residentes quienes tienen que proteger a su descendencia y promover su desarrollo de tal manera que incrementen su probabilidad de sobrevivencia (Smith y Wootton, 1995). Dicho cuidado parental se expresa a través de la ventilación (*fanning*), limpieza bucal de los huevos (*mouthng*) y la protección que incluye la defensa física de los huevos contra el canibalismo y depredadores interespecíficos (DeMartini, 1999).

Este trabajo está constituido de dos capítulos independientes. El primero de ellos aborda aspectos de la bioenergética de machos adultos de *Bathygobius ramosus* y el segundo aborda los límites de tolerancia y resistencia térmica de la especie.

El góbido *Bathygobius ramosus* es un organismo intermareal que lleva a cabo el cuidado parental de sus crías, donde el macho asume el cien por ciento de la paternidad. El comportamiento de cortejo y cuidado parental en esta especie es semejante a la de otros peces intermareales. Es por ello que en el Capítulo I de este estudio, se desarrolla un modelo bioenergético para estimar la asignación de energía a la actividad en machos adultos de *B. ramosus* de diferentes talla. Asimismo, se explica cómo con base en esta asignación energética, los organismos pueden potencialmente utilizar energía para ejecutar actividades relacionadas con el cuidado parental.

Por otro lado, el Capítulo II se fundamenta en las grandes variaciones en la temperatura que ocurren en la zona intermareal, mismas que pueden llevar a los organismos más allá de su límite de tolerancia térmica poniendo en peligro su sobrevivencia. En este capítulo se estiman los límites de tolerancia y resistencia térmica de *B. ramosus* y se describen las diferentes respuestas conductuales que presenta cuando es sometido a un incremento constante de temperatura.

TRABAJO CON
FALLA DE ORIGEN

2. Ubicación taxonómica de *Bathygobius ramosus*

Los góbidos constituyen la familia más grande de peces en el mundo, con alrededor de 220 géneros y 1600 especies, de las cuales cerca de 160 géneros y 1200 especies viven en la vasta región del Indo-Pacífico y aproximadamente 80 especies se encuentran en el Pacífico Oriental tropical. Por su pequeño tamaño, los góbidos generalmente no se utilizan para consumo humano, pero debido a su gran abundancia, constituyen una parte importante de la cadena alimenticia de los arrecifes, estuarios y pozas de marea. Algunos góbidos son utilizados como peces de acuario y numerosas especies han sido reproducidas con éxito en cautiverio (Allen y Robertson, 1998).

La clasificación de *Bathygobius ramosus* de acuerdo a Nelson (1994) se presenta a continuación:

Filo	Chordata
Superclase	Gnathostomata
Clase	Osteichthyes
Infraclase	Teleostei
División	Euteleostei
Superorden	Acanthopterygii
Orden	Perciformes
Suborden	Gobioidei
Familia	Gobiidae
Genero	<i>Bathygobius</i>
Especie	<i>Bathygobius ramosus</i> (Ginsburg, 1947)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

3. Descripción de la especie

Bathygobius ramosus es un pez béntico, el cual habita permanentemente en ambientes intermareales rocosos. Se distribuye desde Baja California hasta el norte de Perú. Este pez se caracteriza por poseer un cuerpo alargado y comprimido (Fig. 1). Presenta VI+I, 9 radios dorsales, I, 8-9 radios anales y 17-21 radios pectorales. Los radios superiores de las aletas pectorales forman filamentos libres, sin membranas interradales y sus aletas pélvicas se encuentran fusionadas en forma de disco (Fig. 2). Tiene de 35-38 escamas en línea lateral, las escamas predorsales no llegan a las órbitas, el resto de la cabeza no presenta escamas (Allen y Robertson, 1998).

Generalmente son de color verde olivo a café, presenta escamas con centros más claros y a menudo una fila de puntos oscuros a lo largo de la mitad del costado y barras difusas o manchas en forma de montura en el dorso. La aleta caudal y la segunda dorsal tienen bandas onduladas o puntos cafés. *B. ramosus* alcanza hasta 12 cm de longitud total. Se reconocen como sinónimos de *B. ramosus* a *Bathygobius arundelii* de las Islas Clipperton y *Bathygobius longipinnis* de la isla Socorro (Allen y Robertson, 1998).

De acuerdo con observaciones en el laboratorio se determinó que esta especie presenta dimorfismo sexual externo, la diferencia radica en una pequeña pero bien diferenciada papila urogenital externa localizada en el vientre, justo detrás del ano pero libre del origen de la aleta anal. En las hembras, la papila es truncada, ancha, abultada y presenta una serie de proyecciones dérmicas en su parte final; su coloración varía de un blanco lechoso a un amarillo claro. La papila urogenital en los machos es plana, larga y termina en punta, su coloración es blanco translucido y frecuentemente está cubierta por melanóforos (Fig. 2).

Por otro lado, *B. ramosus* es una especie con comportamiento reproductivo complejo, ya que lleva a cabo cortejo y cuidados parentales a través del resguardo y limpieza del nido. El cortejo es realizado por el macho y consiste en entrar y salir del refugio con un

despliegue y erección de las aletas dorsales y pectorales para atraer a las hembras hacia el refugio. Una vez en el refugio, las hembras comienza a ovopositar en las paredes de éste. El desove dura varias horas. El cuidado parental es realizado por los machos y consiste en la defensa del nido ante el canibalismo, así como el abaniqueo y limpieza de los huevos, de manera semejante a lo reportado por Tavolga (1954) para *Bathygobius soporator*.

En este estudio se realizaron observaciones conductuales de *B. ramosus* en el laboratorio en donde se pudo apreciar que esta especie en condiciones controladas se reproduce entre los 26 °C y 31.5 °C, y a una salinidad entre 32.5 y 36. Al parecer la temperatura que favorece la ovoposición es 30 °C, ya que a esta temperatura se han observado el mayor número de desoves en el laboratorio. En estas condiciones el desarrollo embrionario dura aproximadamente 4 días. Asimismo, durante las observaciones de campo y laboratorio que se realizaron durante este estudio se pudo apreciar que los organismos de esta especie establecen jerarquías sociales, dominadas por los machos de mayor tamaño quienes defienden un territorio y tienen por lo tanto mayores posibilidades de conseguir un nido al cual atraer a las hembras.

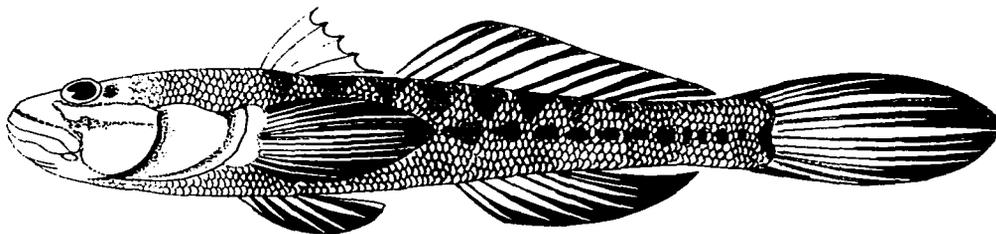


Figura 1.- *Bathygobius ramosus*. (Esquema realizado por Gabriel Suárez).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

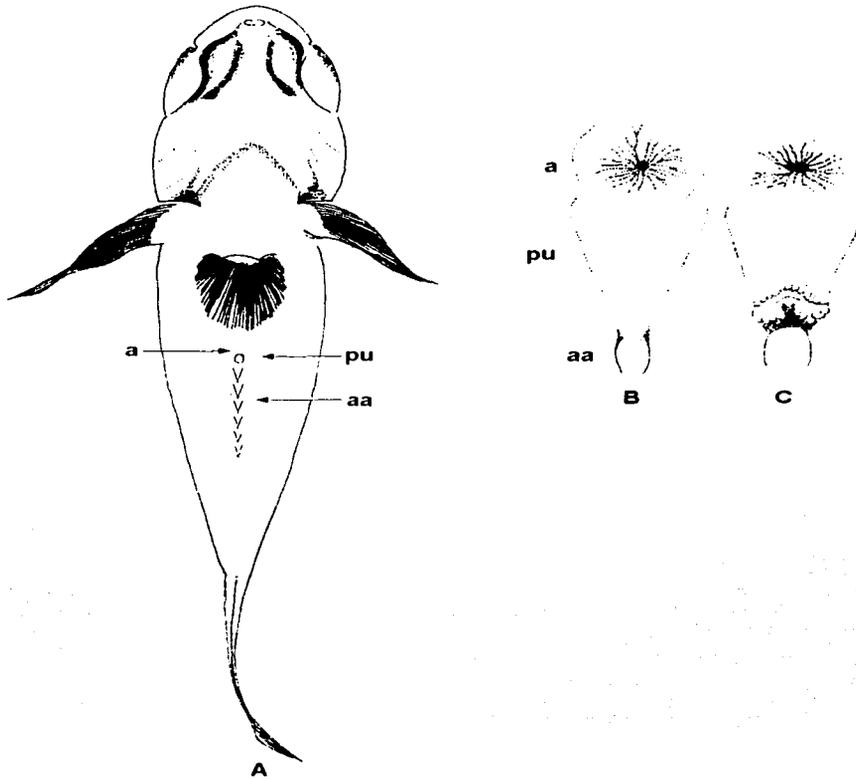


Figura 2.- A) Vista ventral de *Bathygobius ramosus* donde se observa la posición de la papila urogenital. B) Papila urogenital masculina. C) Papila urogenital femenina. (a) ano, (aa) aleta anal, (pu) papila urogenital (Esquema realizado por Gabriel Suárez).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En esta zona los sedimentos son gruesos cerca de la costa, siendo arenas con manchones de gravas, cantos rodados y peñascos desgastados. En cuanto a la actividad pesquera de la región, las principales especies que se capturan son el ostión, langosta, ronco, huachinango, jurel, tiburón, sierra, pargo, cocinero y barrilete entre algunas otras (Gallardo, 2002).



Figura 4.- Pozas de marea de la playa Troncones, Guerrero.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPITULO I

BIOENERGÉTICA

5. INTRODUCCIÓN

La bioenergética es definida como la estimación de los intercambios y transformaciones de materia y energía entre los organismos y su medio ambiente (Lucas, 1996). El balance energético ha sido aplicado en muchas áreas de la biología para una gran variedad de propósitos. Las aplicaciones comunes del balance de energía se han enfocado a la estimación del crecimiento o producción en el cultivo de especies acuáticas de importancia comercial. El balance energético también puede ser un medio eficiente de evaluación del efecto de factores ambientales como la temperatura, salinidad o disponibilidad del alimento sobre el uso de la energía en peces. Asimismo, los modelos bioenergéticos han sido utilizados para estimar las alteraciones causadas por los contaminantes en los peces y evaluar las consecuencias del estrés en estos organismos (Adams y Breck, 1990).

La bioenergética ayuda a comprender cómo se lleva a cabo dentro de un organismo la distribución de la energía hacia sus distintas vías metabólicas, así como a la demanda reproductiva, a la conducta y el crecimiento. Ese conocimiento se relaciona con la asignación de recursos en términos de las estrategias de la historia de vida, las cuales incluyen los procesos de migración así como los patrones estacionales de alimentación y de reproducción (Adams y Breck 1990).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El principio básico de la bioenergética se refiere al hecho de que la energía adquirida a través de la ingestión de alimentos tiene diferentes destinos; es decir, puede ser usada en procesos catabólicos o depositada como nuevo tejido corporal (crecimiento) y también puede eliminarse como desechos en las heces o por excreción. Por lo tanto, el estudio de la bioenergética considera el examen de las pérdidas, ganancias y transferencia de energía del organismo (Windell, 1978a; Fig. 5).

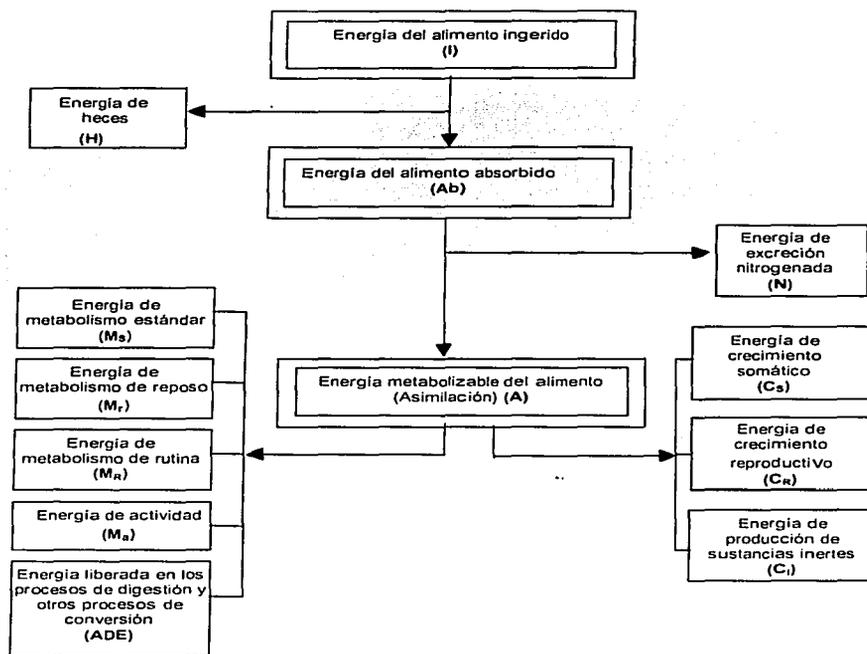


Figura 5.- Modelo bioenergético donde se representan las categorías de pérdidas, ganancias y usos de la energía obtenida a través del alimento (Windell, 1978a).

TEXTO CON
FALLA DE ORIGEN

La ingestión (**I**) se refiere al acto de incorporar materiales dentro del cuerpo, este término por definición puede ser usado para conjuntar todos los procesos involucrados en la alimentación, digestión y la absorción de los nutrientes. Sin embargo, la ingestión puede ser definida únicamente como el consumo de alimento y la tasa de ingestión como la cantidad de alimento por unidad de tiempo que se incorpora al sistema digestivo de un organismo (Lucas, 1996). La tasa de ingestión es influenciada por muchos factores tales como: la talla, el tipo de alimento consumido, la salinidad, la temperatura, la disponibilidad del alimento, etc. (Windell, 1978b).

Una vez que el alimento es digerido y la mayoría de los nutrientes degradados, éstos son transportados a través de las paredes del intestino hacia el torrente sanguíneo. El alimento absorbido (**Ab**), representa la ganancia en materia adquirida por el organismo por unidad de tiempo. El material no absorbido es transportado por el intestino y luego eliminado en forma de heces (**H**) a través del ano (Jobling, 1994). Las heces contienen además del alimento no absorbido, al mucus y células lavadas de las paredes del tracto digestivo, algunas enzimas digestivas, algunos componentes de la bilis y bacterias de la microflora intestinal. Un análisis fecal puede proporcionar una estimación adecuadamente razonable de la cantidad de alimento que está siendo absorbida por el organismo.

La materia absorbida, representada por **Ab**, no es enteramente metabolizable debido a que la fracción de nitrógeno (grupo amino) de los aminoácidos que permanece cuando la proteína es usada como sustrato respiratorio no puede ser metabolizado y debe entonces ser excretado. El grupo amino debe ser eliminado en forma de amonio y en menor grado de urea a través de la orina; esto representa una pérdida de energía para el organismo. Los procesos de formación de orina y su eliminación constituyen la base de la excreción nitrogenada (**N**) (Brett y Groves, 1979).

Cuando la energía perdida en la excreción nitrogenada es restada de la energía absorbida, se obtiene la energía asimilada o metabolizable (**A**). De esta última se puede calcular la eficiencia de asimilación que también se conoce como eficiencia digestiva.

Ésta es una medida de la proporción de la energía contenida en los nutrientes del alimento que es asimilada por el organismo y por lo tanto que puede ser usada en procesos anabólicos o catabólicos. Entonces la eficiencia de asimilación (**EA**) puede definirse como:

$$EA = 100 (I - (H + N)) / I \dots\dots\dots(1)$$

Donde **I** es la energía contenida en el alimento, **H** representa las pérdidas energéticas debido a la eliminación de las heces y **N** es el equivalente energético asociado a la excreción nitrogenada (Jobling, 1994). La eficiencia con la cual el alimento es asimilado puede ser influenciada por factores tales como la temperatura, la talla, el tipo de régimen alimenticio, la tasa de ingestión, etc. (Wootton, 1990).

Una parte de la materia asimilada (**A**) por los organismos puede ser catabolizada o degradada, es decir, las moléculas más grandes son desdobladas hasta su conversión en otras más pequeñas. Este desdoblamiento va acompañado de una liberación de energía que el organismo utiliza para llevar a cabo sus funciones vitales y sus actividades cotidianas. El conjunto de estos procesos es conocido como metabolismo (Nason, 1968).

De acuerdo al nivel de actividad el metabolismo puede dividirse en cuatro diferentes niveles: metabolismo estándar (**M_s**), de reposo (**M_r**), de rutina (**M_R**) y de actividad (**M_a**). El metabolismo **estándar** se define como la tasa metabólica mínima para peces inactivos, es decir cuando no están utilizando energía para desarrollar alguna actividad, la digestión del alimento o procesos reproductivos. El metabolismo estándar se mide a lo largo de un ciclo de 24 horas y refleja la energía que el organismo destina al mantenimiento de sus funciones vitales. El metabolismo de **reposo** es la tasa metabólica intermedia para peces en reposo, libres de los procesos digestivos y del estrés ambiental. Este metabolismo incluye los movimientos espontáneos que no están asociados a los ciclos de actividad diaria de los organismos. El metabolismo de **rutina** se refiere al metabolismo de organismos en condiciones de baja a moderada actividad.

Esta actividad incluye movimientos de nado, ya sean voluntarios o forzados a baja velocidad. Los movimientos voluntarios están asociados con los ciclos de actividad diarios, reconocimiento del área o búsqueda de alimento (Cech, 1990). El metabolismo de **actividad** se refiere a la energía asociada al nado de los organismos. Este tipo de metabolismo es dividido en nado sostenido, nado prolongado y nado explosivo. El término nado sostenido es aplicado a aquellas velocidades de nado que pueden ser mantenidas por largos periodos sin resultar en fatiga muscular. El nado prolongado es de menor duración y resulta en fatiga. La mayor velocidad que un pez es capaz de alcanzar se denomina nado explosivo (Jobling, 1994).

Adicionalmente existe un proceso conocido como acción dinámica específica (**ADE**), el cual debe ser considerado dentro de un balance energético, ya que éste consume una cantidad considerable de la energía ingerida. La **ADE** comprende los costos energéticos asociados a los aspectos mecánicos de la alimentación como son sujetar, masticar y tragar el alimento. Asimismo incluye la energía canalizada al procesamiento y asimilación del alimento, además de la desaminación de las proteínas, el transporte y depositación de los lípidos (Beamish y Trippel, 1990).

Por otra parte una porción de la energía asimilada (**A**) por los organismos es utilizada en la elaboración de moléculas grandes a partir de otras más pequeñas (anabolismo), dichas moléculas son almacenadas en el tejido de los organismos. El anabolismo corresponde a la biosíntesis y en términos de bioenergética se describe a través de la producción o crecimiento (**C**). De manera general se distinguen 3 tipos de crecimiento: crecimiento somático (**C_S**), crecimiento reproductivo (**C_R**) y producción de sustancias inertes (**C_I**) (Lucas, 1996).

En peces el crecimiento **somático** corresponde a la producción de tejido corporal y a su renovación debido a la descamación. El crecimiento **reproductivo** corresponde a la elaboración de productos sexuales, gónadas y crías. La producción de sustancias **inertes** está representada por las secreciones que corresponden en gran medida a

proteínas y carbohidratos. Estas sustancias son eliminadas continuamente en el mucus que cubre la piel de los peces.

Así, de manera integrativa la energética fisiológica o bionenergética nos ayuda a entender los patrones del uso y la canalización de energía a las diferentes funciones catabólicas y de crecimiento. Los componentes del balance son descritos por la ecuación general del balance energético (Windell, 1978a):

$$I = H + N + ADE + C + M_s + M_a \dots\dots\dots(2)$$

Donde **I** es la ingestión, **H** las heces, **N** representa la excreción nitrogenada, **ADE** el proceso de la acción dinámica específica, **C** el crecimiento, **M_s** es el metabolismo estándar (mantenimiento) y **M_a** el metabolismo de actividad.

El balance energético ha sido tradicionalmente utilizado para estimar la energía canalizada al crecimiento y/o procesos reproductivos. Sin embargo, aunque poco utilizada es una herramienta de gran importancia y potencialmente utilizable para estimar la energía destinada a actividades conductuales. Debido a que la energía destinada a la conducta puede integrarse en uno de los parámetros de la ecuación señalada (**M_a**). Conociendo el valor de los demás parámetros que construyen la ecuación del balance energético es posible conocer la energía potencial que puede ser destinada a la actividad o expresión conductual. De esta manera, en este estudio se estimó la energía de actividad **M_a** de machos adultos de *B. ramosus* de diferente peso.

La asignación de energía a los procesos reproductivos es un componente fundamental para la adecuación de los organismos. En los modelos de bioenergética, la canalización de energía a la reproducción puede estimarse a través de componentes del anabolismo, así como del catabolismo. Es decir, la reproducción es un evento complejo en el que intervienen elementos de biosíntesis (producción de tejido), adecuaciones de procesos funcionales y expresiones conductuales. La pregunta central de este estudio

señala como incógnita la energía canalizada por los machos a la actividad en términos de que ésta puede ser potencialmente usada en actividades de cuidado parental durante la reproducción.

Durante una época reproductiva los organismos asignan una gran cantidad de energía a éste evento, de tal manera que los costos reproductivos en muchas especies resultan ser considerablemente altos. El cuidado parental es una conducta reproductiva y sus costos no sólo se reflejan en la asignación energética al proceso mismo (como ventilación, limpieza y cuidado general del nido), sino que los costos se pueden manifestar en términos de menores oportunidades de alimentación, apareamiento y escape ante depredadores. Los peces que expresan la conducta de cuidado parental deben de ser potencialmente capaces de invertir grandes cantidades de energía en esta actividad (Smith y Wootton, 1995).

En particular, los machos del género *Bathygobius* desarrollan una conducta de cuidado parental del nido. En este grupo el cuidado se basa fundamentalmente en la ventilación, limpieza y cuidado del nido ante depredadores potenciales. Esta conducta requiere gran inversión de energía, por lo tanto es de esperarse que los machos de *B. ramosus* destinen una gran cantidad de energía al cuidado de sus descendientes.

Por otro lado, se ha observado que los machos de menor talla de *B. ramosus* al igual que los machos de *Etheostoma caeruleum* (Fuller, 1999) tienen menos posibilidades de atraer hembras a su nido, dado que éstas prefieren machos de mayor talla para reproducirse así como aquellos que exhiben una mayor actividad durante el cortejo. De esta manera se espera que los machos adultos de mayor talla sean capaces de destinar proporciones altas de energía a la conducta reproductiva que los adultos más pequeños debido al costo que genera el cuidado parental.

De esta forma, la hipótesis de este trabajo supone una asignación energética diferencial hacia las distintas demandas fisiológicas, asignando mayor energía a la actividad en machos de mayor talla con una consecuente disminución en cualquiera de los otros componentes fisiológicos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6. OBJETIVOS

Estimar a través de un modelo bioenergético la asignación de recursos hacia las demandas fisiológicas y de comportamiento de machos adultos de diferentes tallas de *Bathygobius ramosus*.

- a) Estimar la tasa de ingestión de machos adultos de *B. ramosus*.
- b) Obtener las pérdidas energéticas a través de las heces y excreción nitrogenada de machos de *B. ramosus*.
- c) Estimar la energía destinada al metabolismo de mantenimiento de *B. ramosus*
- d) Estimar la asignación energética al crecimiento en machos de *B. ramosus* en función de su talla.
- e) Estimar la energía de actividad de machos adultos de *B. ramosus* en función de su talla.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1. Captura

Los ejemplares de *Bathygobius ramosus* se capturaron en la playa de Troncones, Guerrero durante octubre de 2001. Los organismos fueron capturados con trampas diseñadas con tubos de PVC oscurecidos con cinta de aislar y un copo de malla transparente en un extremo para semejar refugios. Dichas trampas fueron colocadas en las pozas de marea donde se observó la presencia de *B. ramosus*. Dentro de las trampas se colocó un poco de sedimento perteneciente a la poza con la finalidad de que éstas no flotaran y para que se confundieran con el medio, posteriormente fueron cebadas con caracoles de la misma poza para atraer a los góbidos.

Los organismos capturados se mantuvieron en un acuario de 60 litros con agua procedente de las pozas de marea hasta su traslado al laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Durante su traslado los peces se colocaron en cubetas de plástico de 20 litros equipadas con bombas aireadoras de baterías.

7.2. Mantenimiento y aclimatación

En el laboratorio, los peces fueron sexados de acuerdo a la morfología de su papila urogenital y separados por sexos y tallas. Posteriormente fueron colocados para su aclimatación durante 30 días en acuarios de 78 L con agua de mar preparada a 34 ± 1 de salinidad y a una temperatura de $30 \pm 1^\circ\text{C}$. Durante la aclimatación se realizaron cada quince días recambios del 75% del agua. El fotoperíodo se fijó en 12:12 horas luz-oscuridad. Durante la aclimatación, los peces fueron alimentados una vez al día a saciedad con pescado fresco.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7.3. Estimación de las tasas fisiológicas

Los experimentos de bioenergética se realizaron únicamente con machos adultos, identificados por la forma triangular de su papila urogenital (Fig. 2). Una vez concluido el periodo de aclimatación, los organismos se mantuvieron en acuarios individuales de 40 L bajo las condiciones señaladas anteriormente. En estos organismos se midieron de manera individual las diferentes tasas fisiológicas que se utilizan para construir la ecuación del balance energético.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7.3.1. Tasa de Ingestión (I)

Para calcular la tasa de ingestión de *B. ramosus*, se mantuvieron 6 organismos en acuarios individuales de 40 L de capacidad. La temperatura se mantuvo en 30 °C y se proporcionó aireación constante. Los machos fueron alimentados diariamente con pescado fresco (filete de mojarra) picado en pequeños trozos de aproximadamente 0.15 gramos cada uno; de tal manera que eran lo suficientemente pequeños para ser ingeridos enteros por los organismos y al mismo tiempo eran fácilmente recuperados cuando estos no eran consumidos por los peces. El alimento se suministró en una proporción cercana al 10% del peso corporal húmedo de cada organismo. El alimento permaneció 24 horas en los acuarios, después de este tiempo el alimento no consumido fue retirado por medio de un sifón y pesado en una balanza analítica (Sartorius BP 210 S). El alimento ingerido por los peces se calculó por la diferencia entre el alimento suministrado y el alimento no consumido, en unidades de peso seco. A los valores de peso húmedo del alimento no consumido se les aplicó un factor de corrección que elimina el cambio en peso por la hidratación de la comida al permanecer en el agua durante 24 horas. Asimismo, los valores de ingestión en peso húmedo se transformaron en peso seco a través de una ecuación lineal ($Y = 0.1858 X + 0.0019$, $r^2 = 0.99$). La tasa de ingestión en peso seco (gr/día) se calculó promediando la ingestión de las tres semanas de cada organismo experimental. Posteriormente se midió el contenido calórico por gramo del alimento (5975 ± 0.31 cal/g) en una microbomba calorimétrica (Parr 1425). Los datos de la tasa de ingestión se transformaron a su valor calórico

correspondiente (cal/día). Adicionalmente se obtuvo una ecuación potencial que describe la tasa de ingestión de los organismos con respecto a su peso húmedo.

Dado que es de gran interés conocer la eficiencia con la cual los organismos están asimilando su alimento, se calculó la eficiencia de asimilación (**EA**). La eficiencia de asimilación se estimó tomando en cuenta la energía ingerida a través del alimento menos las pérdidas fecales y nitrogenadas. Ésta eficiencia se definió de acuerdo a Jobling (1994), ecuación (**1**).

7.3.2. Tasa de excreción en heces (**H**)

Las heces producidas por los 6 machos de *B. ramosus* se colectaron por medio de un sifón, filtrando el agua succionada por éste a través de una red con abertura de malla de 63 micras. Las heces se colectaron diariamente durante 3 semanas y se secaron en una estufa (Blue-M) a una temperatura de 60 °C durante 48 horas. La colecta de heces se realizó después de 24 horas de haber suministrado el alimento. Las heces de estos organismos son pequeños conglomerados blancos de consistencia más o menos dura por lo cual son difíciles de confundir con restos de alimento u otro tipo de material. Una vez retiradas de la estufa, las heces se pesaron en una balanza analítica (Sartorius BP 210) para obtener su peso seco. Se estimó el contenido calórico de las heces (967 ± 24 cal/g) utilizando una microbomba calorimétrica (Parr 1425). El valor de la tasa de excreción de heces para cada organismo se obtuvo promediando las heces colectadas durante las 3 semanas y se expresó como cal/día. Asimismo, se obtuvieron los parámetros de una ecuación potencial para describir las pérdidas energéticas por heces en función del peso húmedo del organismo. El valor de la tasa de excreción de heces se expresó como cal/día.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7.3.3. Tasa de excreción nitrogenada (N) y acción dinámica específica (ADE)

La tasa de excreción nitrogenada se obtuvo de la literatura, considerando los datos de excreción nitrogenada reportados para peces marinos e intermareales (Iwata *et al.*, 2000; Leung *et al.*, 1999; Sayer y Davenport, 1987). Los datos de la tasa de excreción de amonio se transformaron en cal/día por medio de un coeficiente nitrocalórico de 5.97 cal mg N (Jobling, 1994).

La energía utilizada en el procesamiento y asimilación del alimento también se obtuvo de la literatura. Este proceso conocido como acción dinámica específica (**ADE**) es considerado como una fracción constante del 15% de la energía consumida en peces carnívoros (Muir y Niimi, 1972; Beamish, 1974; Schalles y Wissing, 1976).

7.3.4. Tasa metabólica estándar (M_s)

En este trabajo se reporta la M_s como un promedio de la tasa metabólica estimada en un ciclo de 24 horas debido a la poca variabilidad de la respuesta durante el ciclo, donde no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) de los registros durante el periodo de medición. La tasa metabólica estándar se midió a través del consumo de oxígeno (VO_2) de acuerdo al procedimiento descrito por Cech (1990). La estimación se realizó en seis organismos machos en un intervalo de talla de 53 a 74 mm de longitud patrón y peso de 2.86 a 7.9 g. Los organismos permanecieron sin alimento por un periodo de 48 horas previas a la medición de la tasa metabólica estándar, con el fin de evitar interferencia de los procesos digestivos en la respiración. El consumo de oxígeno se midió en 6 cámaras respirométricas circulares de 900 ml de capacidad y con un flujo continuo. Asimismo, se utilizó una cámara control sin organismo para corregir los valores de consumo de oxígeno de las cámaras experimentales. Las cámaras fueron construidas con un fondo plano para facilitar el apoyo de los peces, ya que estos son organismos benthicos (Fig. 6).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Los peces permanecieron en las cámaras respirométricas por 12 horas antes de iniciar el registro de los datos, esto con el fin de disminuir el estrés causado por la manipulación. La tasa fisiológica se estimó cada 3 horas durante un ciclo de 24 horas. Durante las mediciones nocturnas se utilizó luz roja (no visible para estos organismos) para evitar que la iluminación alterara la respuesta.

El consumo de oxígeno (VO_2) se midió utilizando un sensor polarográfico de un sistema de registro YSI 5010 y se estimó a partir de la ecuación:

$$VO_2 = [(O_2)_E - (O_2)_S] F \dots\dots\dots(3)$$

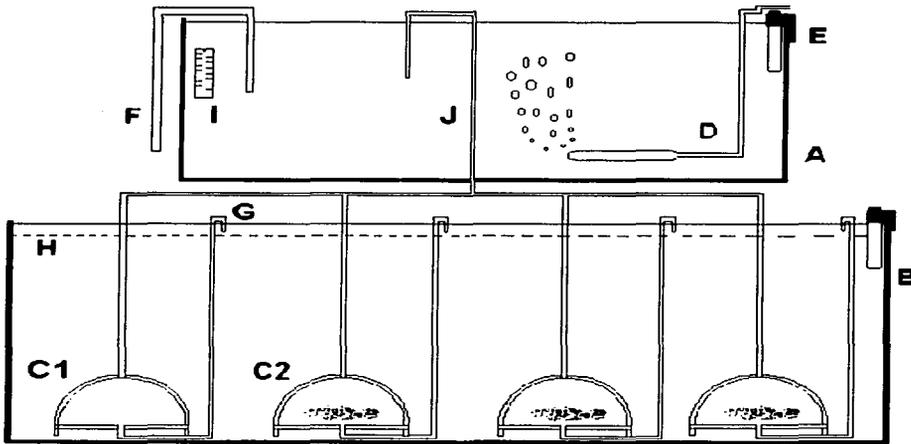
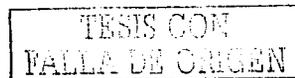


Figura 6.- Sistema de flujo para determinar el consumo de oxígeno en machos de *Bathygobius ramosus*. A. Reservorio; B. Acuario termorregulado; C1. Cámara respirométrica control; C2. Cámaras respirométricas; D. Sistema de aireación; E. Termorregulador; F. Toma de muestras a la entrada de las cámaras; G. Toma de muestras a la salida de las cámaras; H. Nivel del agua; I. Termómetro; J. Sistema de distribución del agua hacia las cámaras respirométricas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Donde $(O_2)_E$ y $(O_2)_S$ representan las concentraciones de oxígeno a la entrada y salida de las cámaras respirométricas, respectivamente y F es el flujo de agua calculado en L/h. Los valores de consumo de oxígeno por los organismos fueron corregidos por los valores obtenidos por la cámara control. Los datos se expresaron inicialmente como mg O_2 /día y posteriormente fueron transformados a cal/día, usando un coeficiente oxicalórico de 3.25 calorías por mg O_2 de acuerdo a Brafield (1985) y Jobling (1994). Finalmente se obtuvo una ecuación que relaciona el metabolismo estándar con el peso húmedo de los peces.



7.3.5. Tasa de crecimiento (C)

Para estimar el crecimiento, se pesaron 5 machos de *B. ramosus* al inicio y final de un lapso de 30 y 45 días. Considerando que la salinidad permaneció constante durante el experimento, el cambio en peso de los machos se debe al cambio de biomasa. El crecimiento (C) se obtuvo de acuerdo a la fórmula propuesta por Jobling (1994):

$$C = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) \dots\dots\dots(4)$$

Donde: W_1 es el peso del organismo al inicio del período, W_2 es el peso al final del período y $t_2 - t_1$ es la duración del período en días.

Paralelamente se sacrificaron 5 machos adultos de *B. ramosus* de diferentes tallas expuestos a las mismas condiciones experimentales. Los organismos utilizados se secaron en una estufa (Blue M) a 60 °C hasta peso seco constante, con la finalidad de obtener una ecuación que relacione el peso seco con el peso húmedo de los machos ($Y = 0.2626 X - 0.0817$; $r^2 = 0.97$). A partir de esta regresión se calculó el peso seco al inicio y final del periodo experimental. Esto permitió obtener la tasa de crecimiento en gramos de peso seco por día. Adicionalmente, se estimó el contenido calórico (por unidad de peso; 4479.8 ± 161 cal/g) de los 5 machos sacrificados. Así, una vez obtenida la tasa de crecimiento en gramos de peso seco por día y el contenido calórico de los machos de *B. ramosus*, se calculó la tasa de crecimiento en unidades de cal/día.

Se obtuvo también una ecuación que relacionara el crecimiento (cal/día) con el peso seco de los peces. Para obtener la tasa de crecimiento de los organismos experimentales primero se transformó su peso húmedo a seco y luego se sustituyó éste en la ecuación que lo relaciona con el crecimiento.

7.3.6. Integración de las tasas fisiológicas en la ecuación general del balance energético.

Tasa metabólica de actividad (M_a)

Los datos correspondientes a las distintas tasas fisiológicas estimadas para los machos de *B. ramosus*, se integraron en la ecuación (2).

Dado que nuestro interés fue conocer la energía potencial de actividad, se despejó de la ecuación del balance energético (ecuación 2) la M_a , la cual quedó de la siguiente manera:

$$M_a = I - (H + N + ADE + C + M_s) \dots\dots\dots(5)$$

Donde: M_a representa el metabolismo de actividad, I representa la tasa de ingestión, H la producción de heces y N las pérdidas energéticas a través de la excreción nitrogenada, ADE es la acción dinámica específica, C el crecimiento y M_s la tasa metabólica estándar. Los valores se expresaron en unidades de calorías por día.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

8. RESULTADOS

Los resultados de cada una de las tasas fisiológicas se expresaron en calorías por día por el peso húmedo del organismo completo, debido a que el interés en este estudio fue estimar la energía que asigna un individuo (macho adulto de *Bathygobius ramosus*) a la actividad y no cuanto asigna por unidad de peso.

8.1. Tasa de ingestión (I)

Al estimar la tasa de ingestión en machos de *B. ramosus*, se determinó que estos ingieren entre el 5.5 y 7.5% de su peso corporal húmedo por día, además se obtuvo una tasa de ingestión en un intervalo de 0.06 y 0.14 g de alimento seco por día. La relación que describe el consumo de alimento en peso seco en función del peso corporal húmedo de los organismos está dada por la ecuación:

$$Y = 0.0065 X^{1.3025} \quad (r^2 = 0.92, n = 6)$$

Donde Y representa la tasa de ingestión en mg/día y X el peso húmedo de los organismos en gramos.

La cantidad de energía que los machos de *B. ramosus* obtuvieron a través de la ingestión varió entre las 397 y 840 cal/día. La relación entre la tasa de ingestión en calorías y el peso húmedo del organismo está dada por la ecuación:

$$Y = 38.887 X^{1.3025} \quad (r^2 = 0.95, n = 6)$$

Donde Y es la tasa de ingestión en cal/día y X representa el peso húmedo del organismo en gramos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

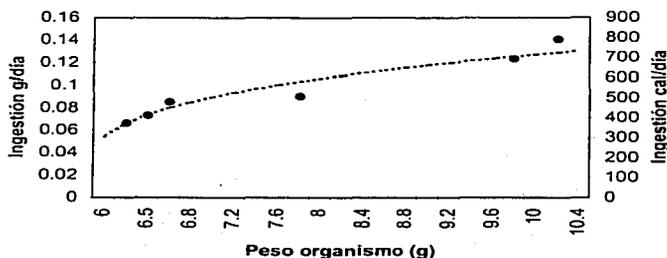


Figura 7.- Relación entre la tasa de ingestión (g/día y cal/día) en función del peso húmedo de los machos de *B. ramosus*.

Por otro lado la eficiencia de asimilación observada para estos organismos, varió entre el 94.7 y el 95.8 %. El valor promedio de la eficiencia de asimilación fue del 95.2 %.

8.2. Tasa de excreción de heces (H)

La tasa de excreción de heces de los organismos varió entre 0.005 y 0.009 g en peso seco por día. La ecuación que describe la relación entre la excreción en heces dada en gramos por día y el peso húmedo del organismo es la siguiente:

$$Y = 0.0008 \times X^{1.0106} \quad (r^2 = 0.86, n = 6)$$

Donde Y es la excreción de heces y X el peso de los organismos.

Las pérdidas energéticas de los machos de *B. ramosus* variaron entre los 4.9 y 7.9 calorías por día dependiendo del peso de los organismos. Estos valores corresponden al 1.1% de la energía ingerida en los machos adultos de menor talla y el 1% en los de mayor talla. La ecuación que describe relación entre las heces y el peso húmedo del organismo es la siguiente:

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

$$Y = 0.763 X^{1.0106} \quad (r^2 = 0.86, n = 6)$$

Donde Y es la pérdida de energía a través de las heces y X representa el peso húmedo del organismo (Fig. 8).

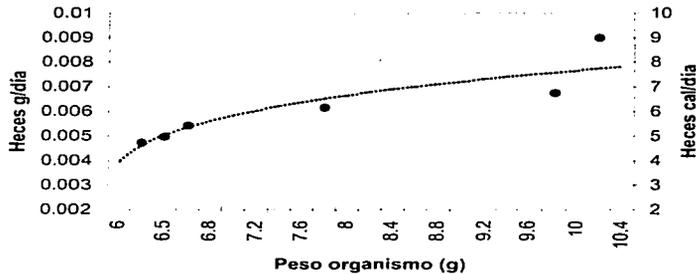


Figura 8.- Relación entre la excreción en heces (g/día y cal/día) y el peso húmedo de los machos de *B. ramosus*.

8.3. Tasa de excreción nitrogenada (N) y acción dinámica específica (ADE)

Considerando que *B. ramosus* es un góbido béntico que vive en ambientes marinos y que pertenece a la misma familia que *Mugilogobius abei*, se consideró que la tasa de excreción de $0.43 \text{ mg N g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ de *M. abei* (Iwata *et al.*, 2000; Tabla 1) era adecuada para utilizarla en el caso de *B. ramosus*. La tasa de excreción de $0.43 \text{ mg N g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ fue multiplicada por un coeficiente nitrocalórico de 5.97 calorías por miligramo de nitrógeno excretado (Jobling, 1994), obteniéndose una tasa de excreción de $2.57 \text{ cal d}^{-1} \text{ g}^{-1}$. De esta manera se obtuvo para *B. ramosus* una variación en la excreción nitrogenada de 16.2 a 26.0 calorías por día en el intervalo de peso considerado. La tasa de excreción nitrogenada se mantuvo casi constante para todas las tallas, esta tasa varió del 3.8% al 3.3% de la energía ingerida de los más pequeños a los más grandes.

La **ADE** se consideró como el 15% de la energía ingerida por cada organismo. Los valores de la **ADE** se presentan en la figura 10.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 1.- Algunas tasas de excreción nitrogenada para peces marinos e intermareales

Especie	Tasa de excreción (mg N g ⁻¹ d ⁻¹)	Tasa de excreción (cal g ⁻¹ d ⁻¹)	Fuente
<i>Mugilogobius abei</i> (marino)	0.43	2.57	Iwata <i>et al.</i> (2000)
<i>Lutjanus</i> <i>argentimaculatus</i> (Intermareal)	0.55	3.28	Leung <i>et al.</i> (1999)
<i>Taurulus bubalis</i> (Intermareal)	0.20	1.19	Sayer y Davenport (1987)
<i>Limanda limanda</i> (Béntico)	0.17	1.01	Sayer y Davenport (1987)

8.4 Tasa metabólica estándar (M_s)

La tasa metabólica estándar para machos de *B. ramosus* de diferente talla y peso se obtuvo a través del consumo de oxígeno. El intervalo de los valores de consumo de oxígeno de los machos de *B. ramosus* fue de 46.32 a 65.76 mg de O₂ por día. La relación entre el consumo de oxígeno y el peso húmedo de los organismos está descrita por la ecuación:

$$Y = 32.264 X^{0.3459} \quad (r^2 = 0.96, n = 6)$$

TESTS CON
FALLA DE ORIGEN

Donde Y es el consumo de oxígeno expresado en mg/día y X es el peso húmedo de los organismos expresado en gramos.

Al transformar los datos de consumo de oxígeno a sus valores energéticos correspondientes, se obtuvo un consumo de energía de 198.1 cal/día (46.3% de la energía ingerida) en los machos más pequeños a 233.3 cal/día (29.4% de la energía

ingerida) en los más grandes. La relación entre el consumo de energía durante el metabolismo estándar y el peso de los organismos se expresa por la ecuación:

$$Y = 104.79 X^{0.3459} (r^2 = 0.96, n = 6)$$

Donde Y es el metabolismo expresado en calorías por día y X representa el peso húmedo de los peces en gramos.

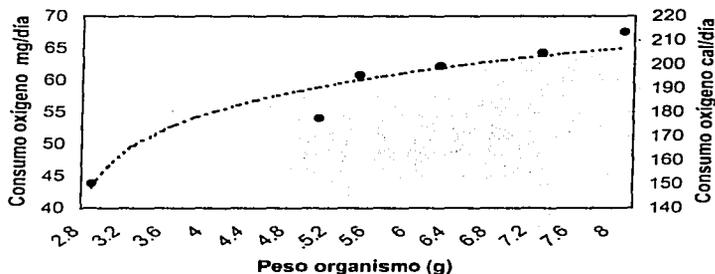


Figura 9.- Relación entre la tasa respiratoria (mg O₂/día y cal/día) y el peso corporal húmedo de los machos de *B. ramosus*.

8.5. Tasa de crecimiento (C)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El crecimiento observado para los machos adultos de *B. ramosus* varió de los más pequeños a los más grandes entre las 19.0 y 44.8 cal/día. Estos valores corresponden al 4.4% y 5.7% respectivamente de la energía ingerida. La ecuación que describe la tasa de crecimiento y el peso seco de los organismos está dada por:

$$Y = 25.781 X - 21.414 (r^2 = 0.70)$$

Donde, Y es la tasa de crecimiento en calorías por día y X es el peso seco de los organismos.

8.6. Integración de las tasas fisiológicas en la ecuación general del balance energético.

Tasa metabólica de actividad (M_a).

Las diferentes tasas fisiológicas obtenidas para los machos de *B. ramosus* (ingestión, excreción, heces y tasa metabólica estándar) se integraron en la ecuación energética para obtener la energía que potencialmente puede ser utilizada en la actividad de los organismos.

La asignación energética a los diferentes componentes de la ecuación energética se presenta en valores porcentuales en la figura 10. Se consideró como el 100% de la energía aquella obtenida por la ingestión del alimento. El mayor porcentaje de energía se destinó al mantenimiento (tasa metabólica estándar) en organismos pequeños. Sin embargo, el porcentaje asignado a esta función disminuyó con la talla siendo el 46.2% para los organismos más pequeños y el 29.4% para los más grandes. Las pérdidas energéticas a través de las heces y la excreción nitrogenada fueron relativamente bajas. Cuando la energía contenida en las heces se expresó como un porcentaje de la energía ingerida, se observó que peces de distinto tamaño excretan aproximadamente la misma proporción de la energía ingerida en la forma de heces. El porcentaje de excreción en heces fue aproximadamente del 1% para todas las tallas, mientras que para la excreción nitrogenada fue del 3.5%. La energía de actividad varió en los machos de menor a mayor talla entre las 125.7 y 361.6 calorías por día. Estos valores representan el 29.3 y 45.6% de la energía ingerida, respectivamente (Figura 10).

Finalmente la energía de actividad se relacionó de manera potencial con el peso de los organismos:

$$Y = 5.4173 X^{0.9249} \quad (r^2 = 0.99)$$

Donde Y es la energía potencial de actividad en calorías por día y X es el peso de los organismos.

TESIS CON
FOLIA DE ORIGEN

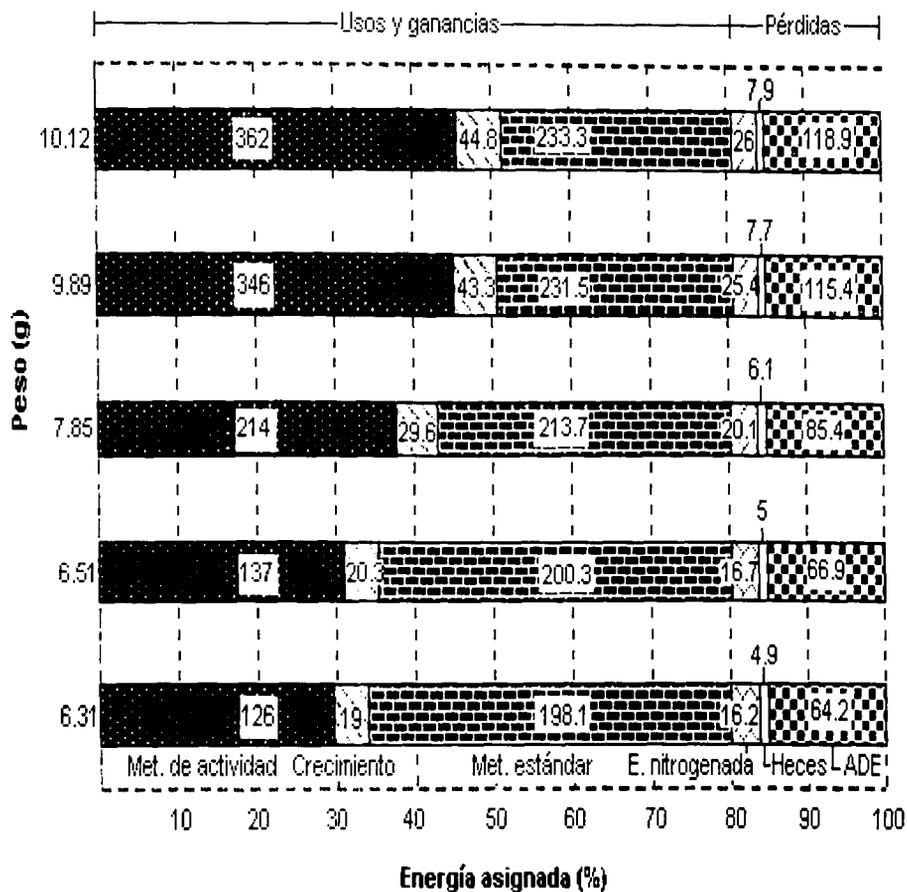

 TESIS CON
 FOLIA DE ORIGEN

Figura 10.- Porcentajes de energía utilizados por *B. ramosus* para sus diferentes tasas fisiológicas. Se indican dentro de cada barra las cal/día asignadas a cada tasa fisiológica para cada organismo.

9. DISCUSIÓN

La tasa de ingestión representó dentro del balance energético la única entrada de energía al organismo; por lo que el resto de los componentes bioenergéticos dependen de ella. Así, la ingestión representa el total de la energía que el organismo va a repartir entre sus diferentes vías metabólicas. La tasa de ingestión de los machos de *B. ramosus* se incrementó de manera potencial con el peso de los organismos, lo que nos indica que los peces consumen más alimento conforme aumentan su tamaño. Sin embargo, aunque la ingestión aumente con el tamaño del organismo, ésta no se eleva de manera proporcional. Esto con base en el hecho de que los requerimientos energéticos se incrementan con la talla de los organismos de manera potencial. Este mismo comportamiento se reporta para la mayoría de las especies de peces así como para otros organismos.

La eficiencia de asimilación del alimento de *B. ramosus* es similar a las eficiencias estimadas para otros peces carnívoros, ya que se obtuvo una eficiencia cercana al 95%. Los peces carnívoros, de acuerdo con Jobling (1994), se caracterizan por tener las mayores eficiencias de asimilación (entre el 70 y 95%) y los que se alimentan exclusivamente de peces (piscívoros) tienen eficiencias de hasta el 97%. Así, los resultados indican que *B. ramosus* está asimilando muy eficientemente su alimento. Para peces góbidos se reporta una eficiencia de asimilación que varía entre un 40 y 80%, sin embargo, estos datos se reportan para góbidos que consumen macroalgas. Los peces herbívoros tienen una asimilación menos eficiente que los peces carnívoros, lo que explica la notable diferencia entre la eficiencia de asimilación de *B. ramosus* y la reportada para otros góbidos por Jobling (1994). Es decir la alta eficiencia de *B. ramosus* se puede explicar con base a que este es un organismo carnívoro y durante los experimentos se alimentó exclusivamente de pescado fresco.

El ritmo de actividad (ya sea diurno, nocturno o crepuscular) es una característica de las familias de peces (Davis y Birdsong, 1973). De acuerdo a Helfman (1993) los góbidos son predominantemente diurnos. En algunas especies de la familia gobiidae se han observado variaciones en el metabolismo en un ciclo diurno. Thetmeyer (1997) reportó pequeñas variaciones en la tasa respiratoria a lo largo de un ciclo de 24 horas en el góbido *Pomatoschistus minutus*, estimando una tasa respiratoria de $0.19 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en el día y $0.24 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en la noche. No obstante, en este estudio el consumo de oxígeno (energía de mantenimiento) de los machos de *B. ramosus* no se modificó en el ciclo de 24 horas. Lo cual sugiere que esta especie no presenta diferencias en su metabolismo entre el día y la noche. Sin embargo, Alcaraz *et al.* (2002) reportan una disminución en el consumo de oxígeno para *B. ramosus* durante la marea alta y un incremento en la respuesta durante la marea baja. Ese estudio se realizó bajo condiciones variables de las pozas de marea. Es probable que la constancia de la tasa respiratoria a lo largo del ciclo de 24 horas en este estudio, pueda deberse al proceso de aclimatación de los organismos experimentales. Es decir, en este estudio las condiciones de temperatura y salinidad del agua permanecieron constantes durante la aclimatación y periodo experimental. Esto pudo resultar en la pérdida del ritmo endógeno de esta especie. Por otro lado, los valores del consumo de oxígeno obtenidos en este estudio ($0.67 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en los más grandes) son diferentes a los reportados para esta misma especie por Alcaraz *et al.* (2002) donde se reportan valores de 0.30 a $0.58 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ dependiendo de la temperatura y concentración de oxígeno. Las diferencias pueden atribuirse a las distintas condiciones ambientales y metodológicas que caracterizan a este estudio y al realizado por Alcaraz y colaboradores.

Por otro lado la distribución de la energía a diferentes procesos funcionales se expresa de manera jerárquica. Es decir, la energía se asigna primariamente a las funciones relacionadas con el mantenimiento de las funciones vitales y sólo hasta que estos requerimientos hayan sido cubiertos, se asigna energía a otras funciones. Así, una vez asignada la energía de mantenimiento, la energía disponible es canalizada a otras funciones como el crecimiento somático, el crecimiento reproductivo y la actividad (Wootton, 1990). La energía asignada al mantenimiento tendió a aumentar con la talla

de los peces. Así, los organismos de menor talla asignaron 198 cal/día a esta función, mientras que los de mayor talla asignaron 233 cal/día al mantenimiento. Sin embargo, en términos proporcionales, la asignación energética al mantenimiento tendió a disminuir. De esta manera, los organismos pequeños asignaron al mantenimiento el 46% de la energía ingerida, mientras que los más grandes asignaron el 29% de la energía (Fig. 10). Esto se debe a que los organismos más pequeños tienen una relación superficie-volumen mayor que los organismos más grandes. Esto provoca que las reacciones químicas y los intercambios celulares ocurran a una mayor velocidad, por lo tanto, su metabolismo es mayor (Schmit-Nielsen, 1998).

Algunos modelos teóricos y ecológicos, así como datos experimentales muestran que los peces inmaduros invierten grandes proporciones de energía en el crecimiento (Arendt y Wilson, 1997); sin embargo, el crecimiento de los peces disminuye con la edad y la energía asignada a la reproducción va aumentando (Roff, 1992, Stearns, 1992). La proporción de energía asignada al crecimiento fue similar entre las diferentes tallas de los machos. Es decir, los machos asignan al incremento en biomasa entre el 4.4% y el 5.7% de la energía ingerida en el intervalo de pesos considerados. El porcentaje de energía destinado al crecimiento fue bajo respecto al 18% que Ware (1982) reporta para peces carnívoros. Esto puede deberse a que los organismos utilizados en este estudio fueron adultos, en los cuales la tasa de crecimiento somático tiende a disminuir con respecto a organismos juveniles. Sin embargo, a pesar de que la energía destinada al crecimiento fue baja, este no dejó de ser un factor importante en los machos, ya que la tasa de crecimiento fue ligeramente mayor en los organismos más grandes. Este ligero aumento en la asignación energética al crecimiento en los organismos de mayor talla puede estar relacionado con la maduración de las gónadas de los machos de *B. ramosus*.

Se asume que la energía es un recurso limitado en la naturaleza, debido a esto la distribución de la energía a los diferentes procesos es muy importante para los organismos. Dado que la energía ingerida es un recurso finito, un incremento en la asignación energética hacia un componente debe asociarse con un decremento en otro

(Sibly y Calow, 1987; Arendt y Wilson, 1997). En este estudio se observó una distribución energética diferencial entre machos de diferente talla. La asignación energética al metabolismo de mantenimiento disminuyó con la talla mientras que la energía asociada a la actividad aumentó con la talla de los organismos.

En este estudio, se pudo apreciar el aumento en la energía asignada a la actividad en los machos más grandes, la cual puede estar directamente relacionada con conductas reproductivas. Es decir, dado que el alimento era proporcionado a los organismos experimentales además de que estos se encontraban en acuarios individuales, los gastos energéticos por búsqueda de alimento y defensa territorial se vieron disminuidos. Por lo tanto, la energía de actividad calculada (M_a) se puede considerar como disponible para ejecutar actividades de reproducción incluyendo los cuidados parentales.

En particular, el cuidado parental se reconoce como una actividad que genera costos altos en los organismos por ejemplo, en *Sygnathus typhle*, durante el cuidado parental hacia sus crías, el riesgo a ser depredado aumenta 11 veces (Svensson, 1988). En *Cottus gobio* se ha observado que se incrementa al menos 10 veces la tasa de mortalidad de los machos durante la estación de reproducción debido a un declive en su condición física (Marconato y Bisazza, 1988). En el caso de los machos de *Gasterosteus aculeatus*, la tasa de mortalidad aumenta entre un 35 y 40% durante la estación de desove como resultado del cuidado parental que realizan (Dufrense *et al.*, 1990). Asimismo, se ha observado que los organismos de mayor talla en muchas especies son los que tienen mayores probabilidades de reproducirse y cuidar de un nido debido a la preferencia de las hembras por machos grandes (Fuller, 1999). En *B. ramosus* se ha observado un comportamiento similar, ya que los machos más grandes son los primeros que aseguran un refugio y como consecuencia de esto sus probabilidades de atraer una hembra y reproducirse aumentan. En este sentido la estrategia de *B. ramosus* debe basarse en destinar más energía que pueda usarse en conductas reproductivas en machos de mayor talla que en los de menor talla. Esto concuerda con los resultados obtenidos en este estudio donde los organismos adultos

de mayor talla invierten mayor cantidad de energía a la actividad que los adultos más pequeños. Obviamente, el aumento de la asignación energética a la actividad debe redundar en la disminución de energía asignada a otros componentes.

La proporción de energía destinada a la actividad se incrementa del 29 % en los organismos de menor talla al 46 % en los más grandes. Este incremento energético destinado a la actividad se asoció a un cambio correspondiente con la disminución en los costos asignados a los procesos de mantenimiento. Así, es probable que el incremento en la asignación de energía a la actividad dependa de la disminución del costo de mantenimiento asociado a la mayor talla de los organismos, más que al crecimiento. Es decir, el incremento de talla de los machos adultos se ve acompañado de una disminución considerable de los requerimientos energéticos asociados al mantenimiento, así la energía no utilizada en estas funciones puede ser asignada a la conducción de actividades o conductas.

Finalmente se puede concluir que los resultados obtenidos apoyan la hipótesis general del trabajo, donde se plantea una asignación diferencial de los recursos energéticos en machos de *B. ramosus* de diferente talla; esto fundamentado en la importancia relativa de la talla y la actividad en el éxito reproductivo de los organismos. Asimismo, los resultados apoyan el planteamiento de la hipótesis que predice un incremento en la energía destinada a la actividad en los machos de mayor talla, donde la ventaja adaptativa puede interpretarse en términos de la energía que puede ser destinada a la conducta reproductiva. Sin embargo, los resultados no apoyan el planteamiento de una disminución considerable de la tasa de crecimiento correspondiente al incremento en la energía de actividad.

10. CONCLUSIONES

La tasa de ingestión de *Bathygobius ramosus* se incrementó con la talla de los organismos, sin embargo la eficiencia de asimilación cercana al 95% no varió con la talla.

La proporción de energía eliminada en las heces fue similar para todas las tallas por lo tanto, esta puede considerarse como un valor fijo de la tasa de ingestión.

Los machos adultos de diferentes tallas de *Bathygobius ramosus* presentan una asignación energética diferencial para sus procesos fisiológicos.

La disminución en los costos de mantenimiento de los machos más grandes de *B. ramosus* corresponde al incremento de la energía asignada a la actividad en estas tallas.

El aumento en la asignación de energía a la actividad en los adultos más grandes puede estar directamente relacionado con las conductas de cuidado parental.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPITULO II

TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA

11. INTRODUCCIÓN.

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes que afectan a los organismos acuáticos, ya que determina su metabolismo en general y sus respuestas conductuales (Brey, 1995). Los efectos de este factor ambiental influyen directamente en el tamaño y distribución de las poblaciones, así como en la estructura de las comunidades y los ecosistemas (Glynn, 1988; Arntz y Fahrbach, 1996; Mora y Ospina, 2001).

Los animales han sido divididos en dos grupos de acuerdo a su temperatura corporal respecto a la temperatura ambiental. Por un lado, los poiquilotermos o ectotermos son animales cuya temperatura del cuerpo es lábil y depende de fuentes externas al cuerpo, como la radiación solar o la conducción térmica del medio en que se desenvuelven. Por otro lado los homotermos o endotermos son animales cuya temperatura corporal es relativamente constante y está determinada por el calor derivado del metabolismo celular (Cossins y Bowler, 1987).

Existen dos mecanismos principales por medio de los cuales la temperatura interna o corporal de los animales ectotermos acuáticos es controlada, ya sea por comportamiento o mediante funciones metabólicas. Conductualmente algunos organismos controlan la temperatura desplazándose en un gradiente de temperatura hasta encontrar una preferida o adoptando una actividad evasiva hacia temperaturas adversas. Cuando organismos ectotermos experimentan grandes cambios estacionales en la temperatura hacen uso de mecanismos fisiológicos para el control de ese factor. Este mecanismo es interpretado como un cambio celular a nivel bioquímico y fisiológico durante un proceso llamado aclimatización (Cossins y Bowler, 1987).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En su mayoría los peces son organismos ectotermos y su eficiencia de aislamiento térmico es baja, debido a lo cual la temperatura interna varía con relación a los cambios térmicos del medio que los rodea. Estos organismos dependen de fuentes de calor externas para mantener su temperatura corporal. Lo anterior relacionado a la alta temperatura específica del agua y a la efectividad del intercambio de calor por conducción y convección en el medio acuático, resulta en que la temperatura corporal de los peces se mantenga cercana a la temperatura del medio (Schmidt-Nielsen, 1998).

En el ambiente intermareal la temperatura tiene un papel muy variado e importante en el control de la distribución horizontal y vertical de los peces, así como en su supervivencia, ya que estos organismos son incapaces de regular activamente su temperatura corporal. Sin embargo, existen mecanismos por medio de los cuales la temperatura de los organismos intermareales puede ser controlada. En primer lugar pueden hacer uso de conductas termorreguladoras, aglomerándose en sitios con temperaturas preferidas lo cual a su vez previene la insolación. En segundo lugar, estos peces pueden utilizar la pérdida de agua por evaporación para la disminución de la temperatura corporal (Bridges, 1993). En peces, este comportamiento consiste en una secuencia coordinada de acciones sensoriales y locomotoras.

Debido al papel que juega la temperatura en el desempeño de los peces y en la dinámica de los sistemas acuáticos, muchos investigadores se han enfocado a estudiar las respuestas térmicas de los organismos. En particular, en ambientes donde las variaciones de la temperatura son amplias este factor puede comprometer la sobrevivencia de los organismos al llevarlos más allá de su límite de tolerancia. Así, el conocimiento de los límites de tolerancia y resistencia a la temperatura juega un papel importante en la explicación de aspectos relacionados a su presencia en los sistemas.

De manera general, los métodos usados para investigar los límites térmicos en los peces pueden dividirse en dos categorías principales, el estático y el dinámico o **TCM**. En el primer grupo, los peces son transferidos abruptamente de una temperatura de aclimatación a otra menor o mayor hasta que un valor crítico es encontrado. En este

caso, los peces están sujetos no sólo al estrés térmico, sino también al estrés por el manejo, con la consiguiente desventaja de que no tienen tiempo suficiente para recuperarse del estrés inducido por la manipulación. En la segunda categoría, el valor crítico es determinado modificando de manera gradual la temperatura a una tasa constante desde el valor de aclimatación hasta que el organismo manifiesta las respuestas de estrés específicos, como es la pérdida del equilibrio, o bien hasta que ocurre la muerte (Elliot y Elliot, 1995).

Este método presenta ciertas ventajas con respecto al método estático, entre éstas se encuentra en primer lugar el ser un método práctico y económico, en términos del tamaño de la muestra, equipo y tiempo requeridos para obtener suficientes resultados para el adecuado tratamiento estadístico y validación. Además al considerar este método un periodo de aclimatación al sistema, permite que disminuya el estrés causado por el manejo. Por otra parte, los organismos acuáticos raramente están expuestos a cambios abruptos en la temperatura (como supone el método estático) debido a la inercia relativa termal del agua (Becker y Genoway, 1979); por lo que el método dinámico es más útil para organismos acuáticos y más aún en el caso de estudios de la tolerancia térmica de organismos que frecuentemente se ven expuestos a variaciones graduales en la temperatura, como es el caso de los organismos intermareales, estuarinos y aquellos que habitan cuerpos de agua someros tropicales.

El sistema nervioso central de los peces es particularmente vulnerable a las temperaturas extremas. Por lo tanto una perturbación directa de la función neuronal resulta en una pérdida general de la integración nerviosa y del control autónomo, así como de la actividad neuromuscular (Cossins y Bowler, 1987). Con base en esto, el procedimiento experimental y la definición de la temperatura crítica máxima (TCM), propuesta por Cox (1974) considera que la temperatura crítica máxima "es la media aritmética de los puntos termales colectivos a los cuales la actividad locomotora se vuelve desorganizada, perdiendo el animal su habilidad para escapar de las condiciones que lo conducirán prontamente hacia su muerte, cuando este es calentado a partir de una temperatura previa de aclimatación a una tasa constante lo

suficientemente rápida para permitir a la temperatura interna del cuerpo seguir a la temperatura ambiental sin un retraso de tiempo significativo". Por lo que en este sentido, la tasa elegida de cambio de la temperatura es un factor crítico en las pruebas de la **TCM**, ya que la respuesta es dependiente de la tasa de calentamiento. Las tasas de calentamiento usadas oscilan en un intervalo de 0.1 a 1°C min⁻¹ (Becker y Genoway, 1979).

Existe controversia en cuanto al punto que debe de ser considerado como crítico en la prueba de la **TCM**. Algunos autores utilizan el inicio de los espasmos como el punto final, mientras que otros consideran a la pérdida del equilibrio, inicial o completa, algunos otros incluso consideran a la temperatura de muerte como el punto final. Sin embargo, la definición de la **TCM** más aceptada especifica únicamente una respuesta de desorganización física, por lo que se discute que la muerte no es un criterio válido. De acuerdo con Becker y Genoway (1979), la pérdida del equilibrio es un punto final aceptable para determinar la **TCM** en peces, ya que señalan que es adecuado para organismos semi-flotantes inmersos en agua, que poseen aletas para permanecer en una posición vertical dorso-ventral. Esto porque la pérdida del equilibrio indica que el organismo ya no es capaz de retornar a la posición vertical debido a la pérdida de la coordinación, lo que lo conducirá a la muerte. Se señala que si una vez que se ha alcanzado la temperatura del agua en que se presenta la pérdida del equilibrio inicial, los organismos son regresados a la temperatura de aclimatación inicial, estos deben recuperarse (Díaz y Bückle, 1999).

La pérdida del equilibrio es seguida por la muerte de los organismos si se continúa incrementando la temperatura. La muerte en peces es usualmente definida con el cese del movimiento opercular, lo cual es una respuesta neural que usualmente precede al cese de la actividad cardíaca, por lo que no representa la muerte somática del organismo. Sin embargo, el cese de la actividad opercular se considera letal ya que es seguido rápidamente por la muerte del pez. El término temperatura letal (**TM**), que representa la muerte del organismo es considerado por Becker y Genoway (1979), como un criterio útil de resistencia térmica de los organismos y que debe de ser incluido

en los estudios de la **TCM**, ya que la relación entre ambos criterios puede ser un indicador válido de las diferencias en la resistencia térmica entre las especies.

El conocimiento de la temperatura crítica máxima de una especie es importante por varias razones, en primer lugar se sabe que la temperatura limita la distribución de los organismos acuáticos y determina sus niveles de actividad, lo que puede reflejarse de manera práctica en la selección de sitios de cultivo adecuados para ciertas especies. Además, esta información resulta útil para biólogos ambientalistas, interesados en conocer el papel que desempeña la temperatura en los ecosistemas acuáticos, más aún, si se trata de ambientes térmicos sumamente dinámicos, como lo pueden ser las pozas de marea y estuarios (Wootton, 1990). La información concerniente a los límites térmicos de las especies es también de gran interés para aquellas personas encargadas de formular las regulaciones para las industrias que utilizan al agua como refrigerante y que realizan descargas de agua a temperaturas elevadas en los ecosistemas acuáticos (Rajaguru, 2002).

Finalmente, el conocimiento de los límites termales máximos de las especies de peces que habitan en el Océano Pacífico Oriental tiene un significado especial, debido a la influencia de fenómenos como El Niño y el calentamiento global que incrementan la temperatura del mar. Este calentamiento se ha asociado con cambios negativos en la abundancia y el ámbito de distribución de algunas poblaciones de peces marinos (Mora y Ospina 2001).

Considerando las temperaturas extremas que pueden alcanzarse en las pozas de marea de la zona intermareal es interesante conocer los límites de tolerancia y resistencia térmica de *B. ramosus*, quien es un habitante permanente de este ambiente.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

12. OBJETIVOS

Conocer los límites superiores de la tolerancia y resistencia térmica de hembras y machos de *Bathygobius ramosus* a partir de una temperatura de aclimatación de 30 °C.

- a) Describir las diferentes respuestas de *B. ramosus* al estrés térmico
- b) Estimar la temperatura crítica máxima en ambos sexos de *B. ramosus*.
- c) Determinar la temperatura de muerte para la especie.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

13. MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares de *Bathygobius ramosus* utilizados en la estimación de la tolerancia térmica fueron capturados y aclimatados usando el mismo procedimiento descrito en el capítulo I de este estudio.

13.1 Medición de la TCM

La temperatura crítica máxima (**TCM**) se estimó con un total de 10 machos y 10 hembras en un intervalo de tallas de 48 a 75 mm de longitud patrón y de 49 a 64 mm de longitud patrón respectivamente. El dispositivo para medir la **TCM** consistió de un acuario de 40 L y un termostato (Lauda ± 0.1 °C), que se colocó dentro del acuario junto con 4 matraces Erlen Meyer de 1000 ml (cámaras experimentales). El dispositivo de incremento de temperatura se calibró programando la cabeza del termostato. Se corrieron siete pruebas sin organismos con el fin de asegurar una repetitividad en la tasa de incremento de temperatura en las cámaras experimentales. Con base en estos resultados se estableció el protocolo experimental. Una vez calibrado el dispositivo se colocaron los organismos en las cámaras con agua de las mismas características a la utilizada durante el periodo de aclimatación. En el baño termostático se utilizó agua dulce. Los peces fueron sexados de acuerdo a la morfología de su papila urogenital y se colocaron dentro de los matraces media hora antes de iniciar los experimentos proporcionándoles una adecuada aireación para permitir una buena concentración de oxígeno y una mezcla continua del agua para evitar una estratificación térmica (Fig. 11). Las cámaras fueron cubiertas con malla de plástico para evitar que los peces salieran de las cámaras durante el experimento, debido a saltos bruscos y repentinos que les causaba el incremento de la temperatura.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La temperatura se incrementó a una tasa de 1 °C min^{-1} . Esta tasa de incremento de temperatura se seleccionó de acuerdo a Paladino *et al.* (1980), ya que permite a la

temperatura corporal del pez seguir a la temperatura de prueba sin un retraso de tiempo significativo. Durante el incremento de temperatura se registraron las respuestas de estrés térmico señaladas en la literatura como: pérdida del equilibrio inicial (**TCM**), pérdida del equilibrio completa (**TPEC**) y la muerte (**TM**) (Becker y Genoway, 1979).

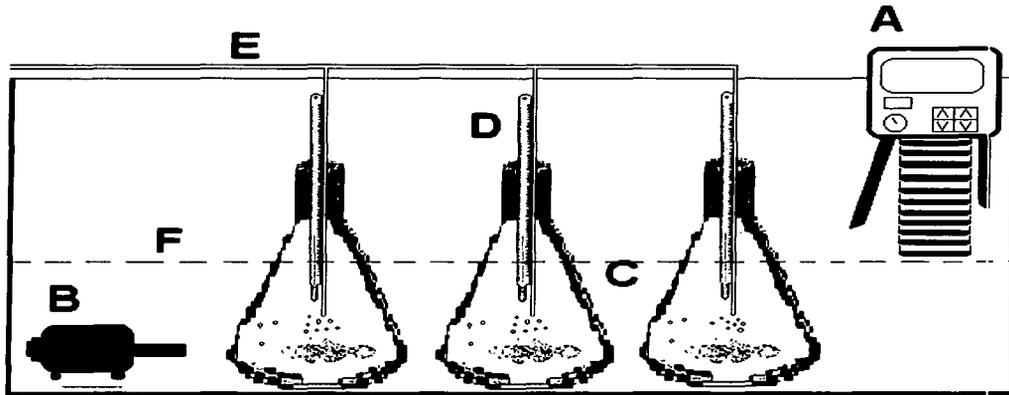


Figura 11.- Dispositivo para estimar la Temperatura Crítica Máxima de *B. ramosus*. A) Termorregulador digital, B) Cabeza de poder (circulación del agua), C) Cámara experimental, D) Termómetro, E) Sistema de aireación, F) Nivel del agua.

Adicionalmente se registraron respuestas de estrés particulares a estos organismos como son: boca abierta, pliegue y despliegue de aletas. La **TCM** se identificó a través de la pérdida del equilibrio inicial, es decir, la temperatura a la cual los organismos comienzan a perder el equilibrio hacia cualquiera de sus lados retornando a un estado más o menos estable en unos pocos segundos. La **TPEC** se identificó cuando los organismos adoptaron una posición inversa de nado (nado de cabeza) y la **TM** cuando el batido opercular se detenía.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Una vez obtenido el valor de la temperatura correspondiente a las diferentes respuestas de estrés térmico se aplicó una prueba t de Student ($\alpha = 0.05$) para determinar las posibles diferencias entre machos y hembras de *Bathygobius ramosus*. Asimismo, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar diferencias entre las distintas respuestas de estrés térmico (**TCM, TPEC Y TM**) de la especie.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

14. RESULTADOS

14.1. Respuestas de *Bathygobius ramosus* al estrés térmico.

El comportamiento de *B. ramosus* al incremento de temperatura fue similar al comportamiento descrito para otros peces. Al comienzo de la prueba, entre los 30 y los 34 °C, los organismos permanecen en el fondo de la cámara, en un estado de tranquilidad con movimientos ligeros y repentinos ya sea de nado o simple cambio de posición. En particular *B. ramosus* se encontró generalmente con las aletas plegadas aunque hubo erección de las mismas de manera repentina. Conforme aumenta la temperatura, se incrementa la actividad del organismo. El incremento de actividad se manifiesta con movimientos de nado alrededor de la cámara, cada vez más rápidos y bruscos.

La respuesta de escape se manifestó entre los 36°C y 40°C, con sacudidas de la cabeza, nado de picada o saltos en la parte superior de la cámara. En general, los movimientos de escape se presentaron al mismo tiempo que los espasmos cefálicos y corporales aunque no siempre se observaron estos últimos. En la parte final de la prueba, los organismos experimentan alteraciones que se ven reflejadas en la disminución de sus movimientos y del batido opercular. Estas respuestas son seguidas por una pérdida del equilibrio inicial (**TCM** 39.5 °C , 39.7 °C) ya que los peces comienzan a tener un nado errático y ladeado, recuperando nuevamente su posición vertical.

Al seguir incrementándose la temperatura, los organismos sufrieron espasmos severos para luego perder por completo el equilibrio (41.6 °C y). En este punto el cuerpo permaneció rígido y todas las aletas erectas. Una vez que el organismo pierde por completo el equilibrio sus movimientos de nado y batidos operculares disminuyen hasta que el organismo muere aproximadamente a los 42.8 °C (Tabla 2).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 2.- Descripción de las respuestas al estrés térmico de *Bathygobius ramosus*.

	Temperatura	Respuesta	Descripción
ZONA DE TOLERANCIA	30-34°C	Normal o estable	<ul style="list-style-type: none"> - Pez en el fondo de la cámara experimental. - Movimientos ligeros de nado y cambios de posición. - Repentinos movimientos de despliegue y pliegue de aletas.
ZONA DE RESISTENCIA	34-39.7°C	Incremento de actividad	<ul style="list-style-type: none"> - Despliegue constante de las aletas. - Boca abierta. - Movimientos de escape - Espasmos cefálicos y corporales (el intervalo de temperatura en que se registraron espasmos fue de 34 a 42°C)
	39.7°C	Pérdida del equilibrio inicial	<ul style="list-style-type: none"> - Nado ladeado con aletas desplegadas y un posterior restablecimiento de la posición vertical de nado.
ZONA LETAL	41.6°C	Pérdida del equilibrio completa	<ul style="list-style-type: none"> - Posición invertida del organismo con el cuerpo rígido y las aletas completamente desplegadas. - El batido opercular es apenas evidente.
	42.8°C	Temperatura de muerte	<ul style="list-style-type: none"> - Cese de movimientos operculares.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

14.2 Valores de las respuestas al estrés térmico.

Los valores de la temperatura crítica máxima (**TCM**), la temperatura de pérdida del equilibrio completa (**TPEC**) y la temperatura de muerte (**TM**) para los machos y hembras de *B. ramosus* se presentan en la tabla 3.

Tabla 3. - Media y desviación estándar (**DE**) de la Temperatura Crítica Máxima (**TCM**), Temperatura de Pérdida del Equilibrio Completa (**TPEC**) y Temperatura de Muerte (**TM**) de 10 machos y 10 hembras de *B. ramosus*

	TCM		TPEC		TM	
	Media	DE	Media	DE	Media	DE
Machos	39.56	0.30	41.69	0.46	42.80	0.26
Hembras	39.75	0.71	41.65	0.63	42.75	0.35

De acuerdo a los resultados obtenidos no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre machos y hembras en las respuestas de estrés térmico (**TCM**, **TPEC** y **TM**). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en los valores de las distintas respuestas térmicas. Es decir, la **TCM** difirió significativamente de la **TPEC** y **TM**, asimismo la **TPEC** fue diferente significativamente de la **TM**.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

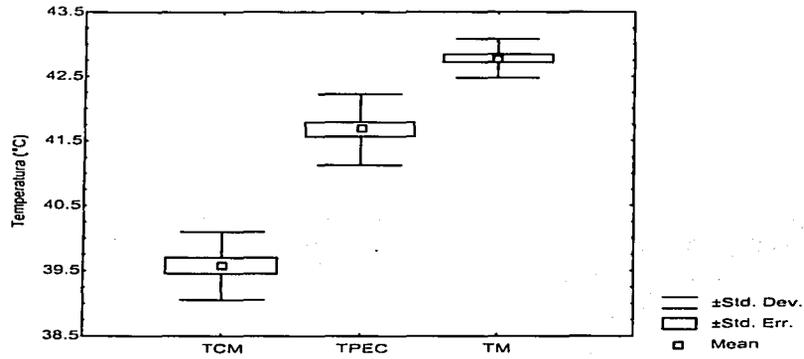


Figura 12.- Relación entre la temperatura y las distintas respuestas de estrés térmico (TCM, TPEC y TM) en 20 organismos de *B. ramosus*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

15. DISCUSIÓN

Existen hábitats como la zona intermareal en donde las condiciones ambientales pueden llevar a los organismos a ser expuestos a incrementos graduales de temperatura que pueden comprometer su sobrevivencia. Debido a lo anterior se fundamenta el uso de la prueba de la Temperatura Crítica Máxima (**TCM**). La **TCM** es una medida de la tolerancia térmica de las especies y es un método ecológicamente valioso (Alcaraz, 2000; Díaz y Bückle, 1999). Es decir, la **TCM** ayuda a predecir la zona de tolerancia térmica, así como a establecer los límites de la zona de resistencia y de la zona letal de los organismos. Estos límites determinan parcialmente la presencia de los organismos en un sistema. La zona de tolerancia térmica indica el intervalo de temperatura que un organismo tiene para llevar a cabo todos sus procesos fisiológicos y conductuales (alimentación, reproducción, etc.) adecuadamente, no importando el tiempo de exposición a este factor físico.

De acuerdo a los resultados obtenidos durante la estimación de la **TCM** de *Bathygobius ramosus* podemos predecir que el límite superior de tolerancia térmica de esta especie se encuentran aproximadamente a los 34°C, debido a que la respuesta de este organismo a la temperatura fue estable (no estrés) cuando fue sometido a un incremento gradual de la temperatura durante la prueba de la **TCM** desde los 30°C (temperatura de aclimatación) hasta los 34°C. Estos valores de tolerancia térmica ubican a *B. ramosus* como un organismo tolerante a este factor ambiental. La tolerancia a la temperatura de esta especie también se manifestó a través de observaciones conductuales de *B. ramosus* realizadas en el laboratorio durante este estudio, las cuales mostraron que esta especie se reproduce con éxito entre los 26 y 31.5°C, temperaturas altas aún para muchos organismos tropicales. Este intervalo de temperatura se encuentra dentro de la zona de tolerancia de la especie y probablemente el preferendum térmico de estos organismos se encuentre dentro del intervalo de 26-31.5 °C. Sin embargo, hacen falta más estudios para definir con exactitud el preferendum térmico final y la temperatura máxima a la cual puede ser aclimatado *B. ramosus* (Temperatura Letal Incipiente Superior). El valor de la **TCM**

(39.7 °C) registrado para *B. ramosus*, indica el límite de resistencia térmica de esta especie. Es decir, *B. ramosus* puede sobrevivir a una temperatura de entre 34 y 39.7 °C el tiempo suficiente para escapar de esa condición térmica adversa. Sin embargo, su sobrevivencia dependerá del tiempo de exposición a esta temperatura. Cualquier temperatura por arriba de la **TCM** se encontrará en la zona letal. La zona letal es el intervalo de temperatura en el que independientemente del tiempo de exposición el organismo muere. Por lo tanto, el valor de la **TPEC** (41.6 °C) para *B. ramosus* está indicando que el organismo se encuentra en la zona letal y ya no es capaz de escapar de este estrés térmico, debido a una pérdida general de su integración nerviosa y de su control autónomo, así como de su actividad neuromuscular (Cossins y Bowler, 1987). La **TM** (42.8 °C) señala el límite de la zona letal, aquí el organismo ha muerto debido a que la actividad cardíaca se ha detenido (Fig. 13).

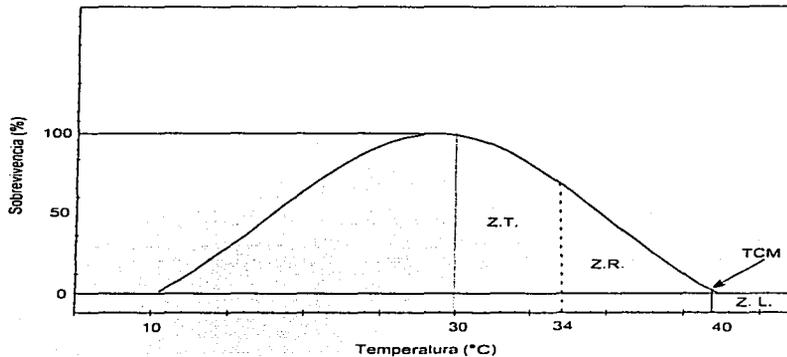


Figura 13.- Representación teórica de las respuestas a la temperatura de *Bathygobius ramosus*. La línea punteada indica el límite de la zona de tolerancia (Z.T) el cual se presenta como un valor aproximado de acuerdo a los ensayos experimentales y observaciones de laboratorio. La TCM indica el límite de la zona de resistencia (Z.R) y Z.L la zona letal. La línea tenuemente punteada indica la temperatura de aclimatación.

LIBROS CON
FALLA DE ORIGEN

Los machos de *B. ramosus* realizan cuidados parentales por medio del resguardo y defensa del nido. Esta condición provoca que los machos se vean forzados a permanecer más tiempo que las hembras en una poza antes de migrar a otra zona, mientras se encuentran cuidando un nido cuando la temperatura se incrementa más allá de sus límites de tolerancia. Sin embargo, los valores de la **TCM** para ambos sexos de *B. ramosus* fueron similares. La razón por la cual ambos sexos registran el mismo valor de **TCM** se debe a que tanto machos como hembras son habitantes permanentes de las pozas de marea por lo que ambos deben estar capacitados fisiológicamente para enfrentar las marcadas fluctuaciones ambientales que ocurren en estas zonas. Asimismo, los sitios de anidación posiblemente estén localizados en las pozas más profundas o con una mayor influencia oceánica donde las condiciones térmicas son más estables.

Muchos autores como Díaz y Bueckle (1999); Hernández y Bueckle (1998); Konecki, *et al.* (1995) reportan diferencias en los valores de la **TCM** de organismos de la misma especie aclimatados a diferentes temperaturas. Estos autores señalan que la **TCM** aumenta conforme aumenta la temperatura de aclimatación. Sin embargo, la **TCM** registrada para *B. ramosus* en este estudio (39.7 °C) y la reportada por Mora y Ospina (2000) (39.5°C) fueron muy similares, a pesar de que las temperaturas de aclimatación fueron diferentes (30 y 27 °C, respectivamente). La similitud entre la **TCM** de ambos estudios se debe a que *B. ramosus* llegó a su umbral de resistencia a la temperatura. Es decir, por más alta que sea la temperatura de aclimatación los organismos van a registrar la misma **TCM**.

En un estudio comparativo de la **TCM** entre 15 especies de peces de arrecife de coral y pozas de marea de la Isla Gorgona, Colombia (Mora y Ospina, 2000), se determinó que el 85% de las especies presentan una **TCM** inferior a 38 °C (1.5 °C por debajo de la **TCM** de *B. ramosus*). Asimismo estos autores reportan que *B. ramosus* después de *Mugil curema* es la segunda especie más tolerante a la temperatura en esta región. Por otro lado, tanto en Troncones como en la Isla Gorgona la temperatura máxima que registran las pozas de marea es de 36 °C, es decir, 3.5 °C por debajo de la **TCM** de *B.*

ramosus. Con base en esto podemos decir que esta especie es muy tolerante a la temperatura. Esta característica capacita a *B. ramosus* para soportar los incrementos de temperatura que ocurren cuando se presenta un efecto combinado de una marea baja y una radiación solar intensa, típico de las pozas de marea.

Finalmente estos resultados sugieren que los patrones de distribución latitudinal en esta especie no modifican su tolerancia térmica como ocurre en otras especies. Davis (1977) reporta diferencias en la tolerancia térmica de 3 poblaciones del pez intermareal *Gibbonsia metzi* localizadas a diferentes latitudes del Norte del Pacífico. Sin embargo, los resultados de la tolerancia a la temperatura de *B. ramosus* muestran que no hay diferencias entre las poblaciones de Troncones, México y de la Isla Gorgona, Colombia, debido a que ambas localidades pertenecen al Pacífico Tropical, es decir, las condiciones ambientales son muy similares en ambas regiones.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

16. CONCLUSIONES

El límite de la zona de tolerancia térmica de *Bathygobius ramosus* se encuentra aproximadamente a los 34 °C, mientras que el límite de la zona de resistencia se registró a los 39.7 °C. El límite de la zona letal se registró a los 42.8 °C.

La tolerancia a la temperatura de esta especie es alta comparada con otras especies de peces, lo que le permite soportar las variaciones ambientales que se presentan en la zona intermareal.

No se encontraron diferencias significativas en la **TCM** de ambos sexos de *B. ramosus*.

Se encontraron diferencias significativas entre los valores de las diferentes respuestas de estrés térmico de esta especie.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

17. REFERENCIAS

Adams, M., Breck, J. E. 1990. Bioenergetics. *In: Methods for fish biology*. Ed. by C. B. Schreck and P. B. Moyle. American Fisheries Society, Bethesda Maryland. 389-415 pp.

Alcaraz, G. 2000. Relevant stress indices in aquatic ecotoxicology. *Rev. Int. Contam. Ambient.* 16(2): 75-81.

Alcaraz, G., Vanegas, C., Chiappa-Carrara, X. 2002. Metabolic rate of *Bathygobius ramosus* upon a natural daytime tidal cycle. *In prees*.

Almada, V., Serrão-Santos, R. 1995. Parental care in the rocky intertidal. A case study of adaptation and exaptation in Mediterranean and Atlantic blennies. *Rev. In Fish Biol. and Fish.* 5: 23-37.

Allen, G., Robertson, R. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. 2ª edición. CONABIO y Agrupación Sierra Madre. México. 327 p.

Arendt, J. D., Wilson, D. S. 1997. Optimistic growth: competition and an ontogenetic niche-shift select for rapid growth in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolution*. 51: 1946-1954.

Arntz, W., Fahrbach, E. 1996. *El Niño, experimento climático de la naturaleza*. Fondo de la Cultura Económica, México.

Baine, B. L., Moore, M. N., Widdows, J. Livingston, D. R., Salked, P. 1979. Measurement of responses of individuals to environmental stress and pollution: studies with bivalve molluscs. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B.* 286: 563-572.

Beamish, F. W. H. 1974. Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 31: 1763-1769.

Beamish, F. W. H., Trippel, E. A. 1990. Heat increment: A static or dynamic dimension in bioenergetic models?. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 649-661.

Becker, C. D., Genoway, R. G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. *Env. Biol. Fish.* 4: 245-256.

Black, R., Miller, R. J. 1991. Use of the intertidal zone by fish in Nova Scotia. *Env. Biol. Fish.* 31: 109-121.

Brafield, A. E. 1985. Laboratory studies of energy budgets. In: *Fish Energetics New Perspectives*. Ed. by P. Tytler and P. Calow. London. Croom Helm. 257-281 pp.

Breder, C. M. 1948. Observations on coloration in reference to behaviour in tide-pool and other marine shore fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 92: 285-311.

Brett, J. R., Groves, T. D. 1979. Physiological energetics. In: *Fish physiology*. Volume 8. Ed. by W. S. Hoar, D. J. Randall and J. R. Brett. Academic Press. New York 279-352 pp.

Brey, T. 1995. Temperature and reproductive metabolism in macrobenthic populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125: 87-93.

Bridges, C. R. 1993. Ecophysiology of intertidal fish. In: *Fish ecophysiology*. Ed. by J. C. Rankin and B. Jensen. Chapman&Hall. London, U.K. 375-400 pp.

Boisclair, D., Sirois, P. 1993. Testing assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 784-796.

Cech, J. 1990. Respirometry. In: *Methods for fish biology*. Ed. by C. B. Schreck and P. B. Moyle. American Fisheries Society, Bethesda Maryland. 335-361 pp.

Ciannelli, A., Brodeur, R. D., Buckley, T. W. 1997. Development and application of a bioenergetics model for juvenile walleye pollock. *J. Fish. Biol.* 52: 879-898.

Cossins, A. R., Bowler, K. 1987. *Temperature biology of animals*. Chapman&Hall. London U.K. 339 pp.

Cox, D. K. 1974. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegill. *In: Thermal ecology*. Ed. by J. W. Gibbons and R. R. Sharitz. National Technical Information Center, CONF-730505, Springfield, Virginia, USA. 158-163 pp.

Davis, B. J. 1977. Distribution and temperature adaptation in the teleost fish genus *Gibbonsia*. *Mar. Biol.* 42: 315-320.

DeMartini, E. 1999. Intertidal spawning. *In: Intertidal fishes. Life in two worlds*. Ed. by M. Horn, K. Martin and M. Chotkowski. Academic Press, USA. 143-164 pp.

Diaz, F., Büeckle, L. F. 1999. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures. *J. Therm. Biol.* 24(3): 155-160.

Dufrense, F., FitGerald, G. J., Lachance, S. 1990. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav. Ecol.* 1: 140-147.

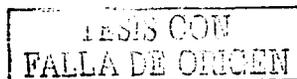
Dunbrack, R. LeB., Ware, D. M. 1987. Energy constraints and reproductive trade-offs determining body size in fishes. *In: Evolutionary Physiological Ecology*. Ed. by P. Calow. Cambridge University Press. New York 37-52 pp.

Elliott, J., Elliott, J. 1995. The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for parr of Atlantic salmon and brown trout. *J. Fish Biol.* 47:917-919.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Evans, D. 1993. *The physiology of fishes*. CRC Press. USA. 592 p.
- Fuller, R. C. 1999. Costs of group spawning to guarding males in the rainbow darter, *Etheostoma caeruleum*. *Copeia*. 4: 1084-1088.
- Gallardo, T. A. 2002. Análisis de la edad, crecimiento, alimentación y reproducción del barrilete *Katsuwonus pelamis* (Linneo, 1758) en la Bahía de Petacalco, México. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Offset Larios. México, D.F. 217 p.
- Gibson, R. N. 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 20: 363-414.
- Gibson, R. N. 1993. Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. *In: Behaviour of teleost fishes*. Ed. by T. J. Pitcher. Chapman & Hall. London. 513-535 pp.
- Gibson, R. N. 1999. Movement and homing in intertidal fish. *In: Intertidal fishes. live in two worlds*. Ed. by M. Horn, K. Martin and M. Chotkowski. Academic Press, USA. 97-125 pp.
- Gibson, R. N., Yoshiyama, R. M. 1999. Intertidal Fish communities. *In: Intertidal fishes. live in two worlds*. Ed. by M. Horn, K. Martin and M. Chotkowski. Academic Press, USA. 264-296 pp.
- Glynn, P. W. 1988. El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19:309-345.
- Healey, M. C. 1972. Bioenergetics of a sand goby (*Gobius minutus*) population. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 29: 187-194.

- Helfman, G. S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. *In: Behaviour of teleost fishes*. Ed. by Pitcher, T. J. Chapman and Hall. London. 479-512 pp.
- Henderson, B. A., Trivedi, T., Collins, N. 2000. Annual cycle of energy allocation to growth and reproduction of yellow perch. *J. Fish. Biol.* 57: 122-133.
- Hernández, R. M., Bücke, R. F. 1998. Critical thermal maximum and minimum of *Poecilia sphenops* acclimated to different temperatures. *Riv. Ital. Acquacolt.* 33(1): 61-71.
- Horn, M., and Gibson, R. 1988. Intermareal fishes. *Scientific American*. 258 (1): 64-71.
- Horn, M. H. 1999. Herbivory. *In: Intertidal fishes, live in two worlds*. Ed. by M. Horn, K. Martin and M. Chotkowski. Academic Press, USA. 197-218 pp.
- Iwata, K., Kajimura, M. Sakamoto, T. 2000. Functional ureogenesis in the gobiid fish, *Mugilogobius abei*. *J. Exp. Biol.* 203: 3703-3715.
- Jobling, M. 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J. Fish Biol.* 18: 385-400.
- Jobling, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *J. Fish Biol.* 19: 439-455.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman & Hall. London. 309 p.
- Kitchell, J. F., Stewart, D. J., Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 34: 1922-1935.



Konecki, J. T., Woody, C. A., Quinn, T. P. 1995. Critical thermal maxima of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry under field and laboratory acclimation regimes. *Can. J. Zool.* 73(5): 993-996.

Leung, K. M. Y., Chu, J. C. W., Wu, R. 1999. Effects of body weight, water temperature and ration size on ammonia excretion by the areolated grouper (*Epinephellus areolatus*) and mangrove snapper (*Lutjanus argentimaculatus*). *Aquaculture.* 170:215-227.

Lucas, A. 1996. *Bioenergetics of aquatic animals.* Taylor & Francis. USA. 169 p.

Lutterschmidt, W. I., Hutchison, V. H. 1997. The critical thermal maximum: History and critique. *Can. J. Zool.* 75: 1561-1574.

Lyytikäinen, T., Koskela, J. Rissanen, I. 1997. Thermal resistance and upper lethal temperatures of underyearling Lake Inari Arctic charr. *J. Fish Biol.* 51: 515-525.

MacKinnon, J. C. 1973. Metabolism and its relationship with growth rate of American plaice, *Hippoglossoides platessoides* Fabr. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 11: 297-310.

Mahon, R., Mahon, S. D. 1994. Structure and resilience of a tide pool fish assemblage at Barbados. *Env. Biol. Fish* 41: 171-190.

Marconato, A., Bisazza, A. 1988. Mate choice, egg cannibalism and reproductive success in the river bullhead, *Cottus gobio* L. *J. Fish Biol.* 33: 905-1016.

Mora, C., Ospina, A. F. 2001. Tolerance to high temperatures and potential impact of sea warming on reef fishes of Gorgona Island (tropical eastern Pacific). *Mar. Biol.* 139: 765-769.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Muir, B. S., Niimi, A. J. 1972. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming, and food consumption. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29: 67-77.
- Nason, A. 1968. *Biología*. Limusa. México. 726 p.
- Nelson, J. 1994. *Fishes of the world*. 3ª edición. Wiley & Sons. 523 p.
- Owen, S. F. 2001. Meeting energy budgets by modulation of behavior and physiology in the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Comp. Bio. Phy. Part A*. 128: 631-644
- Paladino, V. K., Spotila, J. R., Schubauer, J. P. y Kowalski, K. T. 1980. The critical thermal maximum: a technique to elucidate physiological stress and adaptation in fishes. *Rev. Can. Biol.* 39: 115-122.
- Potts, G. W. 1980. The littoral fishes of Little Cayman (West Indies). *Atoll. Res. Bull.* 241: 43-52.
- Qin, J., He, X., Fast, A. W. 1997. A bioenergetics model for an air-breathing fish, *Channa striatus*. *Env. Biol. Fish.* 50: 309-318.
- Rajaguru, S. 2002. Critical thermal maximum of seven estuarine fishes. *J. Thermal Biol.* 27: 125-128.
- Rice, J. A., Breck, J. E., Bartell, S. M., Kitchell, J. F. 1983. Evaluating the constraints of temperature, activity and consumption on growth of largemouth bass. *Env. Biol. Fish.* 9: 263-275.
- Roff, D. A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1395-1404.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall. New York. 535 p.

Sayer, M. D., Davenport, J. 1987. The relative importance of the gills to ammonia and urea excretion in five seawater and one freshwater teleost species. *J. Fish Biol.* 31: 561-570

Schalles, J. F., Wissing, T. E. 1976. Effects of dry pellet diets on the metabolic rates of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 33: 2443-2449.

Schmidt-Nielsen, K. 1998. *Animal physiology adaptation and environment*. 5ª Ed. New York, USA. 217-240 pp.

SEGOB. 1988. *Los municipios de Guerrero*. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Guerrero. 400 p.

Sibly, R. M., Calow, P. 1987. Growth and resource allocation. *In: Evolutionary Physiological Ecology*. Ed. by P. Calow. Cambridge University Press. New York 37-52 pp.

Smith, C., Wootton, R.J. 1995. The cost of parental care in teleost fishes. *Rev. in Fish Biol. and Fish.* 5:7-22

Smith, K. L. 1973. Energy transformations by the sargassum fish, *Histrio histrio* (L.) J. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12: 219-227.

Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 p.

Svensson, I. 1988. Reproductive costs in two sex-role reversed pipefish species (Syngnathidae). *J. Anim. Ecol.* 57: 929-942.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tavolga, W. 1954. Reproductive behavior in the gobiid fish *Bathygobius soporator*. *Bull. of Am. Mus. Nat. His.* 104(5): 427-460.

Thetmeyer, H. 1997. Diel rhythms of swimming activity and oxygen consumption in *Gobiusculus flavescens* (Fabricius) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 218: 187-198.

Ware, D. M. 1982. Power and evolutionary fitness of teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 3-13.

Werner, E. E., Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. *An. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393-425.

Windell, J. T. 1978a. Estimating food consumption rates of fish populations. *In: Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Ed. by T. Bagenal. Blackwell Scientific Publications. USA. 227-254 pp.

Windell, J. T. 1978b. Digestion and daily ration of fishes. *In: Ecology of freshwater fish production*. Ed. by S. D. Gerking. New York. 159-183 pp.

Wootton, R. J. 1990. *The Ecology of Teleost Fishes*. Academic Press. London. 387 p.

Zander, C. D., Nieder, J., Martin, K. 1999. Vertical distribution patterns. *In: Intertidal fishes, live in two worlds*. Ed. by M. Horn, K. Martin and M. Chotkowski. Academic Press, USA. 26-53 pp.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN