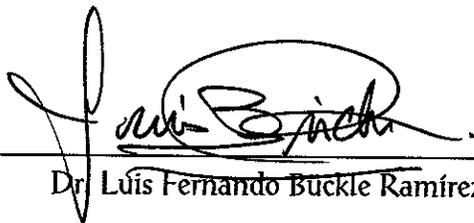


TESIS DEFENDIDA POR
MÓNICA HERNÁNDEZ RODRÍGUEZ
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE



Dr. Luis Fernando Buckle Ramirez

Director del Comité



Dra. Sonia Espina Aguilera

Miembro del Comité



Dr. Jorge de la Rosa Velez

Miembro del Comité



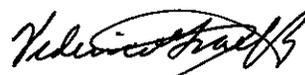
Dr. Juan Garcia Abdeslem

Miembro del Comité



Dr. Fernando Díaz Herrera

Jefe del Departamento de Acuicultura



Dr. Federico Graef Ziehl

Director de Estudios de Posgrado

6 de octubre de 1998

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION SUPERIOR DE
ENSENADA

DEPARTAMENTO DE ACUICULTURA

COMPORTAMIENTO TERMORREGULADOR DE *Poecilia sphenops*
(Pisces:Poeciliidae) ACLIMATADA A TEMPERATURAS CONSTANTES Y
FLUCTUANTES.

Tesis

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta

M. en C. Mónica Hernández Rodríguez

Ensenada, B.C., Octubre de 1998

RESUMEN de la tesis de Mónica Hernández Rodríguez presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS con orientación en ACUICULTURA. Ensenada, Baja California, México. Agosto de 1998.

COMPORTAMIENTO TERMORREGULADOR DE *Poecilia sphenops*
(Pisces:Poeciliidae) ACLIMATADA A TEMPERATURAS CONSTANTES Y
FLUCTUANTES.



Resumen aprobado por

Dr. rer. nat. Luis Fernando Bückle Ramirez

Con el fin de conocer las relaciones térmicas entre *Poecilia sphenops* y el ambiente, en este trabajo se investigó la termorregulación por el comportamiento de los peces aclimatados a diferentes regímenes térmicos. Asimismo, se establecieron los límites de la zona de tolerancia y también las respuestas de estrés inducidas tanto por bajas como por altas temperaturas, lo que permitió caracterizar la zona de resistencia correspondiente.

P. sphenops fue recolectada en la represa Piedra Azul del Municipio de Teotitlán del Valle (17 ° Lat. N. y 97 ° 30' Long. E.) del Estado de Oaxaca. En el Laboratorio los peces se aclimataron durante 30 días a temperaturas constantes (20, 23, 26, 29, 32 y 35 °C) y fluctuantes (simétrica y asimétrica de 20-29 y 26-35 °C), en estanques de 380 L.

La zona de resistencia de *P. sphenops* se caracterizó mediante la temperatura crítica máxima (TCMax), la cual se identificó por la pérdida del equilibrio (PE) al incrementarse la temperatura a una tasa de 1 °C/min. Durante la elevación de la temperatura se observó un aumento de la actividad (AA) y espasmos musculares (EM). Al descender la temperatura, se observaron las respuestas de disminución de la actividad (DA), actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y el estado de coma por frío (EC). La respuesta correspondiente a la temperatura crítica mínima (TCMin) de esta especie fue el estado de coma.

En *P. sphenops* aclimatada de 20 a 35 °C, la TCMax se manifestó en un intervalo de 38.8 a 43 °C; en los organismos expuestos a regímenes térmicos simétricos y asimétricos de 20-29 °C los valores fueron 40.9 y 41.9 °C. En los peces del ciclo térmico 26-35 °C la temperatura crítica máxima fue de 43.5 y 44 °C. La TCMax de los especímenes que fueron expuestos a las fluctuaciones de temperatura de 26-35 °C fue mayor en 0.5 a 1°C con respecto a la observada en los animales del termociclo de 20-29 °C y a la de los peces expuestos a las temperaturas constantes de 32 y 35 °C.

La TCMin de *P. sphenops* aclimatada a 29, 32 y 35 °C se observó en 10.5, 12.2 y 14.1 °C, respectivamente; los organismos no resistieron las temperaturas menores a 10 °C

como ocurrió en los peces expuestos a 20, 23 y 26 °C. En los organismos mantenidos de 20 a 35 °C la TCMín fue de 7.7 a 14.1 °C. En los peces de los termociclos de 20-29 y 26-35 °C la TCMín se produjo a una temperatura promedio de 10.3 y 11.8 °C, respectivamente. Estos valores fueron similares a los registrados en los animales de las temperaturas constantes de 26 a 32 °C (9.9 a 12.2 °C).

La temperatura letal incipiente superior (TLIS) de los peces aclimatados a 20, 23, 26, 29, 32 y 35 °C fueron 37.9, 38.2, 38.9, 39.9, 39.3 y 39.9 °C, respectivamente. La TLIS de *P. sphenops* expuesta a fluctuaciones térmicas de 20-29 y 26-35 °C tuvo un intervalo de 38.8 a 39.5 °C. Cuando *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes, se expusieron a las temperaturas letales resistieron menos que cuando se mantuvo a fluctuaciones térmicas.

La temperatura letal incipiente inferior (TLII) de *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes de 20 a 35 °C tuvo un intervalo de 7.56 a 12.55 °C; en las fluctuantes de 20-29 y 26-35 °C la TLII fue de 10.8 a 11.8 °C. Los peces del ciclo térmico no resistieron temperaturas menores a los 10 °C y tuvieron una temperatura letal incipiente inferior 0.67 y 0.95 °C más baja que los peces de las temperaturas constantes de 29 y 35 °C.

La temperatura preferida de los organismos se determinó en un gradiente térmico horizontal en experimentos de 24 h sin considerar la historia térmica previa de los organismos y en 2 h en los peces que fueron aclimatados. La preferencia térmica evaluada con estas metodologías fueron con el objeto de establecer el preferendum final y el agudo de temperatura de *P. sphenops*. Las hembras y los machos originarios del sitio de muestreo tuvieron diferente preferencia térmica. Durante el día las hembras eligieron un intervalo de temperaturas de 30.4 a 33.4 °C y un preferendum final de 31.6 °C; en la noche seleccionaron temperaturas de 28.9 °C dentro de un intervalo de 27.4 a 30.4 °C. Los machos en el día prefirieron temperaturas entre 26.6 y 29.1 °C con una mayor preferencia en 26.9 °C; en la noche el intervalo fue de 24.7 a 26.6 °C dentro del cual el preferendum final fue de 25.5 °C.

P. sphenops expuesta a fluctuaciones de temperatura simétrica y asimétrica 20-29 °C y 26-35 °C tuvieron un mayor intervalo de temperaturas preferidas comparada con las elegidas por los organismos provenientes del medio natural. Las hembras y los machos de la fluctuación térmica 20-29 °C y 26-35 °C ampliaron el intervalo preferencial en el día y la noche entre 1 y 4°C; excepto las hembras que se mantuvieron en el ciclo asimétrico de 26-35 °C.

El estudio de la temperatura preferida de los organismos que fueron aclimatados, indicó que el preferendum agudo de temperatura de las hembras fue de 29.2 °C, el de los machos de 25.6 °C y cuando se juntaron ambos sexos fue de 30.3 °C. La temperatura preferida de los organismos fue afectada por la temperatura de aclimatación y los peces de la condición de 20 a 26 °C seleccionaron temperaturas más altas que aquellos que fueron mantenidos de 29 a 35 °C

Las temperaturas de evitación de los peces que fueron aclimatados a las temperaturas constantes de 29, 32 y 35 °C fueron 19.6, 17.7 y 24.4 °C, respectivamente; el

intervalo de evitación fue menor de 10 °C en las temperaturas de 20 a 26 °C. En condiciones de fluctuación térmica las hembras tuvieron el mayor intervalo de evitación (14 °C) y sólo las hembras expuestas al ciclo simétrico de 20-29 °C fue cercano a 20 °C. En los machos el mayor intervalo (16 °C) se observó en los animales de la fluctuación de temperatura simétrica y asimétrica de 20-29 °C. En el termociclo simétrico y asimétrico de 26-35 °C las temperaturas de evitación tuvieron un intervalo de 9.9 y 11.0 °C, respectivamente. Las temperaturas de evitación de las hembras y los machos provenientes del medio natural fueron similares a las observadas en los animales mantenidos en el termociclo de 26-35 °C.

Con la construcción del polígono térmico se integró la zona de tolerancia limitada por las temperaturas de evitación inferior y superior; las temperaturas letales incipientes y las temperaturas críticas máxima y mínima correspondientes a la zona de resistencia.

En *P. sphenops* el área limitada por las temperaturas de evitación, las letales incipientes y las críticas máxima y mínima fueron de 210, 420 y 457 (°C)², respectivamente; para el intervalo de temperaturas de aclimatación de 20 a 35 °C. El área de preferencia térmica (210.375 (°C)²) de la especie incluida en la zona de tolerancia la caracteriza como un organismos altamente euritérmico.

La exposición de los peces a la temperatura crítica máxima y mínima modifica tanto la temperatura preferida como el intervalo de evitación.

El patrón de comportamiento observado en *P. sphenops* cuando es aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes, la caracteriza como una especie con gran plasticidad de respuesta a los cambios de la temperatura.

THERMOREGULATOR BEHAVIOR OF *Poecilia sphenops* (Pisces:Poeciliidae)
ACCLIMATED TO CONSTANT AND FLUCTUANT TEMPERATURES

ABSTRACT

In order to know the thermal relationships between *Poecilia sphenops* and the environment, we have studied the thermoregulation behavior of fish acclimated at different thermal regimes to establish the tolerance zone limits and the stress responses induced by decreasing and increasing temperatures, to characterize the resistance zone.

P. sphenops was collected in the Piedra Azul dam of the Municipio of Teotitlán del Valle (17 ° N and 97 ° 30' E.) of the State of Oaxaca and acclimated in the laboratory during 30 days at constant (20, 23, 26, 29, 32 and 35 °C) and fluctuating (symmetrical and asymmetrical: 20-29 and 26-35 °C) temperatures using 380 L tanks.

The resistance zone of *P. sphenops* was characterized by the critical thermal maximum (CTMax); it was identified by the loss of equilibrium (LE) when the temperature was increased a rate of 1 °C/min. During the temperature rise, increased activity (IA) and muscular spasms (MS) responses were observed. When descending the temperature, the decreased activity (DA), sporadic activity with muscular spasms (SA+MS) and the comma state (CS) by cold responses were observed. The corresponding response to the critical thermal minimum (CTMin) was the comma state.

For *P. sphenops* acclimated at 20 to 35 °C, the CTMax was manifested at a 38.8 to 43 °C interval; the organisms exposed to asymmetrical and symmetrical thermic rates at 20-29 °C, the values were 40.9 and 41.9 °C. In fish of the 26-35 °C thermic cycle, their critical thermal maximum was 43.5 and 44 °C. The CTMax of specimens exposed to temperature fluctuations from 26-35 °C was greater in 0.5 to 1°C with respect to the animals of the 20-29 °C thermocycle and to those exposed at 32 and 35 °C constant temperatures.

CTMin of *P. sphenops* acclimated at 29, 32 and 35 °C was observed at 10.5, 12.2 and 14.1 °C, respectively; the organisms did not resist temperatures lower than 10 °C as occurred in fish exposed at 20, 23 and 26 °C. The CTMin of the organisms kept from 20 to 35 °C was 7.7 to 14.1 °C. The CTMin of the fish exposed at 20-29 and 26-35 °C had an average temperature of 10.3 and 11.8 °C, respectively. These values were similar to the ones (9.9 to 12.2 °C) registered in the animals of the constant temperatures of 26 to 32 °C.

The upper incipient lethal temperature (UILT) of fish acclimated at 20, 23, 26, 29, 32 and 35 °C were 37.9, 38.2, 38.9, 39.9, 39.3 and 39.9 °C, respectively. The UILT of *P. sphenops* exposed to the thermic fluctuations of 20-29 and 26-35 °C had an interval from 38.8 to 39.5 °C. *P. sphenops* acclimated at constant temperatures resisted less when exposed at the lethal temperatures, than when maintained in thermic fluctuations.

The lower incipient lethal temperature (LILT) of *P. sphenops* acclimated at constant temperatures from 20 to 35 °C had an interval from 7.56 to 12.55 °C; in the temperature fluctuations of 20-29 and 26-35 °C the LILT ranged from 10.8 to 11.8 °C. Fish from the

thermocycles did not resist temperatures lower than 10 °C and had an LILT of 0.67 and 0.95 °C lower than the ones kept at constant temperatures of 29 and 35 °C.

The preferred temperature was determined in a horizontal thermal gradient in 24 h experiments regardless of the previous thermal history of the organisms, and in 2 h experiments for the acclimated fish. The thermal preference of *P. sphenops* was evaluated with this methodology to establish their final and acute temperature preferendum.

Females and males in the sampling site had a different thermal preference. During the day, the females chose from 30.4 to 33.4 °C temperature interval and a final preferendum of 31.6 °C; in the evening they selected 28.9 °C within an interval from 27.4 to 30.4 °C. In the day, the males preferred temperatures between 26.6 and 29.1 °C with a greater preference at 26.9 °C; in the evening the temperatures ranged from 24.7 to 26.6 °C with a final preferendum of 25.5 °C.

P. sphenops exposed to symmetrical and asymmetrical temperature fluctuations, 20-29 °C and 26-35 °C, had greater preferred temperature intervals compared to those selected by the organisms from the sampling site. Females and males of the thermal fluctuations 20-29 °C and 26-35 °C widened the preferential interval in day and night between 1 and 4°C; except the females which maintained the asymmetrical cycle of 26-35 °C.

The study of the preferred temperature of the acclimated organisms, indicated an acute preferendum of 29.2 °C for the females, 25.6 °C for the males and 30.3 °C for both sexes together. The preferred temperature of the organisms was affected by the acclimation temperature, and the fish of the 20 to 26 °C condition selected higher temperatures than those maintained from 29 to 35 °C.

The avoidance temperatures of the fish acclimated at 29, 32 and 35 °C constant temperatures were 19.6, 17.7 and 24.4 °C, respectively; the avoidance interval was 10 °C lower than in the 20 to 26 °C temperatures. In thermal fluctuation conditions, females had the greater avoidance interval (14 °C) and only in the females exposed to the symmetrical cycle of 20-29 °C it was closer to 20 °C. In the males the greater interval (16 °C) was observed in the 20-29 °C symmetrical and asymmetrical temperature fluctuation. In the 26-35 °C symmetrical and asymmetrical thermocycle the avoidance temperatures had an interval of 9.9 and 11.0 °C, respectively. The avoidance temperatures of females and males in the sampling site were similar to those in animals maintained at the 26-35 °C thermocycle.

With the construction of the thermal polygon, the tolerance zone (limited by the lower and upper avoidance temperatures) and the resistance zone (limited by the incipient lethal temperatures and the critical thermal minimum and maximum) were integrated.

In *P. sphenops* the area limited by the avoidance temperatures, incipient lethal and critical maximum and minimum were of 210, 420 and 457 (°C)², respectively; for the acclimation temperatures of 20 to 35 °C. The thermal preference area (210.375 (°C)²) included in the tolerance zone of this species characterizes a highly eurithermic organism.

The exposition of fish to the critical thermal minimum and maximum modifies the preferred temperature as well as the avoidance interval.

P. sphenops acclimated at constant and fluctuating temperatures, characterizes a species with great plasticity response towards environmental temperature changes.

Gracias, señor por todo lo que en
estos años me diste.
Gracias, por los días de sol
y los nublados tristes.
Gracias, por las noches tranquilas
y por las inquietas horas oscuras.
Gracias, por la salud y por la enfermedad.
Por las penas y las alegrías.
Gracias, por lo que me prestaste
y después me pediste.
Gracias, señor por la sonrisa amable y la mano amiga,
por el amor y todo lo hermoso y dulce.
Por las flores, las estrellas y la existencia de los niños
y de las almas buenas.
Gracias, por la soledad, por el trabajo, por las dificultades
y las lágrimas, por todo lo que me acercó a tí más íntimamente.
Gracias por tu presencia en el Sagrario
y las gracias de tus Sacramentos.
Gracias por haberme dejado vivir y por poder estar hoy aquí.

Erwin Himmelfarb.

DEDICATORIA

A mis padres María de los Angeles y Justo
por apoyarme siempre en mi superación personal
para concluir una de mis metas. Gracias.

A mis tías Lola, Laura y Maty
por sus buenos deseos y consejos.

A mis hermanos, especialmente a Martha y Memo
por su apoyo y consejos.

A mis sobrinas, Yadira, Yazmin, Vanessa y María de los Angeles
por sus pensamientos y buenos deseos.

A tí Victor por lo mucho que significas hoy en mi vida y por tu apoyo
para concluir mi trabajo.

A mi mamá Luz y mi amigo Emilio
por estar siempre presentes en mi memoria.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a un gran amigo y compañero al Dr. Luis Fernando Bückle Ramirez por su confianza y paciencia en todo momento, sobre todo por enseñarme que la calidad humana y la sencillez son la mejor carta para tener el aprecio y respeto de los demás. Mil Gracias.

Agradezco a la Dra. Sonia Espina Aguilera el haberme dado su mano amiga y sus valiosas correcciones y sugerencias en mi trabajo.

Agradezco al Dr. Jorge de la Rosa Velez y al Dr. Juan García Abdeslem su amistad y buenos consejos al haber aceptado formar parte del comité examinador.

Agradezco al M. en C. Benjamín Barón Sevilla y familia su amistad y buenos consejos, así como su valiosa ayuda en la realización de esta investigación.

Agradezco a la Dra. Beatriz Cordero su amistad y asesoría en los análisis bromatológicos.

Agradezco al Dr. Fernando Díaz Herrera su apoyo y el haber iniciado mi formación en el área de ecofisiología.

Agradezco a la familia Burboa-Millán su amistad, cariño y confianza.

Agradezco a mis amigos Lety, Gabo, Lety chica y Gabrielito su apoyo, confianza y muestras de cariño en todo momento.

Agradezco a la familia Rodríguez su amistad, cariño y apoyo brindado durante mi estancia en Mazatlán.

A mis amigas Lya Romero, Lourdes Trujillo y María Teresa Wing, por su apoyo y cariño en todo momento.

Agradezco a Pili, Tere, Ani y Rocío sus muestras de cariño y amistad.

Agradezco a mis amigos y técnicos Francisco Valenzuela Buriel y Norberto Flores Acevedo por su siempre buena disposición para ayudarme en el trabajo de laboratorio.

A mis amigos y compañeros especialmente a Raquel, Elisa, Ruth, Paty, Diana, Ana, Cecilia, Rebeca, Siu, Sergio, Miguel Angel, Adrian, Gigio, José, Carlos, Tabo, Alfredo, Marco, Jorge, Alex y Mauricio por su apoyo.

Agradezco al personal de biblioteca, especialmente a Lupita Morales, Blanca Rosa Muñoz y María Cecilia González su valiosa ayuda.

Agradezco a las secretarias del Departamento de Acuicultura y especialmente a Bibiana Medina su buena disposición y amabilidad.

Agradezco a la sección de dibujo su apoyo en la realización de algunos esquemas.

Agradezco al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada el apoyo brindado a través del Proyecto "Lineamientos ecofisiológicos para cultivar organismos marinos y dulceacuícolas de Baja California" (No. 6231) y por haberme otorgado la beca de Ayudante de Investigador "B".

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado a través del programa de becas.

A todos aquellos que de alguna manera contribuyeron en la culminación de esta investigación y en mi formación personal.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I INTRODUCCION	1
II ANTECEDENTES	8
III OBJETIVOS	15
Objetivo general	
Objetivos específicos	
IV MATERIALES Y METODOS	17
IV.1 TERMORREGULACIÓN DE <i>Poecilia sphenops</i> EN TEMPERATURAS DE ACLIMATACION CONSTANTES Y FLUCTUANTES	
Mantenimiento y aclimatación	
Temperatura crítica máxima (TCMax) y mínima (TCMin)	25
Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)	27
Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	31
Polígono de respuestas a la temperatura de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a diferentes regímenes térmicos	33
Análisis estadístico	35
V RESULTADOS	36
V.1 TERMORREGULACION DE <i>Poecilia sphenops</i> EN TEMPERATURAS DE ACLIMATACION CONSTANTES	36
Temperatura crítica máxima (TCMax)	36
Temperatura crítica mínima (TCMin)	38

CONTENIDO (Continuación)

	<u>Página</u>
Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)	49
Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	51
Respuestas a la temperatura y área de preferencia térmica de <i>Poecilia sphenops</i>	57
V.2 TERMORREGULACION DE <i>P. sphenops</i> EN TEMPERATURAS DE ACLIMATACION FLUCTUANTES	60
Temperatura crítica máxima (TCMax)	60
Temperatura crítica mínima (TCMin)	61
Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)	68
Temperatura preferida y de evitación inferior y superior	72
Respuestas a la temperatura de <i>P. sphenops</i> aclimatada a regímenes fluctuantes	80
Respuestas térmicas de <i>P. sphenops</i> aclimatada a diferentes regímenes de temperatura	83
VI DISCUSION	86
VII CONCLUSIONES	119
LITERATURA CITADA	123
PUBLICACIONES	

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Esquema de las respuestas térmicas de un organismo poiquilotermo. Tomado de Fry (1947) y Brett (1952).	5
2	Sistema utilizado en la aclimatación de <i>Poecilia sphenops</i> a temperaturas fluctuantes. Aire, A; inyector de agua, B; llave de paso, C; filtro biológico, D; resistencia de 1000 W, E; termocupla, F; regulador electrónico de la termocupla y el calentador, G; motobomba, H; válvula de flujo unidireccional, I; motobomba de nivel, J; estanques de aclimatación, K; estanque de abastecimiento de agua (17 °C), L; estanque de captación del agua de los estanques de aclimatación, M; controlador del tiempo, N.	20
3	Variación de la temperatura en los estanques donde los peces se aclimataron a las fluctuaciones de temperatura de 20-29 °C y de 26-35 °C.	24
4	Relación entre las altas temperaturas que provocaron las respuestas de estrés en <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a diferentes temperaturas. Aumento de actividad (+); espasmos musculares (-); pérdida del equilibrio (×).	39
5	Relación entre las bajas temperaturas que provocaron las respuestas de estrés en <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a diferentes temperaturas. Disminución de la actividad (o); actividad esporádica con espasmos musculares (◇); estado de coma (Δ).	40
6	Temperatura preferida de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas constantes. A, grupo testigo; B, peces expuestos a temperaturas altas que produjeron EM y C, PE. Mediana ± intervalo de confianza. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo. La línea de 45 ° representa los puntos donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.	44
7	Temperatura preferida de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas constantes. A, grupo testigo; B, peces expuestos a temperaturas bajas que produjeron AE+EM y C, EC. Mediana ± intervalo de confianza. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo. La línea de 45 ° representa los puntos donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.	47

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
8	Temperatura preferida de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas constantes. Organismos en conjunto (A) y de cada sexo, machos (M) y hembras (H). Mediana \pm intervalo de confianza. La línea de 45 ° representa los puntos donde la temperatura preferida y de aclimatación son iguales. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo.	53
9	Preferencia de temperatura de las hembras y de los machos de <i>Poecilia sphenops</i> durante un ciclo de 24 h. La zona sombreada corresponde al 95 % del intervalo de confianza de la mediana. La caja engloba el 50 % de la distribución de los organismos y las líneas verticales muestran las cotas superior (25 %) e inferior (25 %) de dicha distribución.	55
10	Polígono de respuestas a la temperatura de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a diferentes temperaturas. Temperatura crítica máxima (TCMax *); temperatura letal incipiente superior (TLIS \times); temperatura de evitación superior (---); temperatura preferida (\diamond); temperatura de evitación inferior (+); temperatura letal incipiente inferior (TLII \bullet); temperatura crítica mínima (TCMin \square); preferendum agudo de temperatura (\downarrow). El área sombreada corresponde a la zona de preferencia térmica (según Giattina y Garton, 1982).	58
11	Relación entre las altas (A) y bajas (B) temperaturas que provocaron las respuestas de estrés en <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). Aumento de actividad (\square); espasmos musculares (-); pérdida del equilibrio (o); disminución de la actividad (*); actividad esporádica con espasmos musculares (+); estado de coma (x).	63
12	Temperatura preferida de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a regímenes térmicos fluctuantes de 20-29 °C y 26-35 °C simétrico (SI) y asimétrico (AS). T, grupo testigo; EM y PE corresponden a los grupos expuestos a temperaturas que provocaron espasmos musculares y pérdida del equilibrio, respectivamente.	65
13	Temperatura preferida de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a regímenes térmicos fluctuantes de 20-29 °C y 26-35 °C simétrico (SI) y asimétrico (AS). T, grupo testigo; AE+EM y EC corresponden a los grupos expuestos a bajas temperaturas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares y estado de coma, respectivamente.	67

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
14	Temperatura preferida por las hembras y los machos de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes de 20-29 °C simétrica (A) y asimétrica (B). Mediana \pm intervalo de confianza. (Ver figura 9 para descripción de la caja).	73
15	Temperatura preferida por las hembras y los machos de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes de 26-35 °C simétrica (A) y asimétrica (B). Mediana \pm intervalo de confianza.	74
16	Preferendum agudo de temperatura de hembras (H) y machos (M) aclimatados a temperaturas fluctuantes simétrica y asimétrica de 20-29 y 26-35 °C.	77
17	Respuestas a la temperatura de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a fluctuaciones térmicas de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). Temperatura crítica máxima (TCMax +); temperatura letal incipiente superior (TLIS -); temperatura de evitación superior (●); temperatura preferida (×); temperatura de evitación inferior (◆); temperatura letal incipiente inferior (TLII *); temperatura crítica mínima (TCMín o).	81

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Análisis proximales del alimento utilizado en <i>Poecilia sphenops</i> .	19
II	Parámetros fisicoquímicos en los estanques de aclimatación de <i>Poecilia sphenops</i> con diferentes regímenes térmicos. Media \pm desviación estándar. SI, simétrico; AS, asimétrico.	23
III	Temperaturas a las cuales se expuso abruptamente <i>P. sphenops</i> , aclimatada a diferentes regímenes térmicos, con el fin de determinar las temperaturas letales incipientes superiores (S: TLIS) e inferiores (I: TLII). SI, simétrico; AS, asimétrico.	30
IV	Caracterización morfológica de muestras de hembras (H) y de machos (M) de <i>P. sphenops</i> aclimatada a diferentes regímenes de temperatura. Media \pm desviación estándar.	34
V	Respuestas de estrés térmico inducidas por la exposición aguda a altas y bajas temperaturas en <i>P. sphenops</i> aclimatada a diferentes temperaturas. AA: aumento de actividad; EM: espasmos musculares; PE: pérdida del equilibrio; DA: disminución de la actividad; AE+EM: actividad esporádica con espasmos musculares; EC: estado de coma. Media \pm desviación estándar.	39
VI	Preferendum térmico agudo y temperaturas de evitación superior e inferior de <i>P. sphenops</i> , aclimatada a temperaturas constantes, del grupo testigo (T) y de los organismos expuestos a temperaturas altas que produjeron espasmos musculares (EM) y pérdida del equilibrio (PE) y temperaturas bajas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y estado de coma (EC). En paréntesis se señalan los cambios de tales respuestas relativos (%) a los grupos testigos.	44
VII	Temperatura letal incipiente superior e inferior de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a diferentes temperaturas.	51
VIII	Temperaturas de evitación inferior y superior de los machos y de las hembras de <i>Poecilia sphenops</i> .	55

LISTA DE TABLAS (Continuación)

<u>Tabla</u>	<u>Página</u>
IX Respuestas de estrés térmico inducidas por la exposición aguda a altas y bajas temperaturas en <i>P. sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes, de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). AA: aumento de actividad; EM: espasmos musculares; PE: pérdida del equilibrio; DA: disminución de la actividad; AE+EM: actividad esporádica con espasmos musculares; EC: estado de coma. Media \pm desviación estándar.	62
X Preferendum térmico agudo y temperaturas de evitación superior e inferior de <i>P. sphenops</i> , aclimatada a temperaturas fluctuantes, de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS) del grupo testigo (T) y de los organismos expuestos a temperaturas altas que produjeron espasmos musculares (EM) y pérdida del equilibrio (PE) y temperaturas bajas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y estado de coma (EC). En paréntesis se señala el intervalo de evitación ($^{\circ}$ C) de tales respuestas en relación a los grupos testigos.	63
XI Temperatura letal incipiente superior (TLIS) de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes.	69
XII Temperatura letal incipiente inferior (TLII) de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes. Media \pm desviación estándar.	71
XIII Temperatura preferida durante el día y la noche por las hembras y los machos de <i>Poecilia sphenops</i> a temperaturas de aclimatación fluctuantes y variación natural (control).	76
XIV Temperaturas de evitación durante un ciclo de 24 h de las hembras y de los machos de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes.	77
XV Temperaturas de evitación de las hembras y de los machos de <i>Poecilia sphenops</i> aclimatada a temperaturas fluctuantes.	79
XVI Respuestas térmicas características de las zonas de tolerancia y resistencia de <i>P. sphenops</i> aclimatada a diferentes regímenes de temperatura. En paréntesis se señalan los cambios de las respuestas relativas (%) a la temperatura de aclimatación. TCM _{max} y TCM _{min} , temperaturas críticas máxima y mínima; TLIS y TLII, temperaturas letales incipientes superior e inferior; TES y TEI, temperaturas de evitación superior e inferior; TP, temperatura.	85

LISTA DE TABLAS (Continuación)

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
XVII	Promedios de la temperatura crítica máxima (TCMax) y mínima (TCMin) de varias especies de peces.	97
XVIII	Temperatura letal incipiente inferior (TLII) de varias especies de peces.	105
XIX	Temperatura preferida o preferendum final de varias especies de peces determinada en experimentos de laboratorio o de campo. * Preferendum final; ^a , moda; ^b , media; ^c , mediana; TAc, temperatura de aclimatación, TF, temperatura fluctuante; TA, temperatura ambiente; d, día; n, noche; h, hembra; m, macho.	109

COMPORTAMIENTO TERMORREGULADOR DE *Poecilia sphenops*
(Pisces:Poeciliidae) A TEMPERATURAS DE ACLIMATACION CONSTANTES Y
FLUCTUANTES.

I. INTRODUCCION

La temperatura es uno de los factores ambientales importantes que regula la distribución de los organismos acuáticos. En la naturaleza constituida por ambientes heterogéneos en espacio y tiempo los animales están expuestos a cambios térmicos frecuentes que compensan a través de mecanismos bioquímicos, neuroendocrinos y de comportamiento (Hoar, 1966).

El ambiente de un organismo ha sido clasificado por Fry (1947) con base en los parámetros fisicoquímicos como la luz, el oxígeno y la temperatura entre otros y por el efecto que estas variables tienen sobre los animales. La temperatura puede actuar como factor letal, controlador, limitante, enmascarador y directriz. Los factores letales, en general, restringen el intervalo ambiental en el cual puede vivir el organismo y destruyen su integridad fisiológica. Los factores controladores gobiernan la tasa metabólica dentro de un cierto intervalo; los limitantes también influyen dicha tasa pero reducen sus niveles máximos. Los factores directrices estimulan algún tipo de respuesta y los enmascaradores modifican el resultado del efecto de otros factores.

El efecto letal de la temperatura es independiente de la tasa metabólica y es limitante cuando influye dicha tasa provocando la muerte del organismo. También puede ser un factor

controlador cuando influye en la activación molecular de los componentes de la cadena metabólica (necesaria en la liberación de la energía requerida en las reacciones químicas); como factor directriz puede influir en las respuestas del animal cuando se relaciona con gradientes de temperatura ambiental (Fry, 1947).

Cuando la muerte del organismo es la consecuencia de la interacción de factores limitantes, como la temperatura y otro factor que altera la tasa metabólica, las relaciones intensidad-tiempo adquieren gran importancia. En esta relación, la intensidad de los factores se puede expresar como letal o subletal y en cuanto al tiempo de exposición, puede ser aguda o crónica, es decir, de lapsos cortos o a mediano o largo plazo.

Las respuestas adaptativas que permiten la actividad normal de un organismo en un cierto intervalo térmico sólo ocurren dentro de los límites impuestos por el genotipo aunque no son rígidos (Cossins y Bowler, 1987). Dentro de estos límites los animales son capaces de aclimatarse (en el laboratorio) o de aclimatizarse (en la naturaleza) mediante mecanismos de compensación térmica. Cuando los cambios de los factores ambientales sobrepasan los mecanismos de compensación, la regulación interna de un organismo se deteriora y sobreviene la muerte (Hoar, 1966). En los extremos térmicos experimentales o ambientales, la función del sistema nervioso con frecuencia se daña, lo que resulta en un comportamiento anormal a causa del bloqueo neuromuscular e inhibición presináptica (Friedlander *et al.* 1976; Prosser y Nelson, 1981; White, 1983).

Los organismos acuáticos reaccionan a las variaciones térmicas, al evitar temperaturas que pueden ser letales y prefieren otras que les permiten sobrevivir y reproducirse (Brett, 1956). Fry (1947) y Brett (1956) en un modelo gráfico mostraron la

relación entre las respuestas de los individuos a la temperatura (preferidas, evitadas y letales) con la temperatura de aclimatación, donde se define una zona de tolerancia y otra de resistencia (Fig. 1).

En la zona de tolerancia se ubican las temperaturas de evitación inferior y superior que los organismos frecuentan menos y la temperatura preferida. La temperatura preferida o preferendum térmico se puede conocer en condiciones de laboratorio cuando los animales se colocan en un gradiente horizontal de temperatura donde se congregan o se mantienen por más tiempo en un cierto intervalo. El preferendum térmico agudo es influenciado por la aclimatación previa y se determina en experimentos a corto plazo, usualmente en 2 h o menos después de ser colocados en el gradiente. Sin embargo, al dejarlos 24 h o más, los organismos comienzan a gravitar en una región de temperatura preferida específica que no es influenciada por la aclimatación térmica previa. Esta temperatura fue definida por Fry (1947) como el preferendum final que es “la temperatura alrededor de la cual los organismos se congregan al ser colocados en un gradiente térmico independientemente de su historia térmica anterior”. El autor también la refiere como “aquella donde la temperatura preferida es igual a la de aclimatación”.

La zona de tolerancia está limitada y separada de la zona de resistencia por las temperaturas letales incipiente inferior (TLII) y superior (TLIS); los límites de la TLII y TLIS representan la temperatura letal media (TL_{50}) donde el 50% de una población o de la muestra muere cuando son expuestos de 48 a 96 h a temperaturas letales (Brett, 1956; Fry, 1964; Reynolds y Thomson, 1974a). La tolerancia térmica de un organismo se basa en la temperatura letal incipiente, sin embargo, los peces son más sensibles a los cambios térmicos

que al efecto letal, por lo que al encontrarse dentro del intervalo de temperaturas no letales, las temperaturas de evitación limitan un área referida como la zona de preferencia térmica (Giattina y Garton, 1982). La zona de preferencia térmica de un organismo refleja el óptimo de temperatura para los procesos biológicos, los cuales funcionan dentro de un intervalo de temperatura del habitat de la especie y se vuelven más eficientes cerca del preferendum final (Fig. 1).

Después de la zona de tolerancia se encuentra la zona de resistencia (Fig. 1), que se caracteriza por la interacción de la temperatura y el tiempo. El límite inferior y superior de esta zona está representada por la temperatura crítica mínima y máxima (TCMin y TCMax), las cuales son utilizadas como indicadores de estrés y adaptación de los invertebrados y vertebrados poiquiloterms (Paladino *et al.* 1980).

Cowles y Bogert (1944) definen a la temperatura crítica máxima como “el punto térmico en el cual la actividad locomotora comienza a desorganizarse y los organismos pierden la habilidad de escapar de las condiciones que los llevarán rápidamente a la muerte”. Como el término representa un método y un parámetro, Cox (1974) modifica el concepto redefiniéndolo como “la media aritmética de los puntos térmicos en los cuales la actividad locomotora de los organismos comienza a desorganizarse y los organismos pierden la habilidad de escapar de las condiciones que los llevarán rápidamente a la muerte al calentarse o enfriarse el medio desde una temperatura previa de aclimatación a una tasa constante lo suficientemente rápida que permita a la temperatura corporal cambiar con la temperatura del medio”. Cuando los animales pierden el equilibrio o se observan espasmos musculares finaliza la prueba.

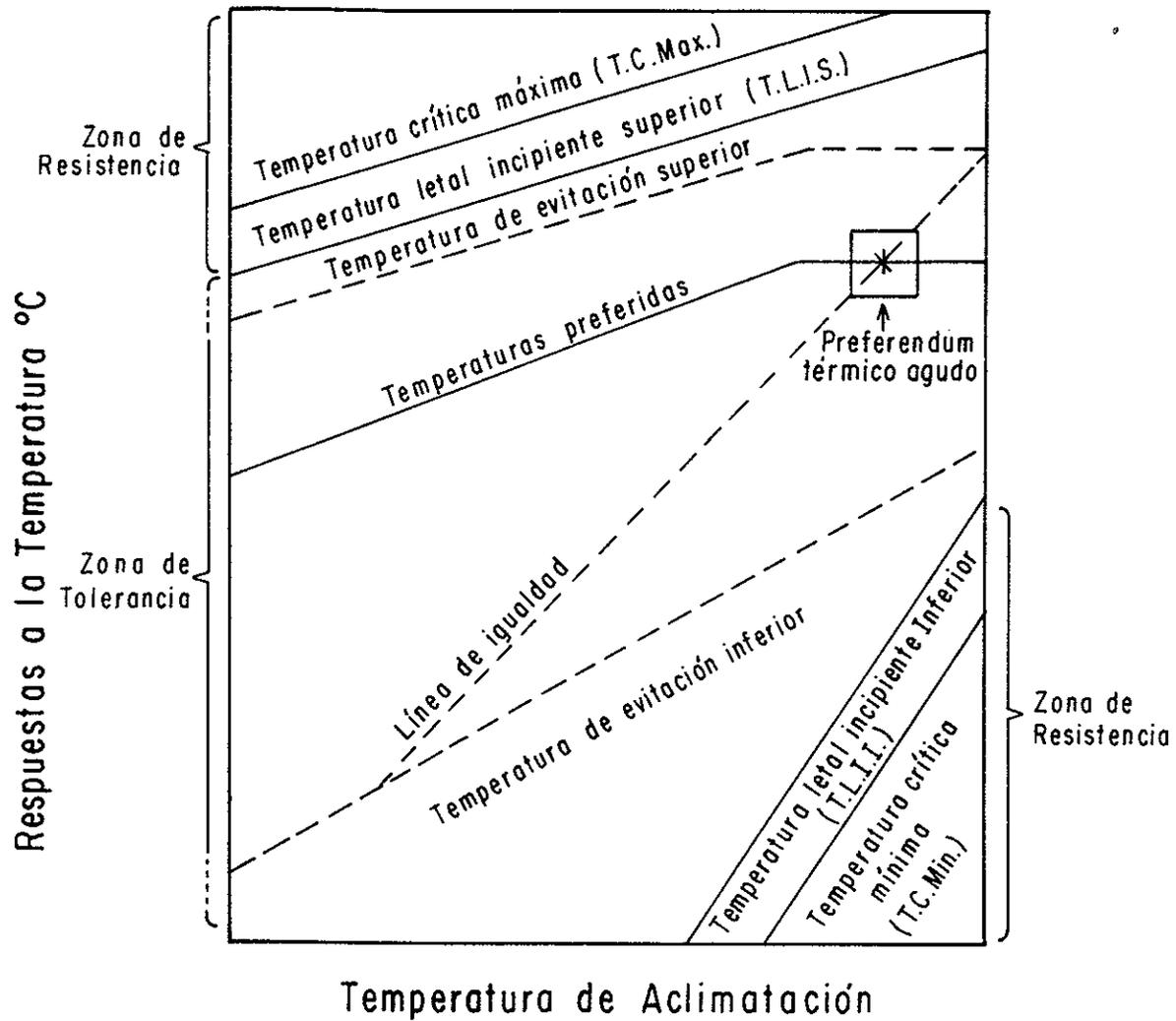


Figura 1. Esquema de las respuestas térmicas de un organismo poiquilotermo. Tomado de Fry (1947) y Brett (1952).

Las respuestas de comportamiento de un organismo a la temperatura, determinadas con base en los lineamientos del polígono propuesto por Fry (1947) y Brett (1956), permiten predecir la conducta del individuo en ambientes termolábiles al conocer los límites y el intervalo óptimo de temperaturas en la cual la especie puede ser cultivada.

Los organismos tienen la capacidad de ajustar sus procesos fisiológicos para compensar el efecto directo de las variaciones de temperatura que experimentan diaria y estacionalmente en su hábitat. La adaptación de los organismos se puede conocer en condiciones de laboratorio, donde el trabajar con una sola variable como es el caso de la temperatura, permite predecir las diferentes respuestas que ocurren naturalmente en las estaciones progresivas del año (Cossins y Bowler, 1987).

Al clasificar las respuestas de los animales en un esquema basado en la comparación de la tasa de los procesos biológicos Precht (1958) y Prosser (1973) observaron varios patrones de aclimatación en relación a la temperatura, al transferir a los especímenes a una nueva temperatura después de un período de aclimatación. Los animales aclimatados a la temperatura T_1 y expuestos a T_2 , si después de un cierto tiempo la tasa no ha cambiado, no ocurrió adaptación. Sin embargo, si la tasa es alterada indica que hubo un ajuste, si la tasa en T_2 es idéntica a la original es una adaptación completa (ideal); es parcial si la tasa está situada entre la ideal y la no adaptación. Ocasionalmente, la tasa disminuye para dar una respuesta sobrecompensatoria que incrementa hasta ser una respuesta inversa. Usualmente, la compensación inversa está asociada con patrones específicos de comportamiento.

La expresión más obvia de compensación fisiológica es el funcionamiento locomotor y la actividad espontánea de los organismos a las diferentes temperaturas de aclimatación.

Cossins y Bowler (1987) han observado que al cambiar la temperatura del medio el sistema nervioso central (SNC) tiene un papel importante en controlar la actividad espontánea y el funcionamiento muscular, mientras que el sistema neuroendocrino esta involucrado en controlar las respuestas adaptativas de los tejidos restantes.

La temperatura también ocasiona estrés en los organismos al interferir en el funcionamiento normal de ciertos procesos biológicos que están fuera del intervalo térmico óptimo. El estrés térmico se refiere al cambio de temperatura que produce un disturbio significativo en las funciones normales de los organismos y disminuye la probabilidad de sobrevivencia (Pickering, 1981).

Existen varias teorías sobre los mecanismos de muerte provocada por temperaturas altas, debido a que, son escasos los estudios que relacionan la causa y el efecto en la identificación de los mecanismos de muerte por el calor, así como, la separación de los procesos que inician la muerte como una consecuencia secundaria o terciaria de dichos procesos. Varios estudios en peces sugieren que el debilitamiento osmorregulatorio es el evento que precede la muerte al ocasionar efectos patológicos en el epitelio branquial o dificultar el incremento en la demanda de oxígeno en un ambiente con concentraciones menores a 4.0 mg O₂ /L. El daño en la superficie respiratoria conduce a la hipoxia, la cual influye en el funcionamiento normal del cerebro y ocasiona la muerte (Cossins y Bowler, 1987).

Un punto de vista diferente, propone que el sistema nervioso central es vulnerable a las temperaturas extremas y la perturbación directa de la función neuronal causa la pérdida general de la integración nerviosa y el control de la actividad autónoma y neuromuscular. La

actividad espontánea de ciertas neuronas centrales disminuye en temperaturas por arriba del nivel crítico, las cuales corresponden a aquellas que causan el debilitamiento motor y de comportamiento (Friedlander *et al.*, 1976).

Los efectos letales ocasionados por el frío son menos estudiados que para el calor, particularmente, porque el punto de muerte es más difícil de establecer y los organismos se quedan quietos a temperaturas bajas. El frío presenta dos problemas para los organismos y depende de su sensibilidad. El daño por el frío y la muerte pueden ocurrir a temperaturas por abajo de los 0 °C; los efectos del enfriamiento en ausencia de formación de hielo produce un estado conocido como el coma por frío. Por otra parte, la muerte de los organismos más resistentes puede ocurrir sólo a temperaturas en las cuales los fluidos corporales se congelan. Se ha propuesto en los peces y otros organismos acuáticos que las temperaturas bajas ocasionan el debilitamiento del sistema osmorregulador y respiratorio antes que se produzca la muerte. Sin embargo, Prosser y Nelson (1981) proponen que el comportamiento de los organismos por el frío está asociado al sistema nervioso central.

II. ANTECEDENTES

Los estudios del comportamiento termorregulador de los organismos se realizan en ambientes naturales y en condiciones controladas porque actualmente se han generado cambios en la temperatura del agua debido al calentamiento del sistema acuático, por causas del efecto de la deforestación, la construcción de represas o por la modificación de una

cuenca y de las descargas de las plantas termoeléctricas (Gift, 1977; Giattina y Garton, 1982).

Como la temperatura es el factor principal que afecta los procesos fisiológicos de los organismos, no es sorprendente que los animales móviles como los peces, exhiban respuestas locomotoras a estímulos térmicos y se congreguen en zonas donde existan temperaturas óptimas (Reynolds, 1977). Los peces desempeñan un papel importante en los sistemas acuáticos por lo cual se han realizado numerosos estudios sobre la tolerancia térmica con base en diferentes temperaturas de aclimatación fijas y en algunos casos con fluctuaciones térmicas (Fry, *et al.*, 1942; Cox, 1974; Feldmeth *et al.* 1974; Cherry *et al.*, 1975, 1977; Lee y Rinne, 1981; Reynolds y Casterlin, 1979b).

Los peces que viven en ambientes heterotérmicos tienen respuestas de comportamiento en función de la temperatura que experimentan, por lo cual permanecen en áreas con ciertas temperaturas y evitan aquellas que les pueden ser adversas (Neill *et al.*, 1972). Con diferentes especies se ha demostrado que al ser colocadas en un gradiente térmico se congregan en áreas específicas en la cual son menos activos y están libres de estrés. Esta área representa el intervalo de temperaturas óptimas donde el organismo se alimenta y eficientiza el gasto energético el cual puede ser canalizado al crecimiento, la reproducción y otros procesos biológicos (Hoar, 1966; Reynolds, 1977; Pickering, 1981). Se ha demostrado que bajo ciertas condiciones experimentales los procesos fisiológicos tienen diferentes óptimos térmicos. Al respecto, Brett (1971) observó que *Oncorhynchus nerka* normalmente selecciona 15 °C, donde la tolerancia a la temperatura, la preferencia

térmica, la tasa metabólica, la velocidad de natación, el trabajo cardíaco y el crecimiento estuvieron en el óptimo fisiológico.

En los juveniles de *Lepomis macrochirus* que fueron aclimatados por Beitinger (1977) a 25 °C, el intervalo de temperatura preferida fue de 29.5 a 33.1 °C, con una temperatura media de 31.2 °C la cual consideró como el preferendum final de la especie. Badenhuizen (1967) señaló para la *Tilapia mossambica* un preferendum final de 28.5 °C en un intervalo de 27 a 33.5 °C. En *Perca flavescens* (perca amarilla) aclimatada a 24 °C McCauley y Read (1973) mencionan temperaturas preferidas en un intervalo de 20 - 23.3 °C para los juveniles y de 17.6 - 20.1 °C en los adultos, con lo cual establecen que la edad de los organismos desempeña un papel importante en la selección de la temperatura.

En el género *Ictalurus*, Crawshaw y Hammel (1974) registraron un preferendum final de 26 °C y Richard e Ibara (1978) indican un valor de 27.3 °C para *I. nebulosus*. En *I. catus* se estableció la relación entre la temperatura preferida y el crecimiento óptimo de la especie (Kellog y Gift, 1983).

Otros estudios también demuestran que existe una relación entre la temperatura de aclimatación y el comportamiento termorregulador de los organismos. En este sentido, Cherry *et al.* (1975, 1977) registraron la preferencia térmica y las temperaturas de evitación y letales de 15 especies de peces aclimatados a 30 °C en verano y a 6 °C en invierno. En los centrarquidos, ictalúridos y varios ciprínidos, observaron preferencias térmicas que exceden la temperatura de aclimatación de 12 a 27 °C con una diferencia mayor a 10 °C entre las temperaturas de evitación inferior y superior.

En el estadio juvenil de *I. punctatus*, se han realizado trabajos relacionados con la resistencia al calor (Allen y Strawn, 1971); la influencia de la temperatura en el comportamiento de alimentación (Randolph y Clemens, 1976); así como la temperatura de tolerancia y preferida de los bagres inmaduros (Cheetham *et al.* 1976) entre otros.

Con respecto a la Familia Poeciliidae, las investigaciones se han centrado en su mayoría en la especie *Gambusia affinis*. En estos organismos se ha estudiado el metabolismo respiratorio tomando en cuenta la temperatura, el oxígeno disuelto y el sexo (Cech *et al.*, 1985). Ray (1976) menciona que las hembras de *G. affinis* son más tolerantes al calor que los machos y que además tienen un ritmo diurno de resistencia al calor; Otto (1973) dice que *G. affinis affinis* no sobrevive por periodos largos a la temperatura de 42 °C registrada en el campo y que el límite letal es 4 °C por abajo del máximo observado en el medio. Winkler (1979, 1985) ha registrado que existen diferencias consistentes en la tolerancia térmica en las poblaciones del pez mosquito de áreas frías y calientes del sur de Arizona aclimatado a temperaturas constantes y cíclicas de campo, donde la temperatura preferida es de 31 °C.

En otros trabajos en *G. affinis* se menciona el efecto de la temperatura y la salinidad sobre la asimilación, el crecimiento y la eficiencia de conversión del alimento (Shakuntala y Reddy, 1979) y en los juveniles de esta especie se ha observado la interacción de la ración de alimento y de la temperatura en el crecimiento y la actividad natatoria (Wurtsbaugh y Cech, 1983).

Existen muy pocas investigaciones que relacionan el efecto de las temperaturas de aclimatación fluctuantes con el comportamiento termorregulador de los organismos. Müller

(1977) estudió la temperatura preferida de *Carassius auratus* y *Salvelinus fontinalis* aclimatadas a temperaturas constantes y fluctuantes. El autor colocó a los peces en una cámara de aclimatación donde sólo la mitad del cuerpo fue gradualmente aclimatada y demostró que la historia térmica de la cabeza, específicamente el cerebro controla la selección de la temperatura. En *Cyprinodon nevadensis amargosae* y en *Gambusia affinis affinis* las temperaturas fluctuantes se asociaron con un incremento en la tolerancia térmica (Feldmeth *et al.*, 1974; Otto, 1974). Otros trabajos con temperaturas fluctuantes han dado a los resultados un enfoque evolutivo cuando ha ocurrido un aislamiento geográfico como es el caso de las poblaciones de *Cyprinodon nevadensis* (Brown y Feldmeth, 1971) o los han relacionado con tasas de crecimiento mayor y altas mortalidades cuando se estudia la temperatura letal incipiente superior (Hokanson *et al.*, 1977; Diana, 1984). Diana (1983) menciona que la tasa metabólica de *Micropterus salmoides* aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes son similares. Cox (1974) evaluó con base en la temperatura crítica máxima el estado de aclimatación de los juveniles de *Morone saxatilis* cuando fueron expuestos a un régimen de temperaturas constantes y fluctuantes. La fluctuación térmica periódica causó en los organismos un aumento en la tolerancia en función del incremento en el número de ciclos de temperatura por día y nunca se aclimató a la temperatura máxima del ciclo. Sánchez *et al.* (1984) evaluaron la influencia de diferentes regímenes de temperatura sobre la asimilación, la conversión alimenticia y la eficiencia de crecimiento de *Sarotherodon mossambicus* y comprobaron que el régimen fluctuante de 26 °C durante la noche y de 31 °C en el día fue más favorable para el crecimiento de los organismos que cuando se mantienen en regímenes estables.

Características de la familia Poeciliidae

Los poecílicos comprenden más de 190 especies, clasificadas en 22 géneros y 12 subgéneros. Son organismos pequeños de menos de 5 cm de longitud. Se distribuyen desde el noreste de los Estados Unidos hasta el sur del Río La Plata al norte de Argentina. La mayor diversidad se encuentra en América Central y en México. Estos organismos habitan diferentes ambientes en las zonas tropicales y templadas; desde regiones desérticas hasta ríos, lagos, manantiales, ciénagas salobres y dulces, costas y manglares pantanosos salinos (Meffe y Snelson, 1989).

Los poecílicos ocupan una gran diversidad de hábitat lo cual indica que son tolerantes y altamente adaptables a los cambios ambientales. Meffe y Snelson (1989) mencionan que hay dos factores principales que han ayudado a los organismos en la conquista de los diversos hábitat; por una parte, una sola hembra grávida puede fundar una nueva población y por otra, su éxito ecológico se empalma con la posibilidad de tolerar diferentes salinidades y temperaturas lo que les confiere capacidad para sobrevivir y mantener la población en un hábitat subóptimos. Los poecílicos tienen diversos hábitos alimenticios; hay piscívoros (*Belonesox belizanus*), omnívoros (*Gambusia affinis*) y herbívoros (*Poecilia latipinna*).

Para la investigación científica la familia Poeciliidae es de gran interés; porque se han realizado trabajos de genética, etológicos y también en lo referentes a la determinación del sexo. Estos peces también se utilizan en parasitología y existe una amplia información sobre

la fisiología, farmacología y toxicología. Además se utilizan como control biológico y algunas especies tienen importancia como peces de ornato (Meffe y Snelson, 1989).

México es un País que tiene una amplia diversidad de fauna acuática sobre la cual son escasos los estudios ecológicos, genéticos y fisiológicos que son imprescindibles para poder cultivar nuevas especies y satisfacer las demandas alimenticias de un País en continuo crecimiento demográfico.

Poecilia sphenops tiene una amplia distribución geográfica, es de pequeño tamaño, tiene una alta tasa de reproducción, un rápido crecimiento y gran tolerancia a las variaciones ambientales, por lo tanto podría considerarse como una opción en la producción de alimento vivo para especies de importancia comercial con hábitos carnívoros como *Micropterus* spp y *Lepisosteus* spp y también para el consumo humano. Por tal razón es necesario complementar la información existente con estudios fisiológicos que permitan conocer, más profundamente, los mecanismos de respuesta de la especie a los factores ambientales, como la temperatura.

III. OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar el comportamiento termorregulador de *Poecilia sphenops* expuesto a temperaturas de aclimatación constantes y fluctuantes.

Objetivos específicos

Conocer en los poecílicos aclimatados a dos regímenes de temperaturas constantes y fluctuantes:

- * La temperatura preferida y calcular las temperaturas de evitación superior e inferior con el fin de establecer la zona de tolerancia.
- * Evaluar la temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII).
- * Conocer las diferentes respuestas de estrés térmico y determinar la temperatura crítica máxima (TCMax) y mínima (TCMin).
- * Cuantificar el estrés provocado por las altas y bajas temperaturas en la orientación de los organismos reflejado en la modificación de la temperatura preferida y de evitación inferior y superior.
- * Con los datos obtenidos construir el modelo gráfico de respuestas a la temperatura de *P. sphenops* con el fin de establecer las zonas de tolerancia y de resistencia.

* Con base en las temperaturas de evitación estimar la zona de preferencia térmica y el grado de euritermalidad de la especie.

* Comparar ambos regímenes de temperatura con el fin de establecer el intervalo térmico en el cual *Poecilia sphenops* se desempeña óptimamente.

IV. MATERIALES Y METODOS

IV.1 TERMORREGULACION DE *Poecilia sphenops* EN TEMPERATURAS DE ACLIMATACION CONSTANTES Y FLUCTUANTES

Los peces *Poecilia sphenops* de 2 a 6 cm de longitud total fueron recolectados en la represa Piedra Azul del Municipio de Teotitlán del Valle (17 ° Lat. N. y 97° 30' Long. E.), Estado de Oaxaca.

Los peces se recolectaron con un chinchorro de apertura de malla de 1.5 cm y se transportaron al laboratorio de ecofisiología por vía aérea en bolsas de polietileno con agua del medio saturada de oxígeno.

Mantenimiento y aclimatación

En el laboratorio, los animales se colocaron en tres estanques circulares de 380 l cada uno a la temperatura de recolecta (26°C). Debido a que en el lugar de muestreo existen otras especies pertenecientes a la familia Poeciliidae, para poder identificar la especie, los peces se mantuvieron en cuarentena; durante este lapso se aplicó un tratamiento profiláctico con 6.75 mg / L de tetraciclina con el fin de eliminar posibles parásitos y bacterias. Terminada la cuarentena se inició la aclimatación de los peces a la temperatura. Se colocaron cuatrocientos peces en cada uno de los seis estanques circulares y se mantuvieron por un mes a 20, 23, 26, 29, 32 y 35 ± 1 °C. Estas temperaturas se eligieron con base en los registros de temperatura de un año del lugar de muestreo. Durante esta fase, se mantuvo un fotoperiodo natural (luz-obscuridad).

Los organismos que se expusieron a temperaturas de aclimatación fluctuantes se colocaron en dos estanques circulares de 380 L cada uno (Fig. 2) regulados para un termociclo de 24 h. En el primer ciclo (que se denominó simétrico), el período de calentamiento fue de 20 a 29 °C en 5 h, seguido por un intervalo en el que se conservó la temperatura a 29 °C por 7 h; después hubo un período de enfriamiento de 29 a 20 °C en 5 h; ésta temperatura se mantuvo por 7 h antes de iniciar el nuevo ciclo (5-7-5-7 h). Para el segundo termociclo (que se denominó asimétrico), el período de calentamiento fue de 20 a 29 °C en 4 h, seguido por un intervalo de 10 h a la máxima temperatura (29 °C). Posteriormente hubo un período de enfriamiento hasta la temperatura mínima de 20 °C en 5 h, la que se mantuvo por 5 h antes del nuevo ciclo (4-10-5-5 h). El mismo diseño se utilizó para la fluctuación térmica de 26 a 35 °C. En los dos estanques donde se encontraban los organismos se instalaron dos calentadores de 1000 W regulados por un termostato, los cuales se conectaron a un controlador automático (Chrontol XT) que iniciaba las fases de encendido y apagado de los calentadores en el momento establecido. El calentamiento se inició a las 6 A.M. y cuando la temperatura del agua alcanzó los 29 °C, el controlador automático la mantuvo hasta que se inició el ciclo de enfriamiento, el cual se efectuó a través del recambio de agua desde el estanque almacenamiento (Fig. 2) que tenía una temperatura de 17 °C. Para el termociclo simétrico el recambio de agua fue de 550 ml/min y en el asimétrico el recambio fue de 660 ml/min. Como los estanques donde se encontraban los 800 peces tenían un controlador de nivel, el excedente de agua se recolectó en otro estanque y se retornó posteriormente al estanque de abastecimiento (17 °C) (Fig. 2).

Para el sistema experimental del termociclo 26-35 °C, que se hizo en la época de verano, la temperatura del agua en el estanque de abastecimiento fue enfriada con un recirculador NESLAB RTE-220. Las horas de inicio del período de calentamiento y enfriamiento fueron iguales a las del termociclo de 20 a 29 °C. Adentro de los estanques se instaló un termógrafo para conocer cada 24 h la fluctuación de la temperatura de aclimatación (termociclos) y durante esta fase, se mantuvo un fotoperiodo 12 h luz : 12 h oscuridad.

Los animales de ambos regímenes térmicos fueron alimentados *ad libitum* dos veces al día con una dieta elaborada para bagre que contenía 35% de proteína.

El alimento proporcionado a *Poecilia sphenops* fue adquirido en Agroservicios de Cajeme, S.A. de C.V. en dos oportunidades. Los resultados de los análisis bromatológicos realizados indicaron que el obtenido la primera vez, tenía un menor porcentaje de proteínas y lípidos con respecto al adquirido más adelante (A2). El porcentaje de carbohidratos fue mayor (5.76%) en el A1 (Tabla I).

Tabla I. Análisis proximales del alimento utilizado en *Poecilia sphenops*.

Alimento	Proteínas (%)	Carbohidratos (%)	Lípidos (%)
A1	26.50	5.76	3.65
Información bromatológica	(32.00) min	(8.00) max	(3.00) min
A2	36.00	3.83	5.45

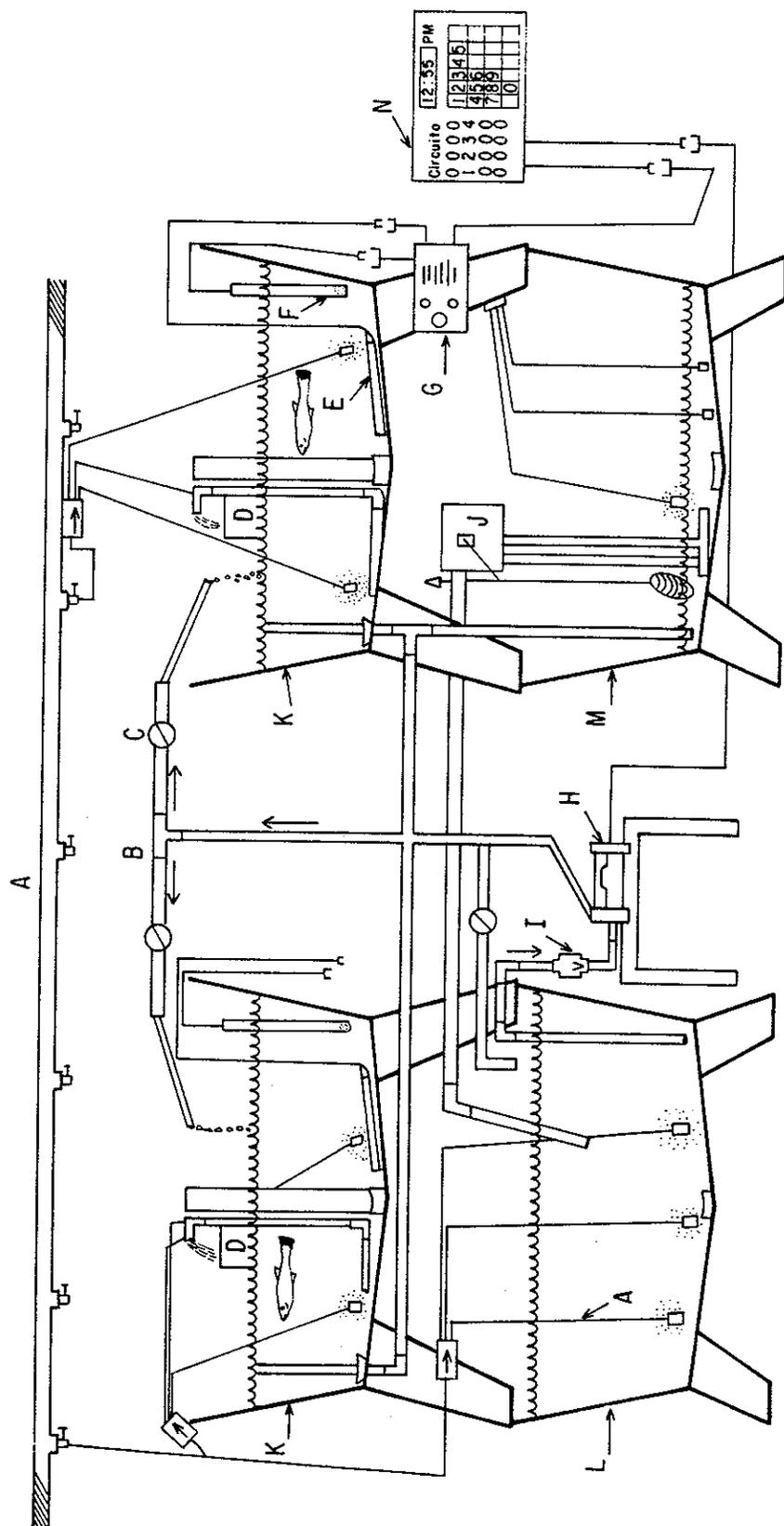


Figura 2. Sistema utilizado en la aclimatación de *Poecilia sphenops* a temperaturas fluctuantes. Aire, A; inyector de agua, B; llave de paso, C; filtro biológico, D; resistencia de 1000 W, E; termocupla, F; regulador electrónico de la termocupla y el calentador, G; motobomba, H; válvula de flujo unidireccional, I; motobomba de nivel, J; estanques de aclimatación, K; estanque de abastecimiento de agua (17 °C), L; estanque de captación del agua de los estanques de aclimatación, M; controlador del tiempo, N.

La limpieza de los estanques se realizó diariamente para sustraer el alimento remanente, las heces y los peces enfermos o muertos. Para conocer las condiciones fisicoquímicas de los estanques de mantenimiento en los cuales se aclimataron a los animales, dos veces por semana se registraron la concentración de oxígeno (Oxímetro YSI modelo 50B), el pH (Orion modelo SA 230), la dureza (Hach modelo 5B Cat. No. 1453-00), la concentración de amonio (método Nessler) y la salinidad del agua (Labcomp modelo SCT-100). Los registros de temperatura se realizaron diariamente en los estanques de aclimatación con temperaturas constantes y en los termociclos se instaló un termógrafo que registró cada 30 min durante 30 días la información correspondiente a las temperaturas de aclimatación fluctuantes.

Los valores de la concentración de oxígeno se mantuvieron sobre el nivel crítico (4 mg/L) incluso en el estanque que tenía la temperatura de aclimatación de 35 °C. Los valores de la concentración de amonio fueron más altos en los estanque de aclimatación de 23, 26 y 32 °C, lo cual se debió probablemente a que había más organismos y por lo tanto debía suministrarse una mayor cantidad de alimento. En los estanques de la fluctuación térmica la concentración de amonio fue menor a 1.4 mg/L (Tabla II).

El pH fue similar en todas las condiciones de aclimatación; el agua tenía una dureza mayor a los 500 mg/L de CaCO₃ y como no hay registros de la dureza del agua en la zona de muestreo no fue posible compararlo (Tabla II). La dureza del agua en los estanques de la fluctuación térmica es menor a los 380 mg /L CaCO₃ porque el agua que abastece al nuevo Departamento de Acuicultura proviene de otro lugar. La variación de la temperatura en el termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 °C en la más alta y más baja fue de 28.99 ± 0.22

$^{\circ}\text{C} - 21.20 \pm 0.56$ $^{\circ}\text{C}$ y de 29.25 $^{\circ}\text{C} \pm 0.26 - 21.12 \pm 0.77$ $^{\circ}\text{C}$ respectivamente. En los estanques con las temperaturas de aclimatación de 26-35 $^{\circ}\text{C}$, los valores fueron de 34.82 ± 0.40 $^{\circ}\text{C} - 25.37 \pm 0.49$ $^{\circ}\text{C}$ para la temperatura más alta y más baja del termociclo simétrico; en el asimétrico la temperatura más alta y baja fluctuaron en 34.03 ± 0.21 $^{\circ}\text{C}$ y 25.72 ± 0.25 $^{\circ}\text{C}$ respectivamente. Durante el tiempo de aclimatación los termociclos permanecieron estables (Fig 3).

Los experimentos se iniciaron después que los animales se aclimatadron durante 30 días a las temperaturas constantes y fluctuantes. Los peces no se alimentaron durante 24 h previas; posteriormente, se realizaron los diferentes experimentos que tuvieron como objetivo determinar las temperaturas críticas máxima y mínima; las temperaturas letales incipiente superior e inferior; la temperatura preferida de las hembras y de los machos separadamente, para establecer el preferendum agudo y final. También se evaluó el efecto del enfriamiento y del calentamiento del medio acuático en la orientación de los peces reflejado en la modificación de la temperatura preferida y en las de evitación superior e inferior. Todos los experimentos se realizaron por duplicado y sólo en los peces aclimatados a la fluctuación térmica se iniciaron una hora después de haber estado expuestos a la temperatura máxima (29 y 35 $^{\circ}\text{C}$).

Tabla II. Parámetros fisicoquímicos en los estanques de aclimatación de *Poecilia sphenops* con diferentes regímenes térmicos. Media \pm desviación estándar. SI, simétrico; AS, asimétrico.

Régimen Térmico (°C)	OD (mg O ₂ /L)	Dureza (mg CaCO ₃ /L)	Amonio (mg NH ₄ ⁺ /L)	Salinidad (‰)	PH	
Temperatura de Aclimatación Constante (°C)						
20.8 \pm 1.15	8.30 \pm 0.58	512 \pm 110	1.47 \pm 1.29	1.28 \pm 0.48	7.7 \pm 0.29	
22.8 \pm 0.60	8.13 \pm 0.69	514 \pm 109	2.12 \pm 1.77	1.38 \pm 0.80	7.7 \pm 0.26	
25.9 \pm 0.52	7.28 \pm 0.43	531 \pm 131	2.26 \pm 1.78	1.67 \pm 0.84	7.8 \pm 0.16	
28.3 \pm 1.26	6.01 \pm 0.66	601 \pm 155	1.77 \pm 1.13	1.49 \pm 0.56	7.7 \pm 0.16	
32.5 \pm 0.68	6.36 \pm 0.49	584 \pm 189	2.69 \pm 2.45	1.41 \pm 0.69	7.8 \pm 0.21	
34.4 \pm 0.61	5.66 \pm 0.53	630 \pm 135	1.76 \pm 1.68	1.43 \pm 0.84	7.8 \pm 0.21	
H ₂ O potable	-----	516 \pm 108	0.11 \pm 0.09	0.95 \pm 1.44	7.1 \pm 0.20	
Temperatura de Aclimatación Cíclica (°C)						
A. 20/29	SI	6.56 \pm 0.54	350 \pm 12.1	-----	0.66 \pm 0.01	7.9 \pm 0.12
	AS	6.24 \pm 0.24	376 \pm 10.1	-----	0.54 \pm 0.13	7.8 \pm 0.13
B. 26/35	SI	5.53 \pm 0.23	278 \pm 21.4	1.32 \pm 0.33	0.61 \pm 0.18	7.7 \pm 0.15
	AS	5.25 \pm 0.23	270 \pm 18.4	0.97 \pm 0.07	0.60 \pm 0.17	7.6 \pm 0.15
Agua potable	-----	231 \pm 10.1	0.07 \pm 0.02	0.50 \pm 0.13	7.3 \pm 0.26	

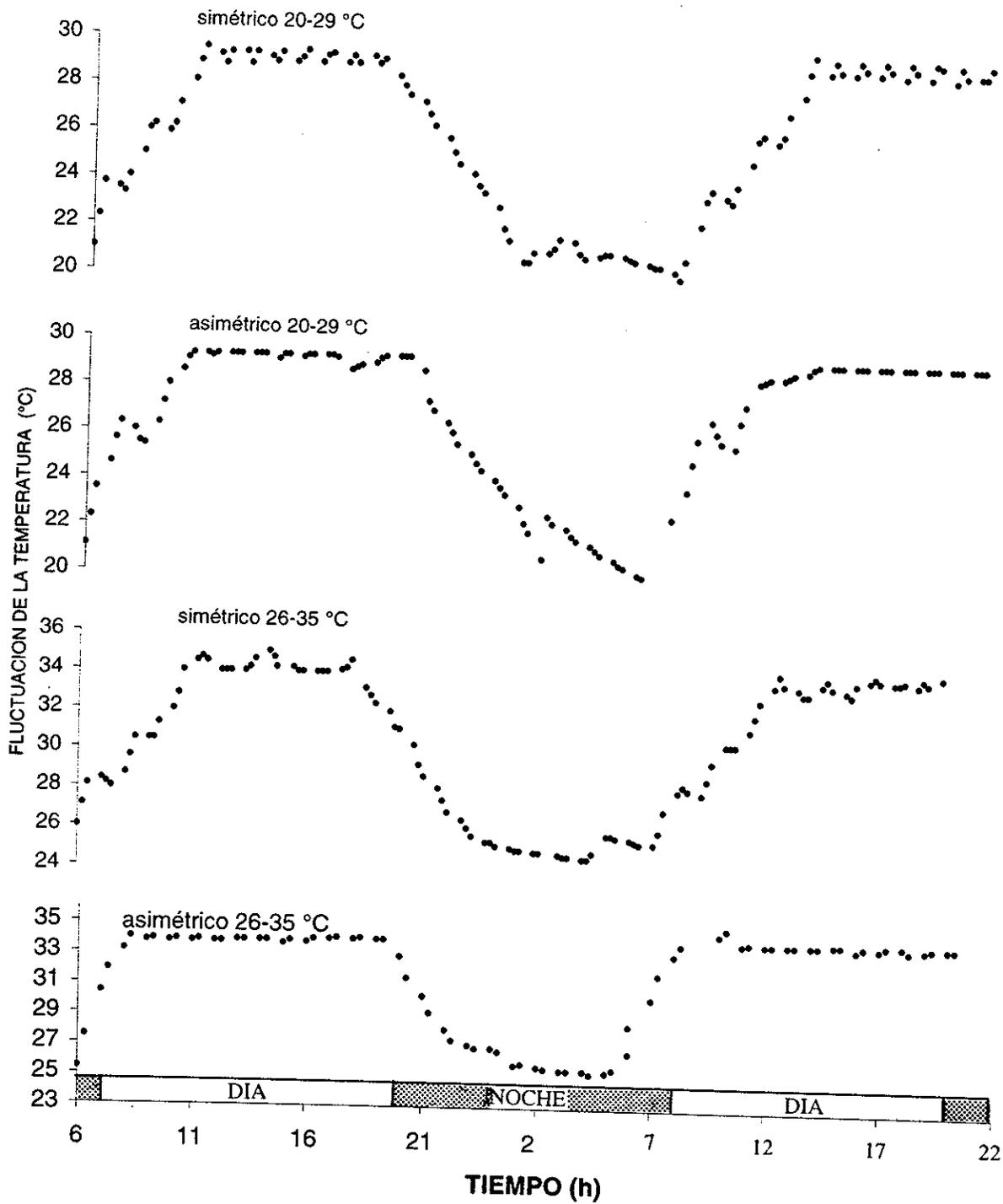


Figura 3. Variación de la temperatura en los estanques donde los peces se aclimataron a las fluctuaciones de temperatura de 20-29 °C y de 26-35 °C.

Temperatura crítica máxima (TCMax) y mínima (TCMin)

Entre las respuesta de estrés térmico agudo la **temperatura crítica máxima** se ha identificado en los peces con el inicio de los espasmos musculares o con la pérdida del equilibrio (Paladino *et al.* 1980). En este trabajo se realizaron ensayos preliminares para identificar las respuestas de estrés de *Poecilia sphenops*; en los ejemplares que se expusieron a un aumento de temperatura a una tasa de 1 °C / min se observaron las siguientes respuestas secuenciales: aumento de actividad (AA); espasmos musculares (EM), pérdida del equilibrio (PE) y muerte. Una vez que dichas respuestas fueron identificadas, se utilizó un acuario de 56 L que contenía 14.7 L de agua en el cual se colocó un calentador de 1000 W. Con objeto de difundir el calor homogéneamente se colocaron piedras de aireación. El experimento se inició con el agua a la misma temperatura de aclimatación y con 15 organismos (1.08 ± 0.27 g; 3.10 ± 0.25 cm longitud estándar). Para aminorar el efecto de la manipulación el incremento de la temperatura se inició después de 20 min; en seguida, se registró la temperatura en la que dos observadores entrenados identificaron las respuestas de estrés térmico descritas anteriormente.

La TCMax se caracterizó con la respuesta de pérdida del equilibrio cuando los peces fueron incapaces de escapar de esta situación al permanecer inmóviles y flotar de lado; posteriormente se evaluó la sobrevivencia hasta 48 h después de ser transferidos a los estanques de mantenimiento.

En la investigación de las respuestas al frío de *P. sphenops*, los peces provenientes de cada temperatura de aclimatación (N=15; 1.46 ± 0.49 g y 3.67 ± 0.39 cm de longitud

estándar) se colocaron en un acuario de 26 x 20.5 x 31 cm que contenía 6.8 L de agua y un calentador para mantener constante la temperatura a la cual los animales habían sido aclimatados. Un segundo acuario de mayor capacidad (50.5 x 26.5 x 31 cm) con 8.4 L de agua se conectó a un enfriador de recirculación (Neslab HX-100) lo que mantuvo la temperatura del agua en 1 °C. El acuario pequeño que contenía los peces se introdujo en el baño frío y la temperatura disminuyó a una tasa de 1.26 ± 0.25 °C / min hasta registrar las temperaturas en las cuales dos observadores entrenados reconocieron las respuestas de estrés inducidas por las temperaturas bajas. Dichas respuestas fueron, la disminución de la actividad (DA), actividad rápida esporádica con espasmos musculares (AE + EM) y el estado de coma por frío (EC).

La **temperatura crítica mínima** (TCMin) se caracterizó con el estado de coma, al observar que los peces permanecieron inmóviles, con un obscurecimiento del cuerpo y una pérdida gradual del equilibrio; posteriormente se evaluó la sobrevivencia hasta 48 h después de ser transferidos a los estanques de mantenimiento.

En el momento en que se observaron, independientemente, las respuestas de EM, PE, AE + EM y el EC en los cuatro grupos de peces, estos se transfirieron rápidamente al gradiente térmico que tenía un intervalo de temperaturas de 10 a 40 °C y se colocaron en la cámara que tenía una temperatura similar a la de aclimatación. Esta transferencia se hizo para conocer el efecto del estrés térmico agudo ocasionado por incrementar o disminuir la temperatura del medio sobre la orientación de los peces reflejado en la modificación de la temperatura preferida. Durante el tiempo que los organismos permanecieron en el gradiente

térmico, se anotó la posición individual de los animales y la temperatura de la cámara donde se encontraban cada 10 min durante dos horas.

Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)

Para conocer la **temperatura letal incipiente superior (TLIS)** se utilizó el procedimiento de Kilgour *et al.* (1985), es decir, se introdujeron los peces en una serie de acuarios con diferentes temperaturas y se registró el tiempo transcurrido durante el cual ocurrió el 50 % de mortalidad. En el intervalo térmico experimental, se incluyó la TCM_{max} a partir de la cual se establecieron las temperaturas experimentales de cada condición de aclimatación (Tabla III). Se utilizaron cinco acuarios de 56 L con un flujo continuo de agua (75 ml / min), de tal forma que el volumen total se recambió dos veces en 24 h; la aireación fue constante y los calentadores de inmersión de 1000 W estuvieron conectados a un regulador electrónico que calibrado con el flujo continuo de agua mantuvo las temperaturas experimentales constantes (Tabla III). Se hicieron experimentos seriados con cinco acuarios por vez y en cada uno se colocaron 10 organismos (1.48 ± 0.69 g y 3.59 ± 0.63 cm longitud estándar) que se mantuvieron en esas condiciones por 24 h. Se registró el tiempo inicial en el momento en que se introdujeron los animales a los acuarios y el momento en que se produjo la muerte de cada pez. La letalidad de las temperaturas experimentales en la zona de resistencia se expresó como el tiempo medio de muerte.

En uno de los acuarios elegido al azar y sin peces se colocó un termógrafo para conocer la variación de la temperatura durante las 24 h que duró el experimento.

La temperatura letal incipiente superior (TLIS) de *Poecilia sphenops* aclimatado a las diferentes temperaturas, se calculó con el recíproco del tiempo medio de muerte para obtener la tasa de mortificación, la cual es utilizada en predecir el efecto letal acumulativo de un régimen de temperaturas fluctuantes a partir de los resultados en experimentos a temperaturas constantes. La predicción de la TLIS se realizó con el modelo de Kilgour *et al.* (1985) que explica la relación entre el tiempo medio de muerte y la temperatura experimental mediante

$$m(T) = K^{-1}(T-T_c)^n \quad (1)$$

donde $m(T)$ es la tasa de mortificación obtenida con el inverso del tiempo medio de muerte, K es una constante, T es la temperatura experimental, T_c es la TLIS y n es el parámetro de linealización de la relación $m(T)$ y la temperatura letal experimental para la extrapolación a cero tasa de mortificidad. El modelo predice la TLIS de los resultados obtenidos en experimentos agudos con una duración menor o igual a 12 h. En este estudio se incluyeron las primeras 24 h para obtener más de tres datos.

Para estudiar la **temperatura letal incipiente inferior** (TLII) se utilizó un gradiente térmico horizontal construido con un tubo de P.V.C. de 310 cm de largo y 20 cm de diámetro con 15 cámaras o subdivisiones virtuales de 20 cm cada una y la altura de la columna de agua de 10 cm. En un extremo del tubo, el agua se calentó con una resistencia de titanio de 1000 W conectada a un regulador electrónico que tenía una termocupla. En la cámara opuesta, el agua se recirculó con un enfriador marca Neslab HX-100 para generar un gradiente de temperatura con un intervalo de 5 a 20 °C. En cada cámara se colocó una piedra de aireación para evitar la estratificación de la columna de agua y se mantuvo en el gradiente una concentración de oxígeno en un intervalo de 13 a 9.5 ppm.

Las temperaturas a las cuales se expusieron los animales en el gradiente térmico, se establecieron con base en la TCMín (Tabla III). Dentro del gradiente térmico se colocaron vasijas de malla de plástico (18 x 10.5 x 6.5 cm) en las cámaras correspondientes a las temperaturas experimentales, en cada vasija se introdujeron ocho peces (1.25 ± 0.68 g; 3.51 ± 0.60 cm longitud estándar). Después de transferir a los animales rápidamente desde los estanques con la temperatura de aclimatación a las temperaturas experimentales, el comportamiento de los animales se examinó cada 2 min durante los 45 min que permanecieron en el gradiente y se registró la temperatura de la cámara donde se encontraban las vasijas de plástico. En ensayos previos se determinó el tiempo necesario para evitar que murieran más del 50 % de los organismos.

Tabla III. Temperaturas a las cuales se expuso abruptamente *P. sphenops*, aclimatada a diferentes regímenes térmicos, con el fin de determinar las temperaturas letales incipientes superiores (S: TLIS) e inferiores (I:TLII). SI, simétrico; AS, asimétrico.

Acuarios N°		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Temperatura de Aclimatación Constante (°C)										
S.	20	36.0	37.0	38.0	39.0	40.0	----	----	----	----
	23	36.0	37.0	38.0	39.0	40.0	41.0	----	----	----
	26	----	37.0	38.0	39.0	40.0	41.0	42.0	----	----
	29	----	37.0	38.0	39.0	40.0	41.0	42.0	43.0	----
	32	----	37.0	38.0	39.0	40.0	41.0	42.0	43.0	44.0
	35	----	37.0	38.0	39.0	40.0	41.0	42.0	43.0	44.0
I.	20	16.4	13.5	11.3	9.9	7.5	6.5	----	----	----
	23	16.8	14.8	13.1	11.4	9.0	8.3	6.6	5.6	----
	26	16.9	14.7	13.0	11.2	9.8	7.9	6.8	----	----
	29	20.2	17.7	14.7	13.4	11.6	10.0	8.7	7.0	----
	32	20.1	17.4	15.7	13.0	11.2	9.7	8.3	----	----
	35	23.3	20.6	17.6	14.6	12.5	11.1	9.5	7.6	----
Temperatura de Aclimatación Cíclica (°C)										
S.	SI	----	----	----	39.0	40.0	41.0	42.0	----	----
	A. 20/29	AS	----	----	39.0	40.0	41.0	42.0	----	----
S.	SI	----	----	----	39.0	40.0	41.0	42.0	43.0	44.0
	B. 26/35	AS	----	----	----	40.0	41.0	42.0	43.0	44.0
I.	SI	16.4	14.4	10.8	7.6	5.5	----	----	----	----
	A. 20/29	AS	16.2	14.2	10.9	7.7	6.2	----	----	----
I.	SI	16.4	14.7	13.6	11.3	9.8	----	----	----	----
	B. 26/35	AS	17.4	15.2	13.6	11.8	9.9	8.1	----	----

El experimento de la temperatura letal incipiente inferior (TLII) se concluyó cuando en los peces se observaron las respuestas señaladas como la rigidez del cuerpo; la pérdida del equilibrio y el cese del movimiento opercular que caracteriza el estado de coma inducido por el frío. La temperatura que corresponde a la TLII se determinó como la temperatura a la cual se observó el estado de coma; donde sólo el 50 % de la muestra se recuperó durante las siguientes 12 h después de ser devueltos a la temperatura de aclimatación.

Temperatura preferida y de evitación inferior y superior

Con objeto de establecer el preferendum térmico agudo en organismos que fueron previamente aclimatados, los experimentos se determinaron a corto plazo, usualmente en 2 h después de ser colocados en el gradiente y el preferendum final se estableció al dejar a los animales 24 h, quienes comenzaron a gravitar en una región de temperatura preferida específica que no es influenciada por la aclimatación térmica previa.

La temperatura preferida de los peces determinada por duplicado mediante el **método agudo** se realizó con 10 organismos en conjunto y de cada sexo, provenientes de las diferentes temperaturas de aclimatación. Se utilizó el gradiente térmico descrito anteriormente (en la sección de TLII). Las características morfológicas de los peces hembras y machos de *P. sphenops* se muestran en la Tabla IV. Los peces se colocaron en la cámara que tenía la misma temperatura que la de aclimatación. Después de 40 min en el gradiente se inició el registro de la posición de los peces y la temperatura de la cámara donde se encontraban, cada 10 min durante 2 h. Finalizados los experimentos se calculó el

preferendum térmico agudo de los organismos machos y las hembras, en conjunto y separadamente. Las temperaturas de evitación inferior y superior se establecieron con base en los registros de temperatura de las cámaras que fueron poco frecuentadas en los extremos del gradiente.

En la determinación del preferendum final (realizado en 24 h) también se utilizó el gradiente térmico horizontal anteriormente descrito, de 3 m de longitud y un intervalo de 10 a 40 °C. Las características del agua del dispositivo fueron 10 a 6.5 mg O₂/L y el pH 8.23 ± 0.23; se efectuó un recambio de agua a una tasa de 139 ml/min para sustituir el volumen total (100 L) en 12 h con el fin de eliminar los metabolitos excretados por los animales. La intensidad de la luz medida con un irradiómetro (QSL - 100) en el fondo del gradiente fue de 0.24 x 10¹⁶ quanta s⁻¹ cm⁻² en el día y de 0.03 x 10¹⁶ quanta s⁻¹ cm⁻² en la noche donde se trabajó con luz roja. En el laboratorio se simuló el ciclo día-noche (12/12 h) con un período de transición gradual de 30 min.

Los experimentos que se hicieron con el fin de establecer el preferendum final se repitieron tres veces para cada sexo y consistieron en colocar cada vez 10 organismos (1.34 ± 0.85 g; 3.58 ± 0.71 cm longitud estándar) en la cámara que tenía la temperatura de recolecta (26 °C). Cada hora durante las 24 h se registró la posición de los animales y la temperatura de la cámara donde se encontraban.

Sólo los experimentos que se hicieron con los peces aclimatados a los termociclo simétrico y asimétrico (20-29 y 26-35 °C), se repitieron cuatro veces. Los organismos, machos y hembras por separado, se colocaron en la cámara que tenía la temperatura de 29 y 35 °C. Estos experimentos se configuraron para determinar el preferendum térmico agudo

(2 h) y el final (24 h). La caracterización morfológica de las hembras y de los machos aclimatados a los termociclos simétrico y asimétrico (20-29 y 26–35 °C) se muestran en la Tabla IV.

Polígono de respuestas a la temperaturas de *Poecilia sphenops* aclimatada a diferentes regímenes térmicos

Para construir el polígono de respuestas a la temperatura propuesto por Fry (1947) y modificado por Brett (1956), la representación gráfica de las zonas de tolerancia y resistencia térmica de *Poecilia sphenops* se hizo con los valores de las temperaturas críticas máxima (TCMax) y mínima (TCMin); con las temperaturas letales incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII); con la temperatura preferida y las de evitación inferior y superior de los animales aclimatados a temperaturas constantes y fluctuantes.

Tabla IV. Caracterización morfológica de muestras de hembras (H) y de machos (M) de *P. sphenops* aclimatados a diferentes regímenes de temperatura. Media \pm desviación estándar.

Régimen Térmico (°C)	Sexo	Masa (g)	Longitud Estándar (cm)	
Temperatura de Aclimatación Constante (°C)				
20	H y M	1.18 \pm 0.67	3.4 \pm 0.64	
23	H y M	1.06 \pm 0.60	3.4 \pm 0.28	
26	H y M	1.22 \pm 0.68	3.5 \pm 0.58	
29	H y M	0.77 \pm 0.28	3.0 \pm 0.34	
32	H y M	0.86 \pm 0.24	3.1 \pm 0.30	
35	H y M	1.30 \pm 0.38	3.6 \pm 0.37	
Temperatura de Aclimatación Cíclica (°C)				
A. 20/29	SI	H	2.26 \pm 0.56	4.3 \pm 0.38
		M	0.97 \pm 0.31	3.3 \pm 0.34
	AS	H	1.78 \pm 0.88	3.95 \pm 0.78
		M	0.98 \pm 0.31	3.34 \pm 0.32
B. 26/35	SI	H	2.40 \pm 0.48	4.43 \pm 0.26
		M	0.91 \pm 0.30	3.19 \pm 0.37
	AS	H	1.02 \pm 0.28	3.30 \pm 0.25
		M	0.71 \pm 0.19	2.94 \pm 0.26

Análisis estadístico

El análisis de los resultados de todos los experimentos se efectuó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov para comprobar normalidad de los datos, el análisis de varianza (ANVA) para conocer si el efecto de las temperaturas de aclimatación constantes y fluctuantes sobre las respuestas medidas era estadísticamente significativo (Zar, 1984). También se estableció la relación entre distintas variables mediante regresiones ajustadas por el método de mínimos cuadrados; la bondad del ajuste mediante análisis de residuos.

Los datos generados en los experimentos del comportamiento termorregulador en *P. sphenops* no tuvieron una distribución normal, por lo cual se aplicaron pruebas no paramétricas de análisis de varianza por rangos (Kruskal-Wallis) y de comparación múltiple (método de Dunn y Student-Newman-Keuls) (Zar, 1984). Para el procesamiento de los datos, se utilizaron los programas Sigmastat y Excel.

V RESULTADOS

V.1 TERMORREGULACION DE *Poecilia sphenops* EN TEMPERATURAS DE ACLIMATACION CONSTANTES.

La sobrevivencia de los organismos en los estanques de mantenimiento y de aclimatación fue del 100%, excepto en la condición de 35 °C. Aproximadamente, en el 8% de los animales se observó una enfermedad caracterizada por un derrame sanguíneo en la boca, las escamas levantadas a causa de una inflamación abdominal interna y ojos exoftálmicos. Los organismos que murieron se disectaron y por medio de una guía ictiopatólogica (Hirschhorn, 1989) se comprobó que los síntomas correspondían a la enfermedad llamada hidropesía abdominal ocasionada por una bacteria. Se conoce que los peces pueden ser afectados por esta bacteria cuando permanecen en inanición, si la dieta es inadecuada o por estrés producido por altas o bajas temperaturas. La enfermedad también se presenta cuando no se mantienen buenas condiciones de limpieza en el estanque. Es posible que la temperatura de aclimatación de 35 °C provocara estrés en los organismos.

Temperatura crítica máxima (TCMax)

Los valores de las temperaturas donde se observaron las respuesta de estrés: aumento de actividad (AA), espasmos musculares (EM) y pérdida del equilibrio (PE) se contrastaron con un análisis de varianza Kruskal-Wallis y las diferencias fueron significativas

($P < 0.05$). Para el AA en 26 y 29 °C, en los EM y PE en 32 y 35 °C no se encontraron diferencias significativas (Tabla V).

La temperatura que provocó las respuestas de estrés en los peces aclimatados a 20 y 23 °C tuvo los valores más bajos, es decir, menor a 40 °C; en los animales de las condiciones de 26 y 29 °C las temperaturas fueron similares y los valores donde se observaron las respuestas de EM y PE son significativamente diferentes ($P < 0.05$) aún cuando sólo difieren en 0.8 °C. En los organismos mantenidos en 32 y 35 °C, las temperaturas que ocasionaron estrés tuvieron los valores más altos, es decir, de 40 a 43 °C. Las respuestas de estrés ocasionadas por las altas temperaturas se incrementaron en relación al aumento en la temperatura de aclimatación (Fig. 4).

Los coeficientes de determinación (R^2) que explicaron la variación de las respuestas observadas en función de la temperatura de aclimatación fueron mayores al 90 % (Fig. 4). Con una prueba de pendientes entre las temperaturas donde se observaron los EM y la PE se estableció que éstas respuestas varían en la misma magnitud en todas las temperaturas de aclimatación.

La temperatura crítica máxima de una especie se caracteriza por la pérdida de la capacidad de escapar a la temperatura que los conducirá rápidamente a la muerte (Cox, 1974). En *P. sphenops*, la respuesta de pérdida del equilibrio corresponde a la TCMax y la sobrevivencia de los animales fue menor al 95 % después de ser transferidos a los estanques de aclimatación y observados durante 48 horas.

Temperatura crítica mínima (TCMin)

Las temperaturas correspondiente a la disminución de la actividad (DA), actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y el estado de coma (EC) de los organismos aclimatados a las diferentes temperaturas fueron significativamente diferentes ($P \leq 0.0001$). Específicamente, la temperatura que provocó la DA difiere significativamente ($P < 0.05$) en todas las temperaturas a las que fueron aclimatados los animales; para las temperaturas donde se observaron las respuestas AE+EM y el EC también se encontraron diferencias significativas excepto en las temperaturas de aclimatación de 20 y 23 °C. En estas condiciones, los organismos fueron más resistentes a las bajas temperatura que los animales aclimatados a 32 y 35 °C al soportar temperaturas por abajo de los 10 °C (Tabla V).

Las bajas temperaturas que provocaron las respuestas de estrés DA, AE+EM y EC en los peces fueron influenciadas por la temperatura de aclimatación. La resistencia de los organismos a la disminución de la temperatura es mayor cuando se aclimatan de 20 a 26 °C y disminuye progresivamente en las condiciones de 29 a 35 °C, donde los animales nunca llegaron a resistir temperaturas menores a los 10 °C (Fig. 5).

Los coeficientes de determinación (R^2) que explicaron la relación entre la temperatura de respuesta y la de aclimatación fueron mayores al 95 %. Con una prueba de pendientes entre las temperaturas que ocasionaron AE+EM y EC se estableció que éstas respuestas varían en la misma magnitud en todas las temperatura de aclimatación.

En *P. sphenops*, el estado de coma corresponde a la TCMin el cual ocurrió cuando los organismos se expusieron a un cambio brusco de temperatura de varios grados

centígrados por debajo de la temperatura de aclimatación y se caracterizó por la rigidez corporal y la pérdida del equilibrio gradual. Cuando los animales se transfirieron a los estanques de aclimatación durante 48 h, la sobrevivencia fue del 100 % y se recuperaron rápidamente (2 min), aunque algunos peces presentaron una coloración más oscura, derrame sanguíneo en la boca, nadaron erráticamente permaneciendo en la superficie del estanque y no murieron durante el tiempo que permanecieron en observación.

Tabla V. Respuestas de estrés térmico inducidas por la exposición aguda a altas y bajas temperaturas en *P. sphenops* aclimatada a diferentes temperaturas. AA: aumento de actividad; EM: espasmos musculares; PE: pérdida del equilibrio; DA: disminución de la actividad; AE+EM: actividad esporádica con espasmos musculares; EC: estado de coma. Media \pm desviación estándar.

Temperaturas de Aclimatación (°C)	Temperaturas Altas (°C)			Temperaturas Bajas (°C)		
	AA	EM	PE	DA	AE+EM	EC
20	29.0 \pm 0.00	37.5 \pm 0.39	38.8 \pm 0.63	14.6 \pm 0.10	9.3 \pm 0.48	7.7 \pm 0.52
23	31.5 \pm 0.50	39.0 \pm 0.00	39.8 \pm 0.29	15.3 \pm 0.86	9.2 \pm 0.34	8.0 \pm 0.11
26	36.6 \pm 0.32	40.0 \pm 0.37	41.2 \pm 0.45	17.3 \pm 0.14	11.4 \pm 0.56	9.9 \pm 0.36
29	36.5 \pm 0.00	40.9 \pm 0.18	42.0 \pm 0.00	20.0 \pm 0.50	12.1 \pm 0.68	10.5 \pm 0.40
32	39.6 \pm 0.30	41.9 \pm 0.55	43.0 \pm 0.00	21.5 \pm 0.50	13.3 \pm 0.32	12.2 \pm 0.31
35	41.2 \pm 0.24	42.0 \pm 0.00	43.0 \pm 0.00	23.0 \pm 0.00	15.4 \pm 0.21	14.1 \pm 0.72

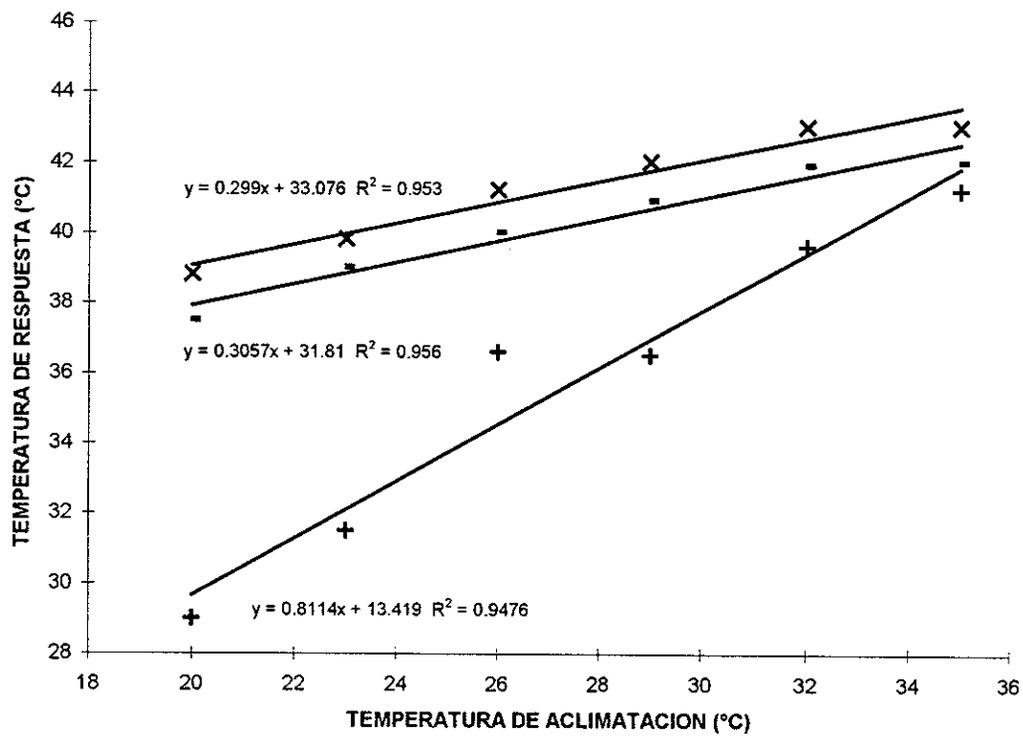


Figura 4. Relación entre las altas temperaturas que provocaron las respuestas de estrés en *Poecilia sphenops* aclimatada a diferentes temperaturas. Aumento de actividad (+); espasmos musculares (-); pérdida del equilibrio (x).

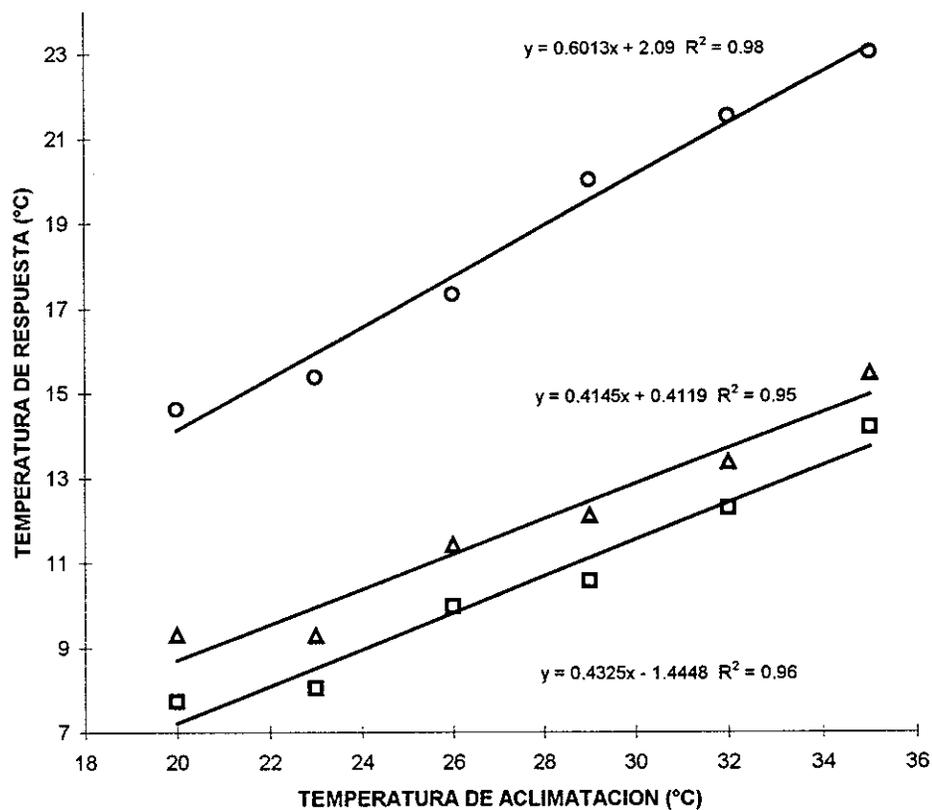


Figura 5. Relación entre las bajas temperaturas que ocasionaron las respuestas de estrés en *Poecilia sphenops* aclimatada a diferentes temperaturas. Disminución de la actividad (o); actividad esporádica con espasmos musculares (Δ); estado de coma (□).

Los peces que experimentaron la exposición aguda a altas y bajas temperaturas hasta observar las respuestas de EM, PE, AE+EM y EC modificaron la temperatura preferida y las de evitación superior e inferior.

Al comparar la temperatura seleccionada por el grupo control con las elegidas por los peces expuestos al aumento de temperatura que provocó los espasmos musculares y la pérdida del equilibrio, se encontró que las diferencias fueron significativas ($P < 0.05$) excepto para las temperaturas preferidas de los organismos donde se observó la PE de la condición de 23 °C y los EM de los animales aclimatados a 35 °C. En este último grupo, aunque estadísticamente no hubo diferencias significativas, se observó un aumento del 6 % en la temperatura preferida en relación al testigo (Tabla VI).

Los peces aclimatados a 20, 26 y 29 °C que presentaron la respuesta de EM, se observó una disminución hasta del 18 % en la temperatura preferida, mientras que, en los grupos restantes aumentó de 3 a 17.9 % a la de los grupos testigo. La preferencia de temperatura de los organismos mantenidos a 23 y 32 °C donde se observó la PE, aumentó 0.6% y 23.4 %, respectivamente. Los que se mantuvieron a 20 y 26 °C disminuyeron la preferencia térmica hasta un 18 % (Tabla VI; Fig. 6).

El preferendum agudo de los organismos donde se observaron los espasmos musculares fue de 25.6 °C y en los animales que manifestaron la respuesta de pérdida del equilibrio el preferendum agudo fue de 31.5 °C, hubo una diferencia de 5.9 °C. El preferendum térmico agudo de estos organismos disminuyó un 15.5 % en EM y aumentó 3.9 % en PE en relación al testigo (Fig. 6).

La exposición de los animales al incremento de temperatura también modificó las temperaturas de evitación inferior y superior. Los peces aclimatados entre 20 y 32 °C en los que se observaron los EM y la PE ampliaron desde 4.7 hasta 35.7 % el intervalo de evitación inferior con excepción de los organismos mantenidos a 35 °C y redujeron el de evitación superior hasta en un 21.0 % en relación a los grupos testigos (Tabla VI). Las diferencias entre las temperaturas de evitación superior e inferior indican que los peces aclimatados de 20 a 26 °C cuando son expuestos a temperaturas altas incrementan el intervalo de tolerancia térmica hasta un 100 % y los organismos aclimatados de 29 a 35 °C lo reducen hasta en 50.4 %.

Tabla VI. Preferendum térmico agudo y temperaturas de evitación superior e inferior de *P. sphenops*, aclimatada a temperaturas constantes, del grupo testigo (T) y de los grupos expuestos a temperaturas altas que produjeron espasmos musculares (EM) y pérdida del equilibrio (PE) y temperaturas bajas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y estado de coma (EC). En paréntesis se señalan los cambios relativos (%) de tales respuestas en relación a los grupos testigos.

Temperatura de Aclimatación (°C)	T	Temperaturas altas (°C)		Temperaturas bajas (°C)	
		EM	PE	AE+EM	EC
Temperatura Preferida (°C)					
20	34.6	26.2 (-24.2)	27.9 (-19.3)	27.5 (-20.5)	29.6 (-14.4)
23	32.7	34.0 (3.9)	32.9 (0.6)	28.0 (-14.3)	28.5 (-12.8)
26	36.3	24.5 (-32.5)	29.7 (-18.1)	29.0 (-20.1)	33.5 (-7.7)
29	34.6	28.2 (-18.4)	33.4 (-3.4)	30.2 (-12.7)	28.3 (-18.2)
32	25.6	30.2 (17.9)	31.2 (23.4)	29.2 (14.0)	28.4 (10.9)
35	31.1	33.0 (6.1)	29.3 (-5.7)	26.8 (-13.8)	27.1 (-12.8)
Temperatura de Evitación Superior (°C)					
20	35.6	33.0 (-7.3)	33.5 (-5.9)	32.8 (-7.8)	34.4 (-3.3)
23	36.9	36.8 (-0.2)	36.3 (-1.6)	36.0 (-2.4)	35.1 (-4.8)
26	36.4	30.5 (-16.2)	36.0 (-1.1)	35.0 (-3.8)	36.2 (-0.5)
29	37.1	33.5 (-9.7)	34.8 (-6.2)	36.3 (-2.1)	34.0 (-8.3)
32	38.9	34.4 (-11.5)	36.5 (-6.1)	36.6 (-5.9)	34.8 (-10.5)
35	39.5	37.7 (-4.5)	31.2 (-21.0)	36.2 (-8.3)	35.5 (-10.1)
Temperatura de Evitación Inferior (°C)					
20	28.8	19.4 (-32.6)	20.5 (-28.8)	17.0 (-40.9)	19.0 (-34.0)
23	27.2	18.0 (-33.8)	18.0 (-33.8)	17.3 (-36.4)	23.0 (-15.4)
26	26.0	16.7 (-35.7)	16.7 (-35.7)	22.7 (-12.7)	17.3 (-33.4)
29	18.6	18.6 (0.0)	17.7 (-4.8)	25.2 (35.4)	23.6 (26.8)
32	19.4	16.3 (-15.9)	19.8 (2.0)	21.9 (12.8)	21.8 (12.3)
35	17.3	21.3 (23.1)	20.2 (16.7)	19.5 (12.7)	17.0 (-1.7)

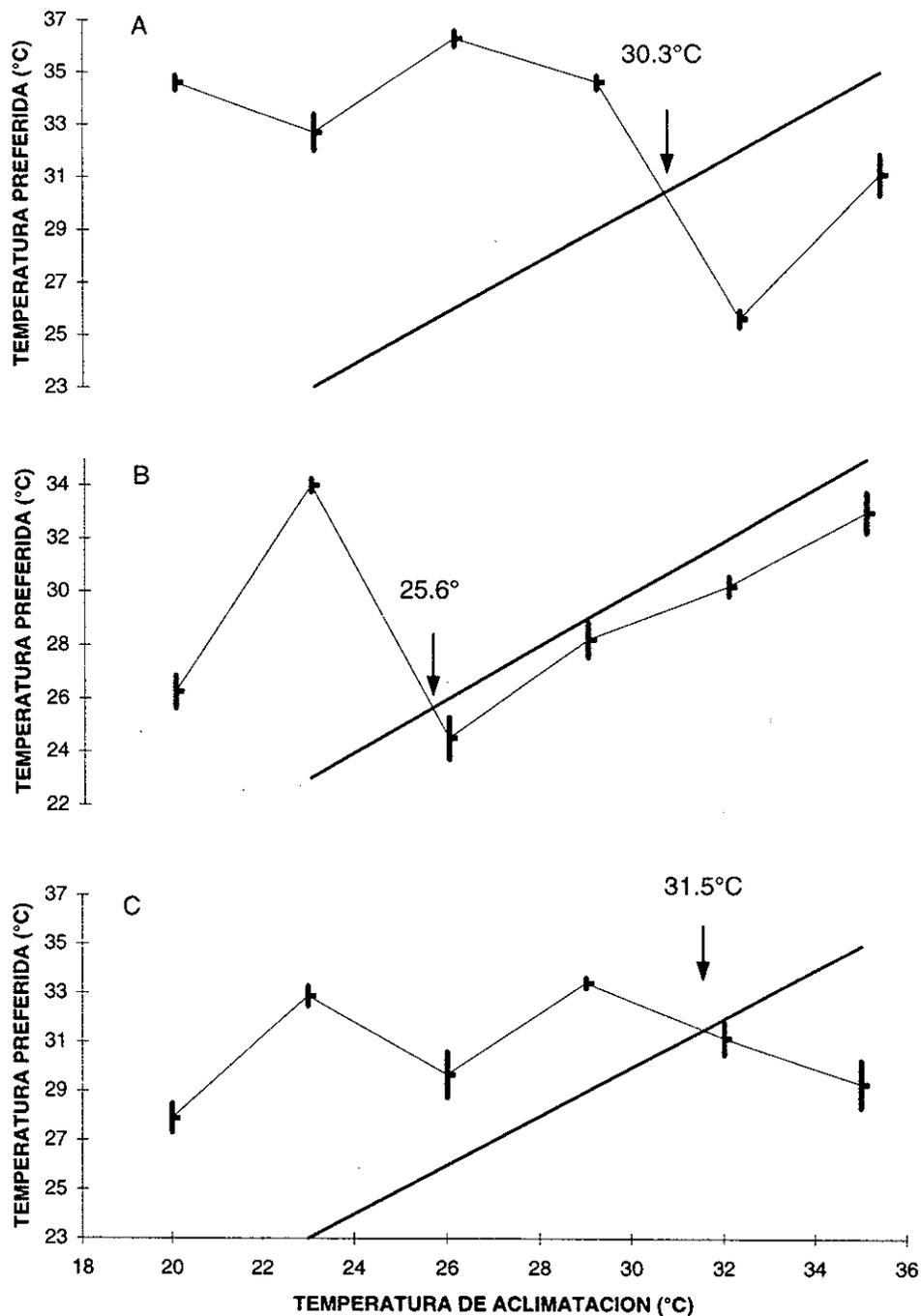


Figura 6. Temperatura preferida de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes. A, grupo testigo; B, peces expuestos a temperaturas altas que produjeron EM y C, PE. Mediana \pm intervalo de confianza. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo. La línea de 45 ° representa los puntos donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.

Los peces expuestos a temperaturas bajas modificaron la temperatura preferida. Al comparar las temperaturas seleccionadas por los animales en los cuales se observó una actividad esporádica con espasmos musculares y el estado de coma con los del grupo control se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$). Cuando se compararon sólo las temperaturas preferidas de los organismos en los cuales se observaron las primeras respuestas (AE+EM) no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) en 26 v.s. 32 °C y en 35 v.s. 20 y 23 °C. La temperatura preferida por los organismos aclimatados a 29, 32 y 35 °C donde se observó el EC no son diferentes significativamente ($P > 0.05$).

La preferencia de temperatura de los peces aclimatados en 20 y 26 °C donde se observó la respuesta de EM, fue inferior en 20 % a la de los grupos testigo, mientras que, en los grupos restantes disminuyó de 12.0 a 14.3 %, excepto en 32 °C donde incrementó 14 %. Los organismos de las condiciones de 20 a 35 °C donde se observó el EC, el valor de la temperatura preferida es menor de 7.7 % hasta 14.4 % en relación a los grupos testigo, excepto en 32 °C donde hubo un aumento de 10.9 % (Tabla VI; Fig. 7).

El preferendum agudo de los organismos donde se observaron la actividad esporádica con espasmos musculares y el estado de coma fue de 30.0 °C y 28.7 °C, respectivamente. El preferendum térmico agudo de estos organismos disminuyó aproximadamente 1.0 % en AE+EM y 5.2 % en EC en relación al grupo testigo (Fig. 7).

Los animales que se expusieron a bajas temperaturas modificaron las temperaturas de evitación inferior y superior. Los peces aclimatados de 20 a 26 °C en los cuales se observó la AE+EM y el EC ampliaron el intervalo de las temperaturas de evitación inferior de 40.0 a 12.7 % y los animales aclimatados de 29 a 35 °C lo redujeron hasta en 35.4 % como sucedió

en la condición de 29 °C en relación a los grupos testigos. Los animales aclimatados a 35 °C donde se observó el EC incrementaron la temperatura de evitación inferior en 1.7 % (Tabla VI). Las diferencias entre las temperaturas de evitación superior e inferior indican que los peces aclimatados de 20 a 26 °C cuando son expuestos a temperaturas bajas incrementan hasta en 80 % el intervalo de tolerancia térmica y que los organismos aclimatados de 29 a 35 °C lo reducen en 50.0 %.

La sobrevivencia de los peces que se expusieron a temperaturas altas y bajas fue mayor al 90 % en el gradiente térmico y en los estanques de aclimatación.

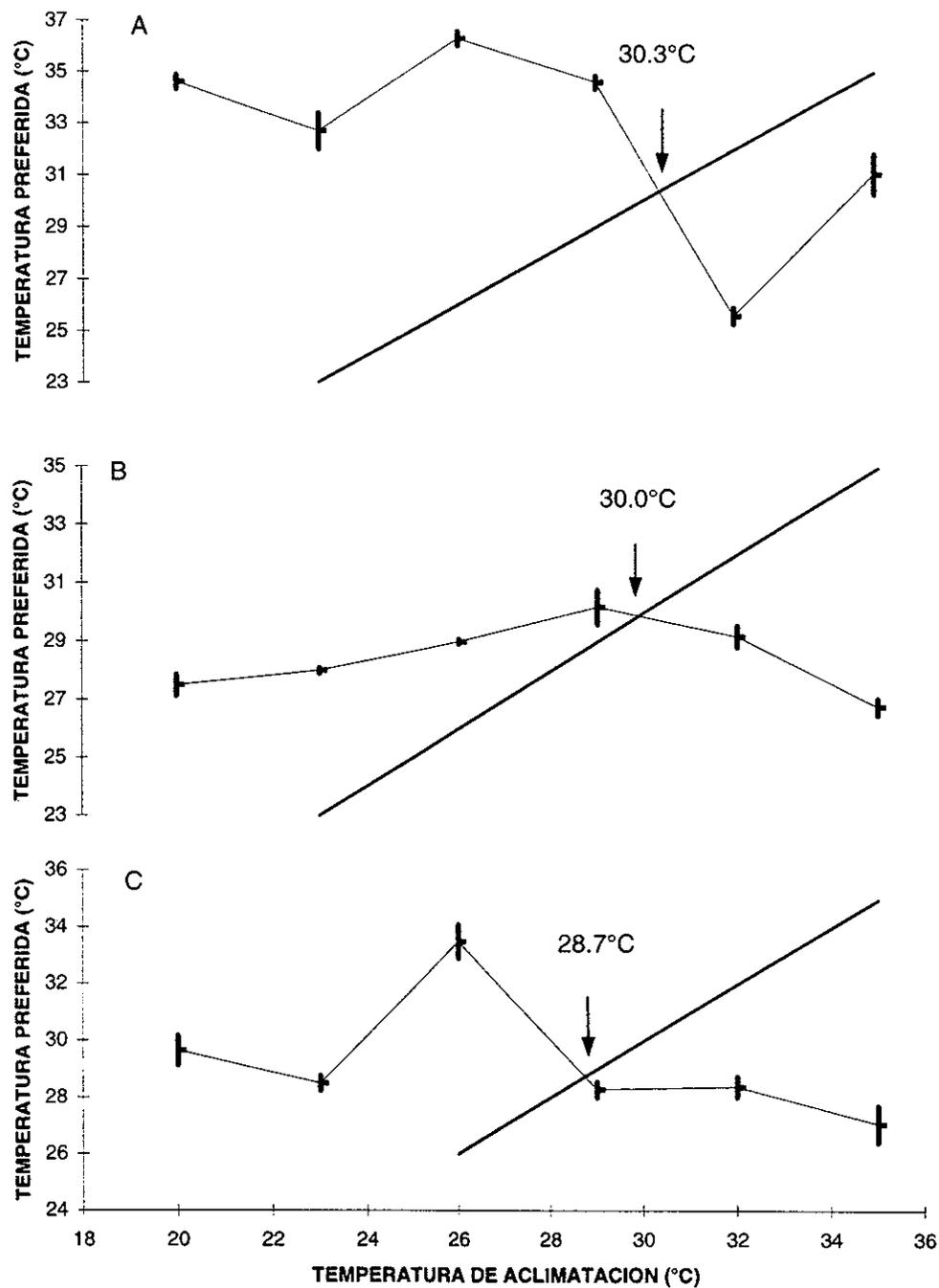


Figura 7. Temperatura preferida de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes. A, grupo testigo; B, peces expuestos a temperaturas bajas que produjeron AE+EM y C, EC. Mediana \pm intervalo de confianza. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo. La línea de 45 ° representa los puntos donde la temperatura preferida y la de aclimatación son iguales.

Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)

Con el modelo de Kilgour *et al.* (1985) que explica la relación entre el tiempo medio de muerte y la temperatura experimental se determinó la temperatura letal incipiente superior de *P. sphenops*. Se obtuvo la tasa de mortificación con el recíproco del tiempo medio de muerte y a "n" que es el parámetro de linealización se le asignaron los valores de 1.8, 2.0, 2.4 y 2.7. Posteriormente, se calculó la regresión entre Y, X y el coeficiente de determinación de los modelos fluctuó entre 71 y 96 %. Con la extrapolación a cero tasa de mortificidad se determinó que la TLIS fue de 37.9 a 39.9 °C para los animales aclimatados a un intervalo térmico de 20 a 35 °C. En las temperaturas de aclimatación de 20 a 29 °C la temperatura letal incipiente superior aumentó en promedio 0.46 °C; de 29 a 32 °C permaneció constante (39.3 °C) y en los organismos aclimatados a 35 °C incrementó 0.6 °C (Tabla VII).

Cuando los peces eran colocados en las temperaturas experimentales más altas (40 a 42 °C) se observó que en menos de tres minutos se resumían las respuestas definidas como aumento de actividad, espasmos musculares y pérdida del equilibrio. Inicialmente en las temperaturas experimentales intermedias (38-39 °C) los peces estaban muy activos y después se agrupaban alrededor de la manguera que inyectaba el agua de recambio al acuario, posteriormente permanecieron inactivos, en seguida comenzaron a perder el equilibrio y los movimientos del opérculo fueron cada vez más lentos y pausados hasta producirse la muerte.

La **temperatura letal incipiente inferior** de los peces aclimatados de 20 a 35 °C tuvo un intervalo de 7.56 a 12.55 °C y disminuyó de 1.53 °C a 0.42 °C en función del incremento en la temperatura de aclimatación. La TLII de los organismos aclimatados de 20 a 26 °C son menores a los 10 °C comparado con los peces aclimatados de 29 a 35 °C (Tabla VII).

La resistencia de los organismos aclimatados entre 20 y 26 °C es mayor porque soportaron temperaturas por abajo de los 10 °C aún cuando la diferencia entre la TLII y la temperatura de aclimatación fue menor a 15 °C, excepto en 26 °C. En cambio, en los peces aclimatados de 29 a 35 °C la diferencia fue mayor a 17 °C.

En los peces que se colocaron en las temperaturas experimentales menores a 9 °C, se observaron en menos de un minuto temblores en el cuerpo con espasmos musculares y la pérdida del equilibrio; en cambio en las temperaturas intermedias (10 a 11.4 °C) los animales respondieron igual que los expuestos a las temperaturas bajas, sin embargo, se recuperaron y permanecieron con poca actividad. En la temperatura experimental de 13 °C los peces disminuyeron bruscamente su actividad, permanecieron inactivos dos minutos y después reiniciaron sus movimientos de natación.

Tabla VII. Temperatura letal incipiente superior e inferior de *Poecilia sphenops* aclimatada a diferentes temperaturas.

Temperatura de Aclimatación (°C)	Temperatura Letal Incipiente Superior (°C)	Temperatura Letal Incipiente Inferior (°C)
20	37.9	7.56 ± 0.18
23	38.2	9.06 ± 0.35
26	38.9	9.87 ± 0.77
29	39.3	11.66 ± 0.10
32	39.3	12.97 ± 0.10
35	39.9	12.55 ± 0.25

Temperatura preferida y de evitación inferior y superior

El preferendum térmico agudo de los organismos que fueron previamente aclimatados se realizó en 2 h y el preferendum final se estableció al dejar a los animales 24 h hasta que comenzaron a gravitar en una región de temperatura preferida específica que no fue influenciada por la aclimatación térmica previa.

Al comparar los datos de la temperatura preferida de los peces aclimatados entre 20 y 35 °C se encontraron diferencias significativas ($P < 0.0001$) excepto entre las temperaturas de 20 vs. 23 y 29 °C ($P = 0.0514$ y $P = 0.0717$ respectivamente).

Los organismos aclimatados de 20 a 29 °C prefirieron temperaturas mayores a los 30 °C, en cambio los animales aclimatados a 32 y 35 °C eligieron temperaturas de 25.6 y 31.1 °C respectivamente. El preferendum térmico agudo de los machos y las hembras de *Poecilia sphenops* que corresponde al óptimo térmico fue de 30.3 °C (Fig. 8).

El preferendum térmico agudo también se investigó en los machos y las hembras separadamente y los resultados indicaron las diferencias significativas ($P < 0.0001$) en 20, 23, 26 y 32 °C. En cambio, el análisis estadístico indica que entre las temperaturas elegidas por los machos y las hembras de las condiciones de 29 y 35 °C no hay diferencias significativas ($P = 0.071$ y 0.058 , respectivamente), los machos seleccionaron temperaturas de 28.5 y 25.2 °C, respectivamente, mientras que las hembras eligieron 29.5 y 27.6 °C, respectivamente (Fig. 8). El preferendum térmico agudo para los machos fue de 25.6 °C, 3.6 °C menor que el obtenido para las hembras (29.2 °C).

Con respecto a las temperaturas de evitación inferior y superior que ambos sexos evitaron en el gradiente térmico, hubo un incremento en el intervalo térmico de 6.8 a 22.2 °C en función del aumento en la temperatura de aclimatación. Las temperaturas de evitación inferior de los peces aclimatados de 20 a 35 °C fueron de 28.8 a 17.3 °C, respectivamente. Los organismos aclimatados de 20 a 26 °C evitaron activamente temperaturas mayores a los 37 °C, en cambio los peces aclimatados de 29 a 35 °C evitaron un intervalo de temperaturas de 37.1 a 39.5 °C (Tabla VIII).

Los resultados de siete experimentos que se hicieron para conocer el preferendum final de los organismos, sin distinguir entre machos y hembras indicaron diferencias altamente significativas ($P < 0.0001$) entre el día y la noche; cabe señalar que al comparar las

siete repeticiones las diferencias fueron significativas ($P \leq 0.0001$); debido a lo cual, los peces fueron separados por sexos y otra vez se hicieron los experimentos con dos repeticiones. Nuevamente se compararon los datos de la temperatura seleccionada por las hembras y machos durante el día y en la noche y las diferencias resultaron significativas ($P \leq 0.001$). Las hembras durante el día prefirieron temperaturas de 31.6 y los machos de 26.9 °C. En la noche, las hembras eligieron 28.9 °C y los machos 25.5 °C (Fig 9). En los resultados se puede observar que el preferendum final de las hembras fue superior en 10 % que al de los machos, el cual nunca excedió los 30 °C y difiere 4.75 y 3.4 °C durante el día y la noche respectivamente, en relación al encontrado en las hembras.

El intervalo de evitación para las hembras y los machos expuestos a la variación ambiental fueron 20 y 14.4 °C respectivamente; las hembras evitaron temperaturas de 16.5 °C y los machos de 19.2 °C, lo cual también se observó para las temperaturas de evitación superior, donde las hembras incursionaron en temperaturas de 36.6 °C y los machos en 33.7 °C.

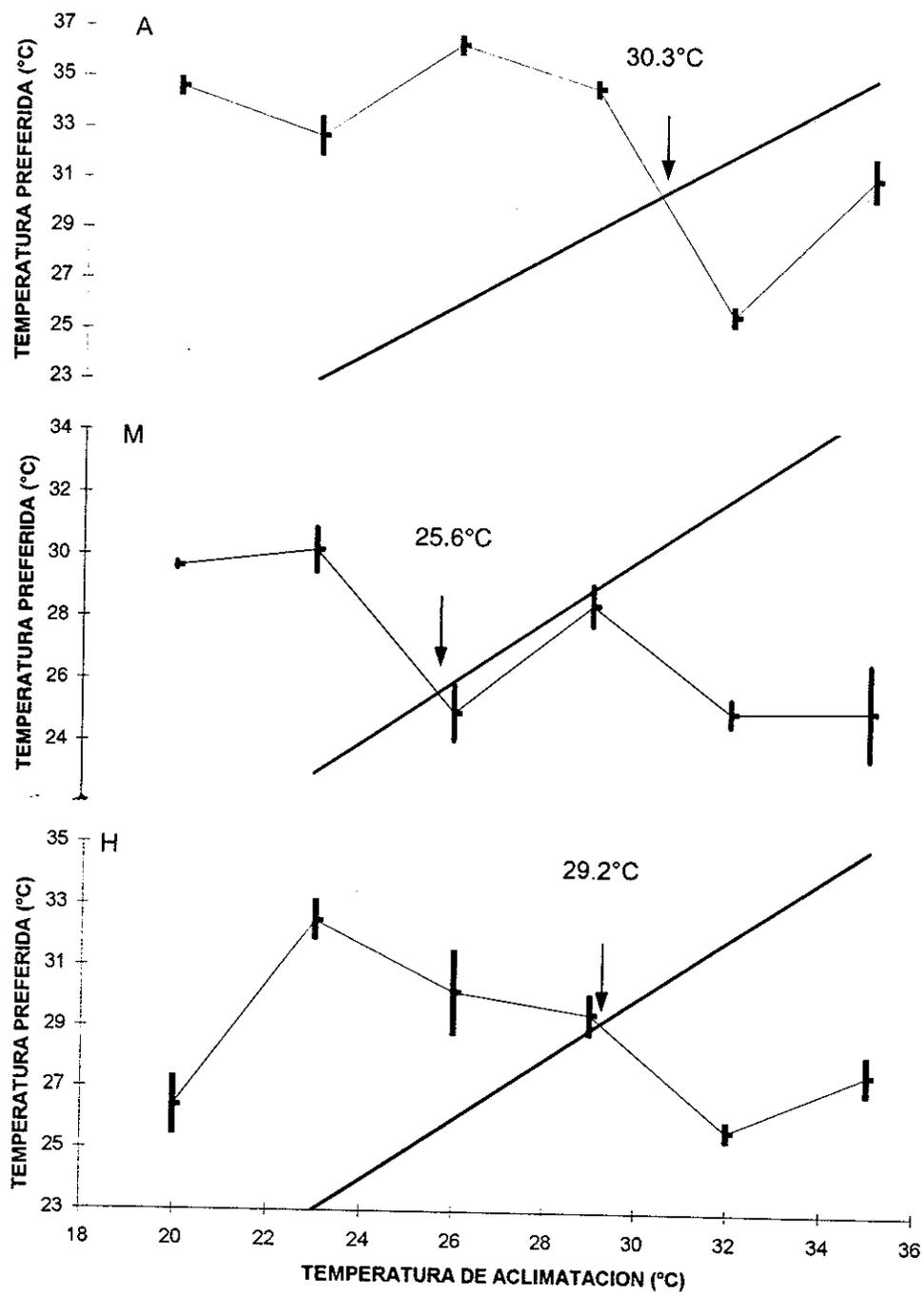


Figura 8. Temperatura preferida de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes. Organismos en conjunto (A) y de cada sexo, machos (M) y hembras (H). Mediana \pm intervalo de confianza. La línea de 45° representa los puntos donde la temperatura preferida y de aclimatación son iguales. La flecha indica el valor del preferendum térmico agudo.

Tabla VIII. Temperaturas de evitación inferior y superior de los machos y de las hembras de *Poecilia sphenops*.

Temperatura de aclimatación (°C)	Temperatura de evitación inferior (°C)	Temperatura de evitación superior (°C)
20	28.8	35.6
23	27.2	36.9
26	26.0	36.4
29	18.6	37.1
32	19.4	38.9
35	17.3	39.5

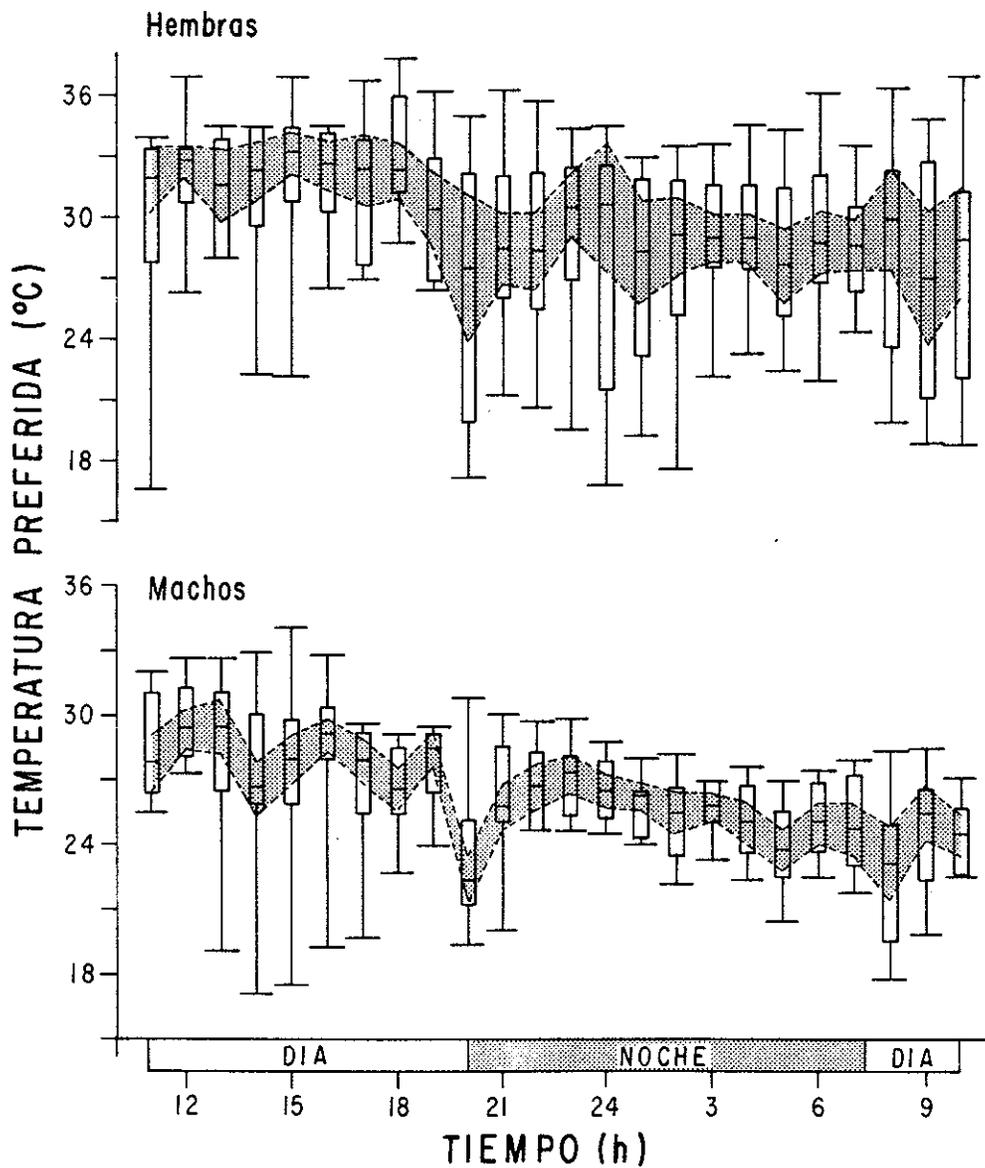


Figura 9. Preferencia de temperatura de las hembras y de los machos de *Poecilia sphenops* durante un ciclo de 24 h. La zona sombreada representa el 95 % del intervalo de confianza de la mediana. La caja engloba el 50 % de la distribución de los organismos y las líneas verticales muestran las cotas superior (25 %) e inferior (25 %) de dicha distribución.

Respuestas a la temperatura y área de preferencia térmica de *Poecilia sphenops*

La representación gráfica del polígono de respuestas a la temperatura que caracteriza la zona de tolerancia y la de resistencia térmica de *Poecilia sphenops*, destaca el comportamiento de los peces aclimatados a las diferentes temperaturas constantes que fueron establecidas con base en un intervalo térmico estacional de invierno-verano del lugar de procedencia.

Las áreas térmicas calculadas con los límites de las temperaturas crítica máxima y mínima, con las temperaturas letales y también con las temperaturas de evitación inferior y superior de *P. sphenops* aclimatada a temperaturas de 20 a 35 °C fueron 456.75, 420.00 y 210.375 (°C)² respectivamente. La zona de preferencia térmica (área sombreada en la Fig. 10) delimitada por las temperaturas de evitación inferior y superior (Giattina y Garton, 1982) caracteriza a la especie como un organismo altamente euritérmico.

La separación entre la temperatura de evitación superior (Fig. 10) y la TLIS para los peces aclimatados de 20 a 29 °C es en promedio de 2.0 °C, para los animales aclimatados de 32 a 35 °C, los valores son similares y sólo difieren por 0.4 °C. La separación entre la TLIS (Fig. 10) y la TCMax aumenta de 1.1 a 3.7 °C en los organismos aclimatados de 20 a 32 °C y disminuye 3.1 °C en los peces aclimatados a 35 °C.

En los peces aclimatados de 20 a 35 °C la separación entre la temperatura de evitación inferior (Fig. 10) y la TLII disminuye de 21.3 a 2.4 °C. El valor de la TLII (Fig. 10) y la TCMin en los peces aclimatados de 20 y 26 °C fue similar. En la parte inferior del polígono (TLII y TCMin) se observó que el intervalo de la temperatura de evitación inferior

(Fig. 10) y las respuestas de *P. sphenops* a temperaturas bajas, es mayor en los peces que se aclimataron entre 20 y 29 °C y disminuyó en los organismos mantenidos a 32 y 35 °C.

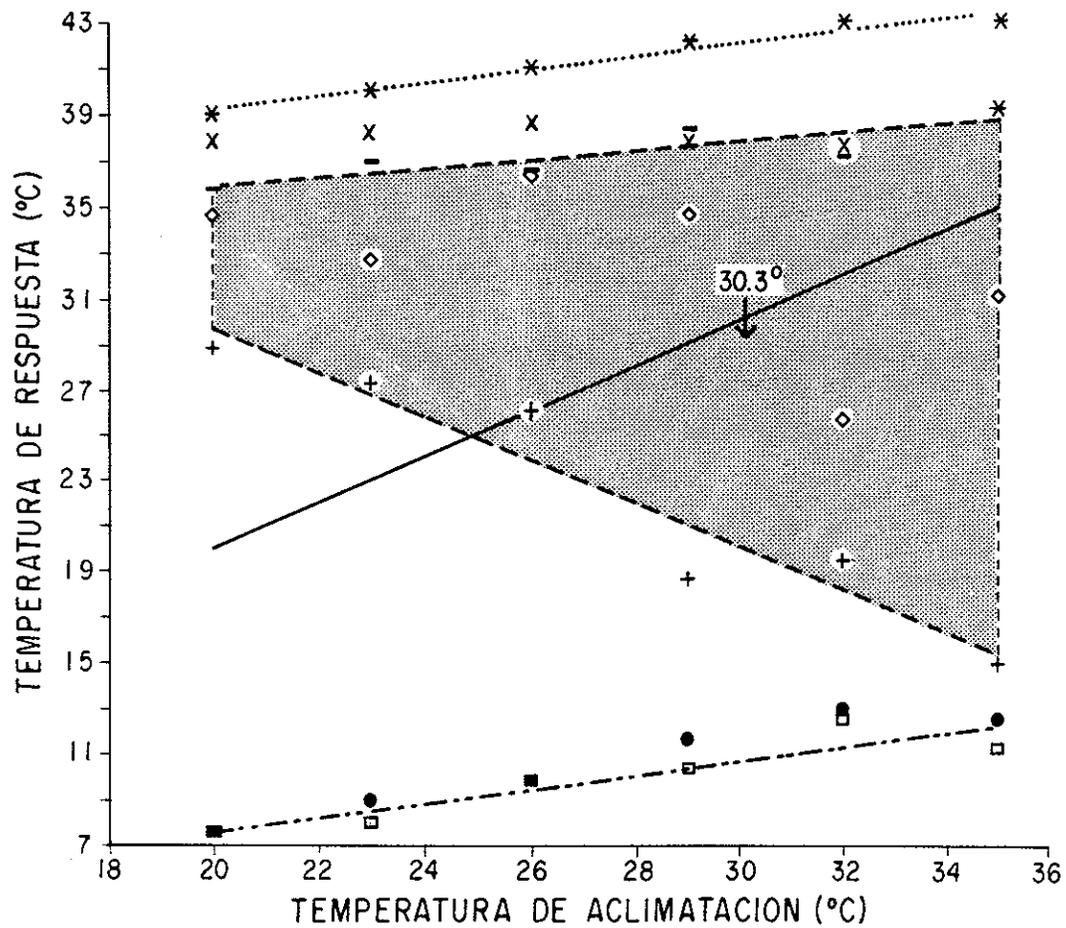


Figura 10. Polígono de respuestas a la temperatura de *Poecilia sphenops* aclimatado a diferentes temperaturas. Temperatura crítica máxima (TCMax *); temperatura letal incipiente superior (TLIS x); temperatura de evitación superior (---); temperatura preferida (↘); temperatura de evitación inferior (+); temperatura letal incipiente inferior (TLII ●); temperatura crítica mínima (TCMin □); preferendum térmico agudo (↘). El área sombreada corresponde a la zona de preferencia térmica (según Giattina y Garton, 1982).

V.2 TERMORREGULACION DE *Poecilia sphenops* EN TEMPERATURAS DE ACLIMATAACION FLUCTUANTES

Temperatura crítica máxima (TCMax)

Los valores de la temperatura donde se observaron las respuestas de estrés: aumento de actividad (AA), los espasmos musculares (EM) y la pérdida del equilibrio (PE) de los peces que se expusieron a un incremento térmico gradual difieren significativamente ($P \leq 0.001$). No se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre la misma respuesta correspondientes a los peces aclimatados al termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 °C ni en el termociclo de 26-35 °C. La respuesta de aumento de actividad de los peces aclimatados a la temperatura fluctuante de 20-29 °C difiere en 4 a 5 °C con respecto al registrado en los peces del termociclo 26-35 °C. Los espasmos musculares y la pérdida del equilibrio de los animales también se registraron en las temperaturas más altas cuando se mantuvieron en los termociclos simétrico y asimétrico de 26-35 °C; estas respuestas difieren en 2 °C con respecto a los organismos aclimatados a la fluctuación térmica de 20-29 °C (Tabla IX).

La temperatura que provocó las respuestas de estrés en los peces del termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 °C indicó que los organismos resistieron las temperaturas altas de manera similar porque las respuestas sólo varían 1 °C y la mayor resistencia se observó en los animales de la fluctuación de 26-35 °C (Fig. 11A).

Las temperaturas donde se observaron las respuestas de AA, EM y PE de los peces aclimatados a los termociclos 20-29 °C fueron similares a las observadas en los peces aclimatados a la temperatura constante de 29 °C. En los organismos que estuvieron expuestos al termociclo asimétrico de 26-35 °C estas respuestas fueron observadas 1 °C sobre aquella registrada en los especímenes aclimatados a la temperatura constante de 35 °C. La temperatura crítica máxima de *P. sphenops* caracterizada por la respuesta de PE fue de 40.9 a 41.9 en el ciclo 20-29 °C y de 43.5 a 44.0 °C en el termociclo 26-35 °C simétrico y asimétrico, respectivamente.

Temperatura crítica mínima (TCMin)

Las temperaturas correspondientes a la disminución de la actividad (DA), actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y el estado de coma (EC) de los peces, son significativamente diferentes ($P < 0.05$). En las respuestas de los animales expuestos al termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 y 26-35 °C, sólo se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en la respuesta DA de los peces aclimatados a la fluctuación 26-35 °C. En la respuesta de AE+EM de los dos termociclos 26-35 °C se detectaron diferencias aún cuando los valores de la temperatura difieren en sólo 0.3 °C (Tabla IX).

Cuando los organismos se aclimataron a fluctuaciones térmicas simétrica y asimétrica de 20-29 y 26-35 °C, las temperaturas en las que se observaron las respuestas de AE+EM y EC ocasionadas por las bajas temperaturas fueron similares y las diferencias no fueron mayores de 1 °C. Los peces expuestos a los termociclos simétrico y asimétrico de 26-35 °C

fueron menos resistentes a la disminución de la temperatura en 1.5 a 2 °C (Fig. 11 B). La temperatura crítica mínima de *P. sphenops* caracterizada por la respuesta de EC fue de 10.0 °C y de 11.0 °C en los ciclos de 20-29 °C y de 26-35 °C, respectivamente.

Tabla IX. Respuestas de estrés térmico inducidas por la exposición aguda a altas y bajas temperaturas en *P. sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes, de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). AA: aumento de actividad; EM: espasmos musculares; PE: pérdida del equilibrio; DA: disminución de la actividad; AE+EM: actividad esporádica con espasmos musculares; EC: estado de coma. Media \pm desviación estándar.

Temperaturas de Aclimatación Cíclica (°C)	Temperaturas Altas (°C)			Temperaturas Bajas (°C)			
	AA	EM	PE	DA	AE+EM	EC	
A. 20/29	SI	35.8 \pm 1.30	40.2 \pm 0.48	40.9 \pm 0.78	16.0 \pm 1.30	12.9 \pm 0.71	10.2 \pm 0.79
	AS	34.9 \pm 0.57	40.5 \pm 0.72	41.9 \pm 0.25	15.6 \pm 0.65	12.3 \pm 0.60	10.4 \pm 0.62
B. 26/35	SI	39.7 \pm 0.32	42.5 \pm 0.60	43.5 \pm 0.71	21.4 \pm 0.36	14.4 \pm 0.76	11.8 \pm 1.21
	AS	39.4 \pm 0.63	43.1 \pm 0.42	44.0 \pm 0.40	18.6 \pm 0.84	14.3 \pm 0.87	11.7 \pm 1.15

Los peces que experimentaron la exposición aguda a altas y bajas temperaturas hasta observar las respuestas de EM, PE, AE+EM y EC modificaron la temperatura preferida y las de evitación superior e inferior. Los organismos aclimatados al termociclo simétrico 20-29 °C que expresaron las respuestas de espasmos musculares y pérdida del equilibrio eligieron temperaturas más altas (32.9 y 31.1 °C) comparada con el grupo control que fue de 29.5 °C en las hembras y de 26.4 °C en los machos (Tabla X). Los organismos que estuvieron en el

Tabla X. Preferendum térmico agudo y temperaturas de evitación superior e inferior de *P. sphenops*, aclimatada a temperaturas fluctuantes, de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS) del grupo testigo (T) y de los grupos expuestos a temperaturas altas que produjeron espasmos musculares (EM) y pérdida del equilibrio (PE) y temperaturas bajas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y estado de coma (EC). En paréntesis se señala el intervalo de evitación (°C) de tales respuestas en relación a los grupos testigos.

Temperatura de Aclimatación (°C)	T	Temperaturas altas (°C)		Temperaturas bajas (°C)		
		EM	PE	AE+EM	EC	
Temperatura Preferida (°C)						
A. 20/29	SI	29.5	32.9	31.1	32.8	32.4
	AS	30.0	26.2	26.7	32.2	32.2
B. 26/35	SI	23.5	22.7	21.4	20.9	25.0
	AS	27.4	26.3	23.4	23.2	21.0
Temperatura de Evitación Superior (°C)						
A. 20/29	SI	35.5 (15.9)	37.2 (16.9)	35.3 (14.9)	36.2 (11.8)	35.7 (13.9)
	AS	35.1 (14.1)	33.5 (13.6)	37.5 (20.5)	35.6 (13.7)	36.4 (14.8)
B. 26/35	SI	28.5 (8.4)	29.9 (14.4)	32.4 (14.3)	32.3 (17.3)	32.4 (16.4)
	AS	31.4 (9.3)	31.1 (8.0)	33.8 (17.2)	33.8 (19.2.)	24.7 (8.5)
Temperatura de Evitación Inferior (°C)						
A. 20/29	SI	19.6	20.3	20.4	24.3	21.7
	AS	21.0	19.8	17.0	21.9	21.6
B. 26/35	SI	20.1	15.5	18.1	15.0	16.0
	AS	22.1	23.1	16.6	14.6	16.2

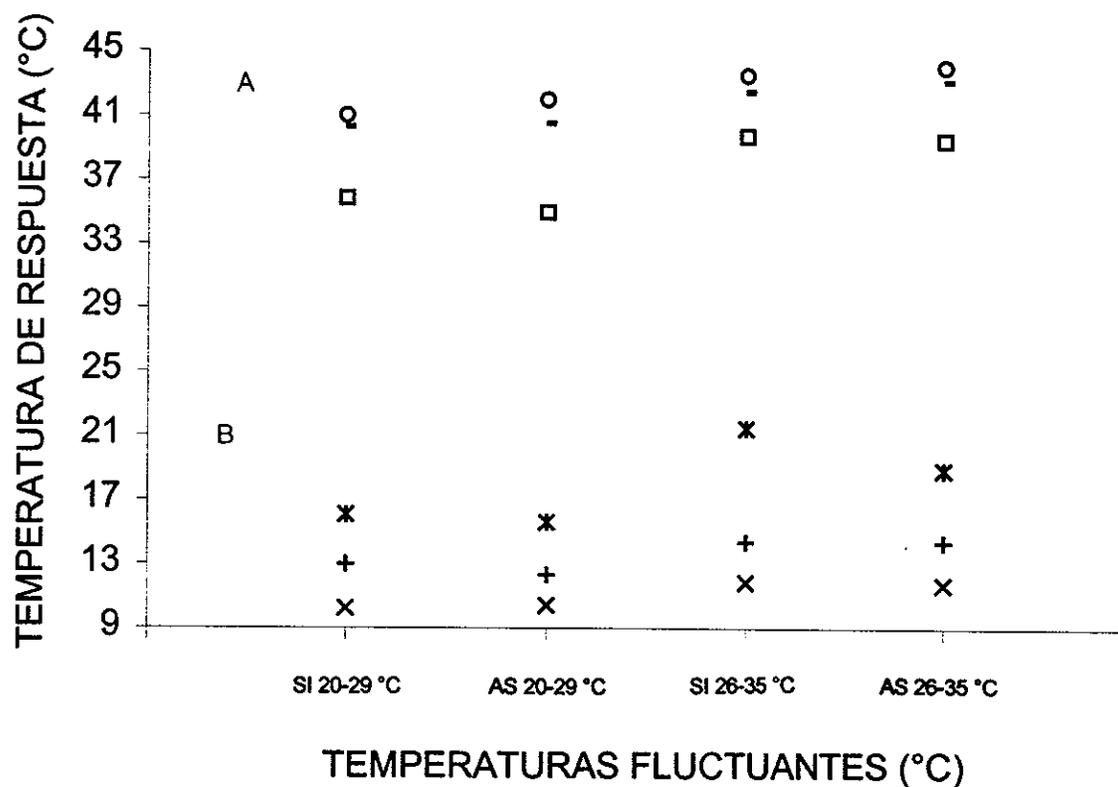


Figura 11. Relación entre las altas (A) y bajas (B) temperaturas que provocaron las respuestas de estrés en *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). Aumento de actividad (□); espasmos musculares (-); pérdida del equilibrio (o); disminución de la actividad (*); actividad esporádica con espasmos musculares (+); estado de coma (x).

termociclo asimétrico 20-29 °C seleccionaron temperaturas de 26.2 y 26.7 °C respectivamente y esta fue aproximadamente 4 °C menor que el grupo control (30 °C) (Fig. 12).

En los animales aclimatados a la fluctuación térmica simétrica de 26-35 °C, la temperatura preferida se modificó en 0.5 y 1.8 °C respectivamente con respecto al grupo testigo (23.2 °C). La preferencia térmica de los peces del termociclo asimétrico cambió con respecto al control en 1.1 y 4 °C al ser expuestos al calentamiento del medio acuático hasta observar las respuestas de estrés térmico, espasmos musculares y pérdida del equilibrio, respectivamente (Fig. 12).

La exposición de los organismos a temperaturas altas también modificó las temperaturas de evitación. Los peces aclimatados a la fluctuación térmica de 20-29 °C en los que se observaron los EM, incrementaron el intervalo de evitación en 1 °C en el ciclo simétrico y en el asimétrico se redujo 0.5 °C. Para la condición térmica de 26-35 °C, el patrón de comportamiento fue similar y únicamente los peces del termociclo simétrico frecuentaron temperaturas 5.0 °C más bajas (15.5 °C) que el grupo control (20.1 °C) (Tabla X).

En los animales que experimentaron la respuesta de pérdida del equilibrio, los intervalos de evitación se redujeron al aclimatarse a temperaturas fluctuantes simétricas de 20-29 °C y varían en 1 y 6 °C con respecto al control. En los organismos que se sometieron a fluctuaciones térmicas asimétricas incrementaron el intervalo de evitación en 7 y 9 °C; éstos animales frecuentaron temperaturas más frías y más calientes dentro del gradiente térmico (Tabla X).

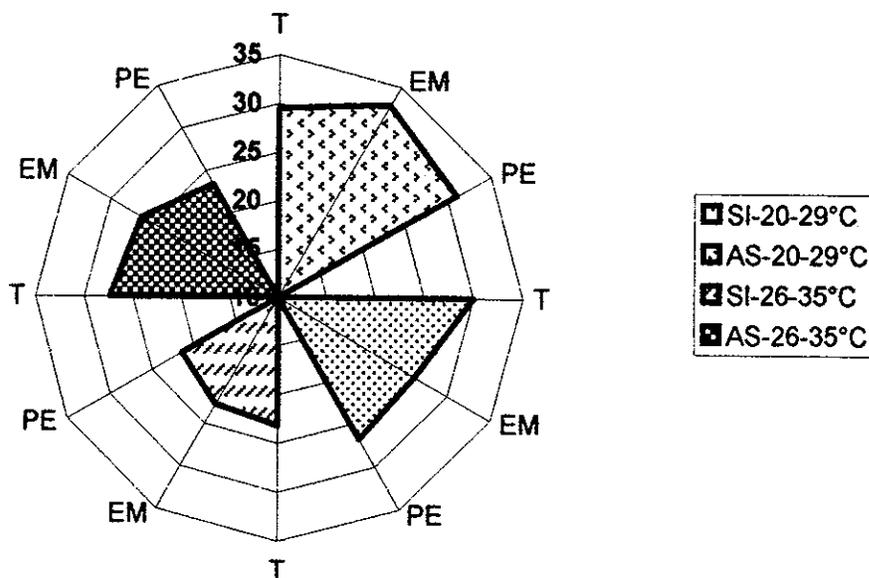


Figura 12. Temperatura preferida de *Poecilia sphenops* acimatada a regímenes térmicos fluctuantes de 20-29 °C y 26-35 °C simétricos (SI) y asimétricos (AS). T: grupo testigo, EM y PE corresponden a los grupos expuestos a temperaturas que provocaron espasmos musculares y pérdida del equilibrio, respectivamente.

Las bajas temperaturas también modificaron la orientación de los peces que se reflejó en la alteración de la temperatura preferida. Los organismos acimatados a la fluctuación térmica simétrica y asimétrica de 20-29 °C que experimentaron la disminución de la temperatura del medio hasta observar la respuesta de AE+EM y el EC eligieron

temperaturas de 32.2 a 32.8 °C, la cual es mayor en 3 °C comparada con los grupos testigos (26.4 y 29.5 °C) (Tabla X). Los animales que estuvieron en el termociclo de 26-35 °C, la preferencia térmica se inclinó hacia las temperaturas más bajas (21 a 23.2 °C) con respecto a los grupos controles (23.2 y 27.4 °C), excepto la de los peces expuestos al EC (25 °C) (Fig. 13).

Los organismos expuestos a las bajas temperaturas también modificaron las temperaturas de evitación. Los peces aclimatados a la temperatura fluctuante simétrica y asimétrica de 20-29 °C que experimentaron la respuesta AE+EM y EC, tuvieron temperaturas de evitación superior similares a las registradas en el grupo control y las de evitación inferior fueron mayor a 21 °C. El intervalo de evitación se modificó en 2 y 0.7 °C con respecto al testigo (Tabla X).

Para los animales expuestos a la fluctuación de 26-35 °C, las temperaturas de evitación inferior fueron 15 y 16 °C; estas temperaturas fueron 25.3 y 20.4 % más bajas que las registradas en el grupo control. La temperatura de evitación superior de los peces estuvo dentro del intervalo de 32 a 33.8 °C, excepto para la condición asimétrica, la cual fue de 24.7 °C. Estos resultados indican que los peces ampliaron en 90 % su intervalo de evitación como resultado de la disminución gradual de la temperatura del medio (Tabla X).

Los organismos expuestos a temperaturas bajas que provocaron AE+EM y EC y que se colocaron posteriormente en el gradiente térmico y luego fueron devueltos a la temperatura de aclimatación por 48 h no hubo mortalidad ni reacciones anormales como cambios en la coloración del cuerpo o derrame sanguíneo en la boca como se observó en los animales aclimatados a temperaturas constantes.

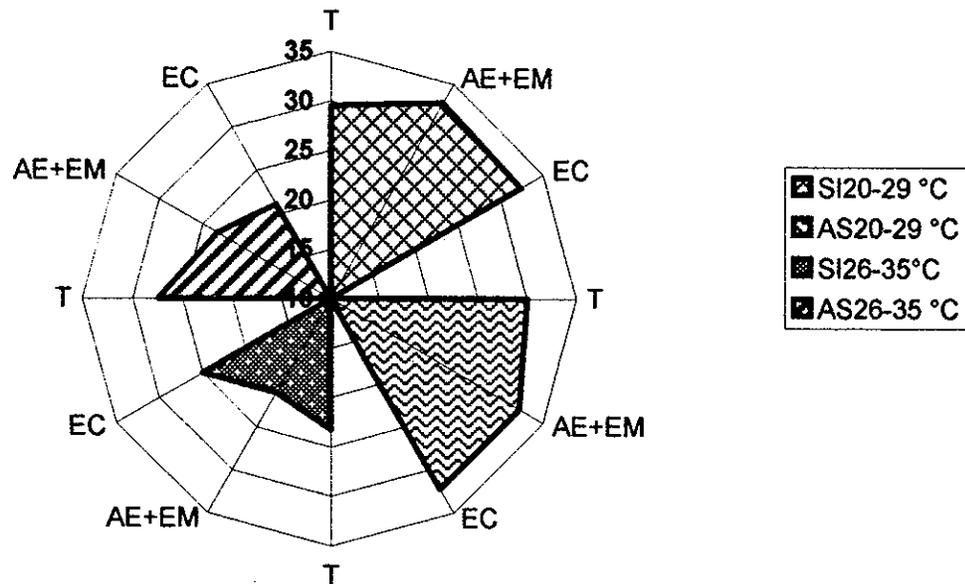


Figura 13. Temperatura preferida de *Poecilia sphenops* aclimatada a regímenes térmicos fluctuantes de 20-29 °C y 26-35 °C simétricos (SI) y asimétricos (AS). T: grupo testigo, AE+EM y EC corresponden a los grupos expuestos a bajas temperaturas que provocaron actividad esporádica con espasmos musculares y estado de coma, respectivamente.

Temperatura letal incipiente superior (TLIS) e inferior (TLII)

La temperatura letal incipiente superior se determinó de la misma forma que en las temperaturas constantes. La regresión entre X, Y dió un coeficiente de determinación de los modelos mayor al 90 %. Con la extrapolación a cero tasa de morticidad se estableció que la

TLIS de los peces aclimatados al termociclo simétrico–asimétrico 20-29 °C se diferenciaron en 0.6 °C, esta diferencia también se observó en las temperaturas letales de los organismos del termociclo 26-35 °C. Al comparar la TLIS entre las diferentes temperaturas de aclimatación fluctuantes (simétrica y asimétrica 20-29 y 26-35 °C) la diferencia fue de 0.1 °C y los valores coincidieron con los obtenidos en las temperaturas constantes de 26 a 32 °C (Tabla XI). Los peces que se aclimataron a las temperaturas fluctuantes tuvieron un intervalo similar de TLIS.

Tabla XI. Temperatura letal incipiente superior (TLIS) de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes.

Temperatura de aclimatación constante (°C)	TLIS (°C)	Temperatura de aclimatación fluctuante (°C)	TLIS (°C)
20	37.9	Simétrico 20-29	39.4
23	38.2	Asimétrico 20-29	38.8
26	38.9	Simétrico 26-35	38.9
29	39.3	Asimétrico 26-35	39.5
32	39.3		
35	39.9		

La temperatura letal incipiente inferior de los peces expuestos a temperaturas de aclimatación fluctuantes fue mayor a 10 °C (Tabla XII). Ésta temperatura letal incipiente se identificó con el estado de coma en los peces, quienes no se incorporaron durante los 45 min que duro el experimento. También, se evaluó la sobrevivencia de los animales al regresarlos a la temperatura de aclimatación después de que se expusieron a las temperaturas experimentales más bajas.

En los animales aclimatados al termociclo de 20-29 °C simétrico y asimétrico la TLII fue de 10.8 y 10.9 °C respectivamente. Casi todos los peces que se devolvieron a la temperatura de aclimatación donde se observaron durante 48 h sobrevivieron después de que se expusieron a las temperaturas experimentales más bajas. Los organismos que estuvieron expuestos a las temperaturas experimentales de 5.51 y 6.18 °C, no se recuperaron.

En los animales aclimatados al termociclo simétrico y asimétrico de 26-35 °C la exposición repentina a las temperaturas más bajas, causó un derrame sanguíneo en la boca en la mayoría de los peces; en otros, se observó una curvatura corporal. En estos peces, la sobrevivencia fue del 100 %, excepto en las temperaturas experimental de 9.8 °C (66%) del termociclo simétrico y para el asimétrico en 8.1 °C (0 %), 9.9 °C (62.5 %) y 11.8 °C (71.42 %).

La TLII de los peces aclimatados al termociclo simétrico y asimétrico de 26-35 °C fue de 11.3 y 11.8 °C respectivamente (Tabla XII), con una diferencia de 0.5 °C, la cual es mayor a la registrada para el termociclo de 20-29 °C.

En estas condiciones, la TLII de los peces aclimatados al termociclo asimétrico 20-29 °C es menor (0.8 °C) a la indicada para los organismos de la temperatura de aclimatación constante de 29 °C. En el termociclo de 26-35 °C los valores de la temperatura letal incipiente fueron similares al obtenido en los peces aclimatados a 29 °C (Tabla XII). Los valores de la TLII de los animales de la fluctuación térmica se encuentran entre los datos que corresponden a las temperaturas fijas de 26 y 29 °C.

La resistencia de los peces a las temperaturas letales es mayor cuando son aclimatados a fluctuaciones térmicas que a temperaturas constantes.

Tabla XII. Temperatura letal incipiente inferior (TLII) de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes. Media \pm desviación estándar.

Temperatura de aclimatación constante (°C)	TLII (°C)	Temperatura de Aclimatación Fluctuante (°C)	TLII (°C)
20	7.56 \pm 1.18	Simétrico 20-29	10.8 \pm 0.53
23	9.06 \pm 0.35	Asimétrico 20-29	10.9 \pm 0.16
26	9.87 \pm 0.77	Simétrico 26-35	11.3 \pm 0.41
29	11.66 \pm 0.10	Asimétrico 26-35	11.8 \pm 0.47
32	12.97 \pm 1.10		
35	12.55 \pm 0.25		

Temperatura preferida y de evitación inferior y superior

La temperatura preferida de los peces aclimatados a las temperaturas fluctuantes simétrica y asimétrica 20-29 y 26-35 °C se analizaron con una prueba de "t" y posteriormente con un análisis de varianza.

Al comparar la temperatura seleccionada por las hembras y los machos de *Poecilia sphenops* durante el día y la noche sólo se encontraron diferencias en las temperaturas preferidas de las hembras ($P = 0.015$) y los machos ($P \leq 0.001$) del termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 °C. En las hembras aclimatadas a la fluctuación térmica 26-35 °C y en los machos del termociclo simétrico, hubo diferencias significativas ($P \leq 0.001$) entre la temperatura preferida del día y de la noche. El preferendum final de los machos en el día y en la noche de esta condición varía únicamente por 0.8 °C.

Las hembras aclimatadas a la temperatura fluctuante de 20-29 °C de ambos termociclos prefieren durante el día temperaturas de 29.1 °C y en la noche entre los 28 y 28.5 °C; en cambio los machos siempre seleccionaron temperaturas más bajas que las hembras, de manera que durante el día se congregaron alrededor de los 26 y 27 °C, es decir, de 1 a 2 °C más que la temperatura que prefirieron en la noche (25.3 °C) (Fig. 14).

Las hembras de *P. sphenops* que fueron aclimatados a los termociclos fluctuantes simétrico y asimétrico de 26-35 °C, eligieron durante el día temperaturas de 29.3 y 30.5 °C respectivamente, en la noche sólo las hembras de la condición simétrica modificaron significativamente su preferencia térmica a 26.4 °C; sin embargo, las hembras del termociclo asimétrico se mantuvieron alrededor de los 30 °C (Fig. 15). Los machos al igual que los de

la fluctuación de 20-29 °C prefieren temperaturas más bajas que las hembras; en el día eligieron temperaturas de 23 y 25.7 °C. Durante la noche los machos del termociclo simétrico prefieren temperaturas de 22.2 °C y los de la condición asimétrica no modificaron su temperatura preferida (Fig. 15).

La temperatura preferida que eligieron las hembras y los machos expuestos a temperaturas de aclimatación fluctuantes y también los que permanecieron en la variación ambiental del medio natural indican que las hembras siempre prefieren temperaturas más altas que los machos; en el día las hembras prefieren un intervalo de 29.1 a 31.6 °C y en la noche de 26.4 a 29.7 °C. Los machos en cambio, se ubicaron en un intervalo preferencial en el día de 23 a 28.9 °C y en la noche de 22.2 a 25.6 °C (Tabla XIII).

Durante el día la temperatura preferida seleccionada por las hembras aclimatadas a la fluctuación térmica disminuyó aproximadamente 2 °C con respecto a la observada en las hembras recolectadas en el medio natural (control) y la temperatura elegida en la noche tuvieron valores más altos que la observada en los animales de la condición de campo. En los machos la preferencia térmica tuvo valores más bajos que en los peces recolectados en su habitat natural y en la noche las temperaturas seleccionadas son similares excepto en los organismos aclimatados a la fluctuación térmica simétrica 26-35 °C (Tabla XIII).

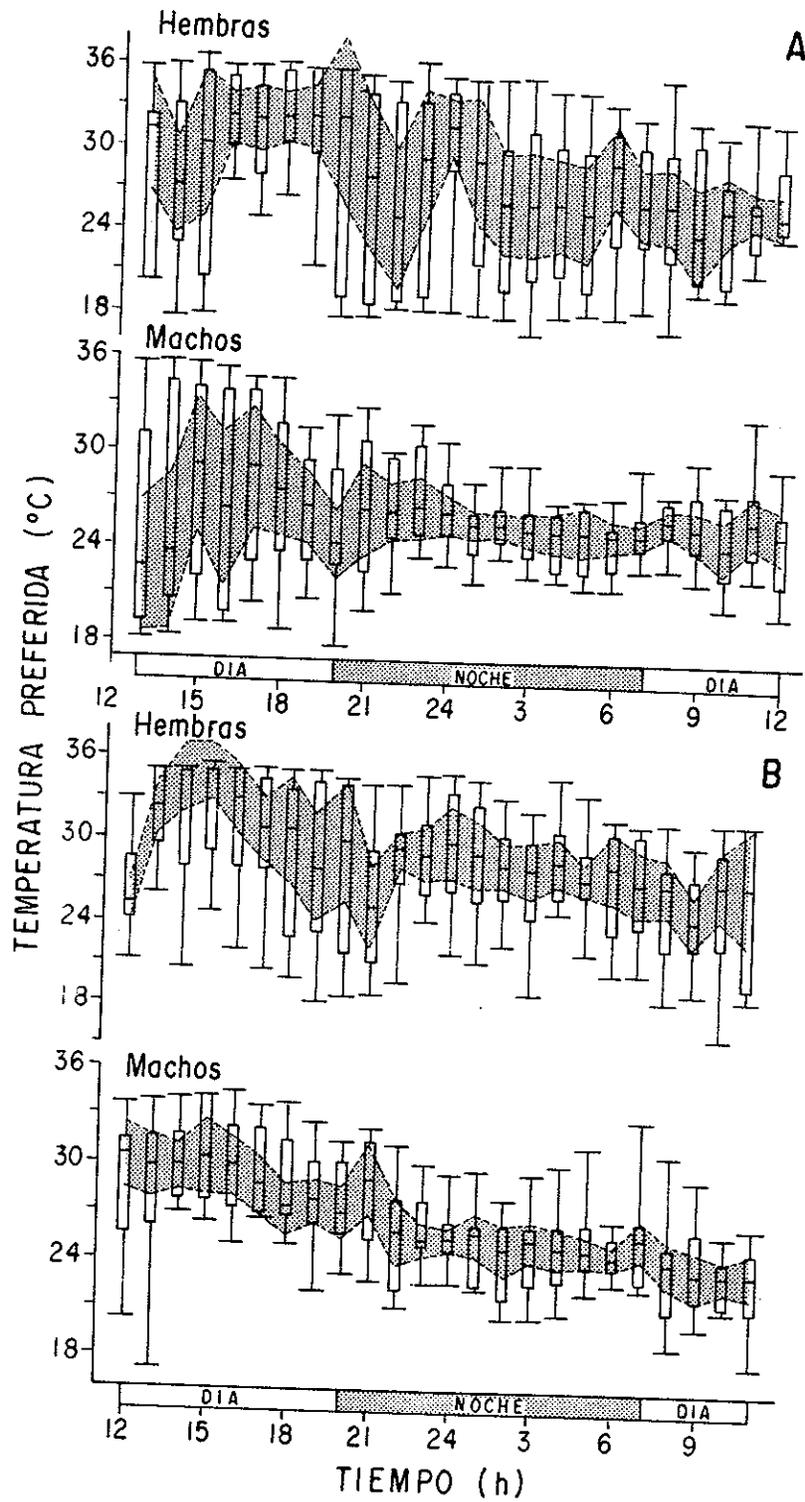


Figura 14. Temperatura preferida por las hembras y los machos de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes de 20-29 °C simétrica (A) y asimétrica (B). Mediana \pm intervalo de confianza. (Ver figura 9 para la descripción de la caja).

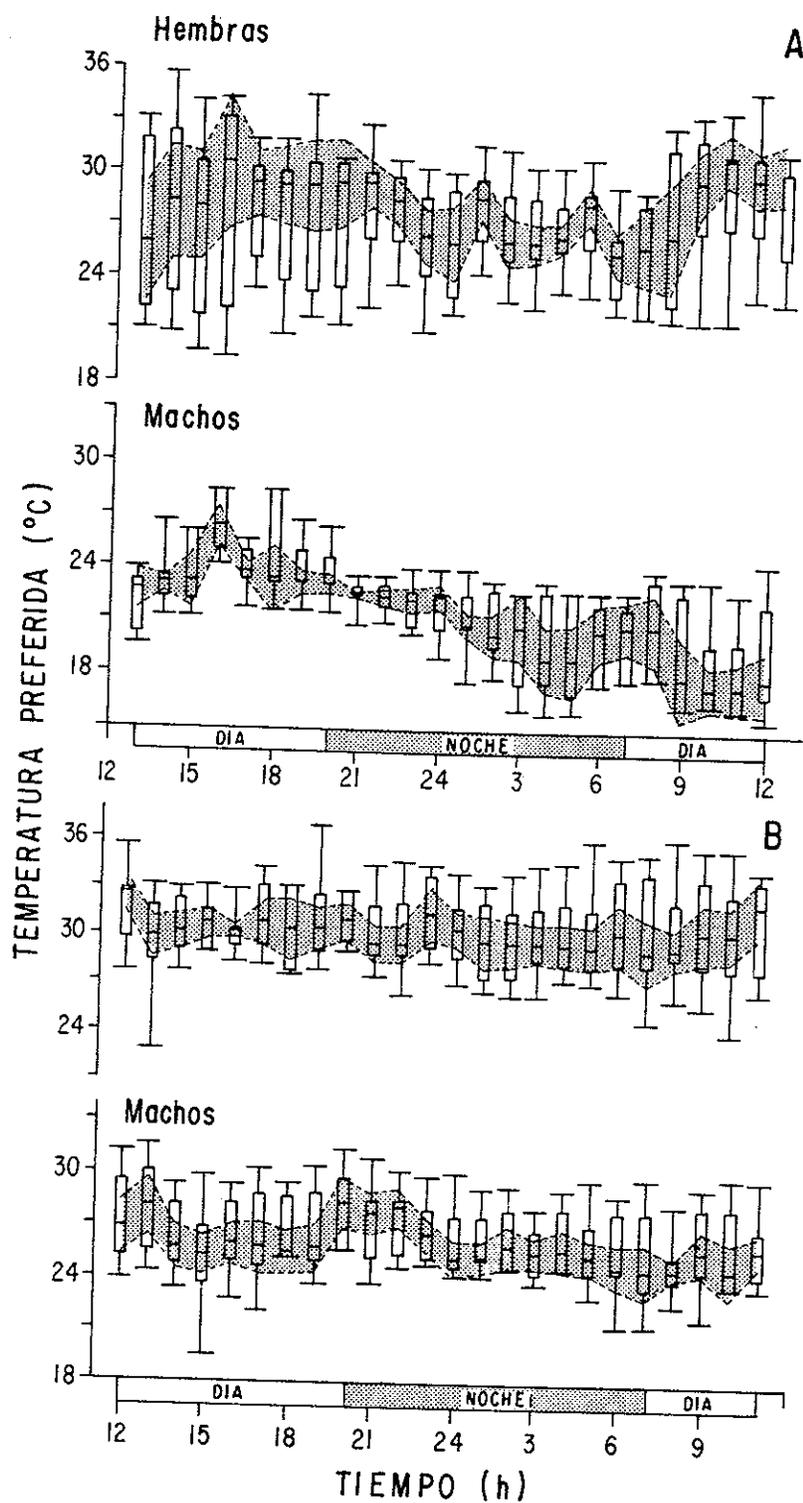


Figura 15. Temperatura preferida por las hembras y los machos de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes de 26-35 °C simétrica (A) y asimétrica (B). Mediana \pm intervalo de confianza.

Tabla XIII. Temperatura preferida durante el día y la noche por las hembras y los machos de *Poecilia sphenops* a temperaturas de aclimatación fluctuantes y variación natural (control).

Temperatura (°C)	Temperatura preferida (°C) Hembras		Temperatura preferida (°C) Machos	
	Día	Noche	Día	Noche
Variación natural	31.6	28.9	26.9	25.5
Fluctuación simétrica 20-29	29.1	27.9	25.9	25.3
Fluctuación asimétrica 20-29	29.1	28.4	26.9	25.4
Fluctuación simétrica 26-35	29.3	26.4	23.0	22.2
Fluctuación asimétrica 26-35	30.5	29.7	25.7	25.6

Las temperaturas evitadas por las hembras aclimatadas a los termociclos simétrico y asimétrico de 20-29 °C tuvieron un intervalo de 19.8 y 13.5 °C y los machos de 15.9 y 16.1 °C. Las hembras aclimatadas a la fluctuación térmica asimétrica evitaron temperaturas de 19.5 y 33 °C, las cuales están dentro de un intervalo más estrecho comparado con las observadas para las hembras del termociclo simétrico; las temperaturas evitadas por los machos fueron similares a las observadas en las hembras (Tabla XIV).

Las hembras de la condición simétrica 26-35 °C, evitaron temperaturas inferiores a los 19.6 °C y superior a los 34 °C; en los experimentos con las hembras aclimatadas a la fluctuación térmica asimétrica la temperatura de evitación inferior fue 22.4 °C y evitaron

temperaturas más altas (36.5 °C). Los organismos aclimatados a temperaturas fluctuantes donde la exposición se mantuvo por 10 h a temperaturas de 35 °C, evitaron temperaturas menores de 20 °C e incrementaron su tolerancia a temperaturas más altas. Este comportamiento también se observó en los machos en los cuales, además, el intervalo de evitación fue menor en 3 y 4.5 °C comparado con el de las hembras (Tabla XIV).

Tabla XIV. Temperaturas de evitación durante un ciclo de 24 h de las hembras y de los machos de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes.

Temperatura Fluctuante (°C)	Hembras		Machos		Intervalo de Evitación (°C) Hembras-Machos
	Temperaturas de evitación Inferior	superior (°C)	Temperaturas de evitación Inferior	superior (°C)	
Simétrico 20-29	16.5	36.3	17.8	33.7	19.8 - 15.9
Asimétrico 20-29	19.5	33.0	18.4	34.5	13.5 - 16.1
Simétrico 26-35	19.6	34.0	17.4	27.3	14.4 - 9.9
Asimétrico 26-35	22.4	36.5	19.4	30.5	14.1 - 11.8

Los resultados del preferendum agudo de temperatura de los peces mantenidos en los diferentes regímenes térmicos indicaron diferencias significativas ($P \leq 0.001$) entre las temperaturas seleccionadas por las hembras y los machos excepto para los organismos expuestos al termociclo simétrico de 20-29 °C. Los animales aclimatados a los termociclos asimétrico (20-29 °C) y simétrico (26-35 °C), también tuvieron diferencias significativas entre ambos sexos ($P < 0.05$) aunque sólo difieren en menos de 0.5 °C (Fig. 16).

Los organismos expuestos a las temperaturas de aclimatación fluctuante simétrica y asimétrica 20-29 °C eligieron temperaturas mayores a los 26 °C; las hembras (excepto las del termociclo simétrico 26-35 °C) prefieren temperaturas cercanas a los 30 °C, que difiere 0.8 °C del preferendum agudo descrito para las hembras aclimatadas a las temperaturas constantes. Los machos que permanecieron 10 h consecutivas a las temperaturas de 29 y 35 °C (termociclo asimétrico) prefirieron 29.4 y 27.4 °C respectivamente, estos valores son más altos que los obtenidos en organismos del termociclo simétrico (Fig. 16).

El preferendum agudo de temperatura de los peces estuvo dentro del intervalo de preferencia seleccionado en 24 h y la mayoría de los valores fueron de 0.5 a 3.5 °C más altos que el preferendum final, excepto el de las hembras del termociclo asimétrico de 26-35 °C.

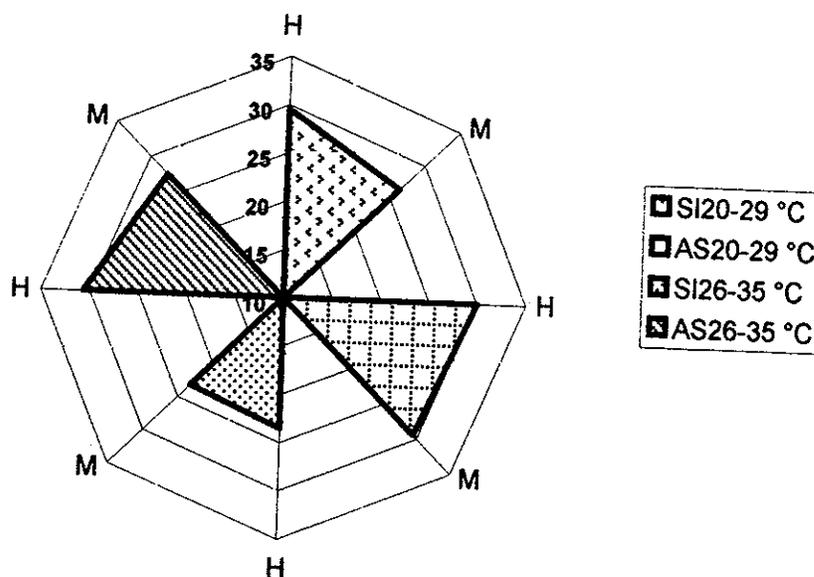


Figura 16. Preferendum agudo de temperatura de hembras (H) y machos (M) aclimatados a temperaturas fluctuantes simétrica y asimétrica de 20-29 y 26-35 °C.

Las temperaturas de evitación de las hembras y los machos aclimatados al termociclo simétrico y asimétrico de 20-29 °C tuvieron un intervalo promedio de 15.3 °C, el cual es mayor al observado en los animales de la fluctuación 26-35 °C, donde las hembras tienen un mayor intervalo de evitación que los machos con una diferencia de 1 a 3 °C (Tabla XV).

Tabla XV. Temperaturas de evitación de las hembras y de los machos de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas fluctuantes.

Temperatura fluctuante (°C)	Hembras		Machos		Intervalo de evitación (°C) hembras-machos
	Temperaturas de evitación inferior	superior (°C)	Temperaturas de evitación inferior	superior (°C)	
Simétrico 20-29	19.5	35.5	18.5	34.4	15.9 - 15.9
Asimétrico 20-29	21.0	35.1	18.9	34.3	14.1 - 15.3
Simétrico 26-35	19.8	31.2	20.1	28.5	11.4 - 8.4
Asimétrico 26-35	24.7	34.9	22.0	31.4	10.2 - 9.3

El intervalo de evitación para los peces de los termociclos 20-29 °C es mayor en 5 °C que el obtenido en los animales aclimatados a las temperaturas constantes de 20 a 26 °C. En las temperaturas fluctuantes 26-35 °C, los límites de evitación de los animales se encontraron en temperaturas más altas que la observada en los organismos de las temperaturas de aclimatación fijas. Estas diferencias se deben a que las temperaturas de evitación de los peces aclimatados a temperaturas constantes no fueron separadas por sexos

y porque los organismos expuestos a las fluctuaciones térmicas tuvieron una mayor capacidad de respuesta. El intervalo de evitación de las hembras y los machos en 2 h fue de 0.8 a 3.9 °C menor que al observado en los organismos durante 24 h.

Respuestas a la temperatura de *P. sphenops* aclimatada a regímenes fluctuantes

La representación gráfica de las respuestas que caracterizan la tolerancia y resistencia de *Poecilia sphenops* cuando es aclimatada a temperaturas fluctuantes, destaca la flexibilidad fisiológica de los organismos para responder a las variaciones térmicas.

Las temperaturas preferidas de los peces que permanecieron en la temperatura de aclimatación fluctuante simétrica y asimétrica 20-29 °C fueron similares (29.5 y 30 °C respectivamente); los organismos del termociclo simétrico de 26-35 °C tuvieron una temperatura preferida (23.5 °C) menor en 7.1 °C a la determinada para los organismos de la fluctuación asimétrica (30.6 °C) (Fig. 17; ×). La misma tendencia se observa en las temperaturas de evitación inferior (Fig. 17; ♦) y superior (Fig. 17, ●).

Los organismos aclimatados al termociclo simétrico y asimétrico 20-29 °C y asimétrico 26-35 °C fueron más tolerantes porque evitaron las temperaturas de 35 °C (Fig. 17, ●). Los valores de las temperaturas de evitación inferior de los peces son muy similares en los termociclos simétrico – asimétrico 20-29 °C y simétrico 26-35 °C comparado con el determinado para la condición asimétrica 26-35 °C, el cual fue de 24.7 °C, lo que probablemente se deba a que estos animales permanecieron más tiempo a la temperatura de 35 °C que a 26 °C (Fig. 17; ♦).

La separación entre la temperatura de evitación superior (Fig. 17, ●) y la TLIS (Fig. 17, -) para los peces que estuvieron a las temperaturas de aclimatación fluctuantes 20-29 °C es en promedio de 3.8 °C, en el caso del termociclo simétrico y asimétrico 26-35 °C la separación es de 7.7 y de 4.6 °C respectivamente. Cuando se trabajó con el termociclo simétrico 20-29 °C la separación entre la TLIS (Fig. 17, -) y la TCMax (Fig. 17, +), fue 1.6 °C y en el asimétrico fue mayor a 3.0 °C. En los peces de la fluctuación térmica de 26-35 °C la separación es en promedio de 4.5 °C, lo cual indicó que los animales fueron más tolerantes cuando se aclimataron a temperaturas fluctuantes.

En los peces aclimatados a los termociclos simétrico y asimétrico 20-29 y 26-35 °C, la temperatura de evitación inferior (Fig. 17; ♦) está separada de la TLII (Fig. 17, *) por más de 8 °C, lo cual indica que los peces pueden sobrevivir en temperaturas de 15 °C antes de producirse el estado de coma. La temperatura crítica mínima (Fig. 17, o) caracterizada por el estado de coma y la TLII (Fig. 17, *) sólo están separadas en promedio por 0.5 °C.

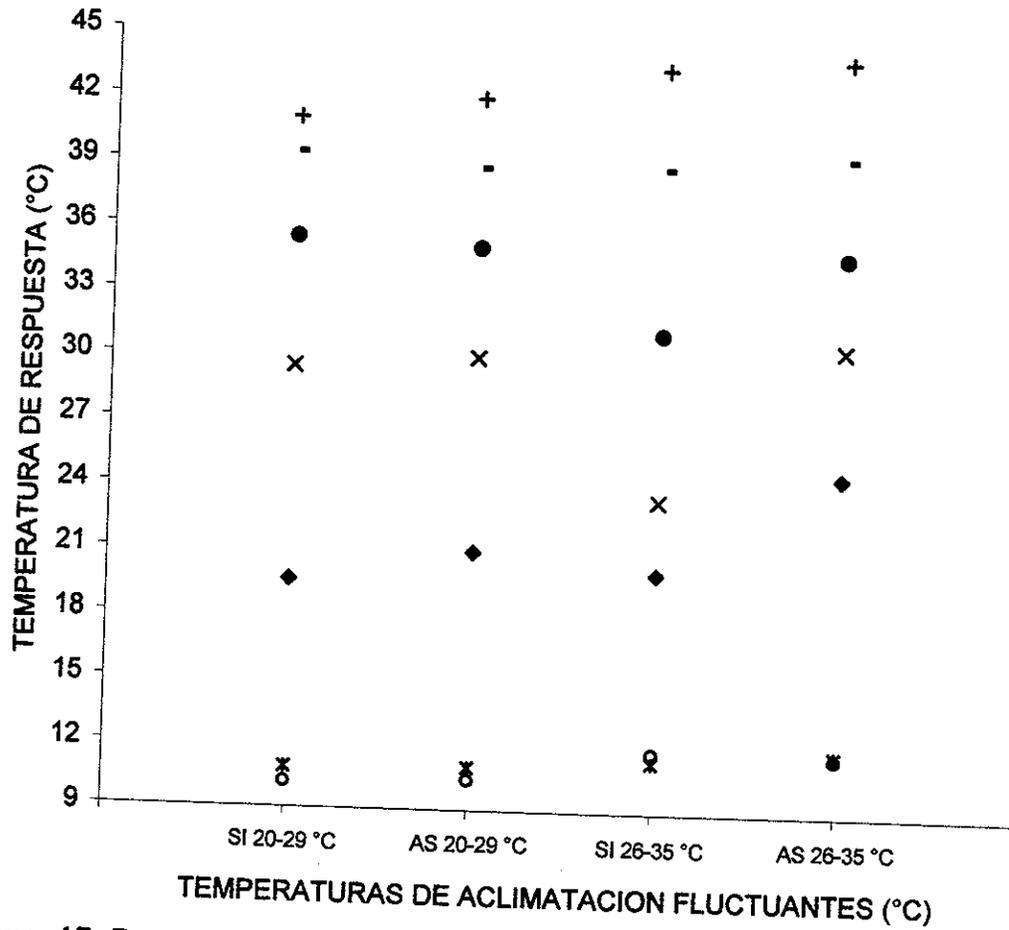


Figura 17. Respuestas a la temperatura de *Poecilia sphenops* aclimatada a fluctuaciones térmicas de tipo simétrico (SI) y asimétrico (AS). Temperatura crítica máxima (TCMax +); temperatura letal incipiente superior (TLIS -); temperatura de evitación superior (•); temperatura preferida (×); temperatura de evitación inferior (♦); temperatura letal incipiente inferior (TLII *); temperatura crítica mínima (TCMin o).

Respuestas térmicas de *Poecilia sphenops* aclimatada a diferentes regímenes de temperatura

El cambio de las respuestas térmicas de *P. sphenops* relativo a la temperatura de aclimatación (TA), indicó que las temperaturas crítica máxima (TCMax) y la letal incipiente superior (TLIS) fueron dependientes de la temperatura de aclimatación disminuyendo notoriamente desde 48.4 a 18.6 % la primera y de 47.2 a 10.9 % la última, al aumentar la TA (Tabla XVI). La disminución del cambio relativo de las respuestas con respecto a la temperatura de aclimatación indicó que los peces que se aclimataron a 32 y 35 °C estuvieron en los límites de la zona de tolerancia de la especie.

La temperatura de evitación superior, también disminuyó a medida que incrementó la TA, desde 43.8 a 11.4 % y todos los valores fueron mayores que la temperatura de aclimatación.

Los valores de las temperaturas crítica mínima (TCMin) y la letal incipiente inferior (TLII) fueron 64 a 59.3 % menores que la TA. Las temperaturas de evitación inferior (TEI) con respecto a la temperatura de aclimatación disminuyó desde un 30 % a 0.0 % en el intervalo de 20 a 26 °C y continuó disminuyendo a medida que TA aumentaba, hasta alcanzar un valor 50.6 % menor que la TA (Tabla XVI).

La temperatura preferida depende fuertemente de la TA, los valores fueron de 42.8 a 16.2 % mayor que la TA en el intervalo de 20 a 29 °C y disminuyó de 20 a 11.1 % en las TA de 32 y 35 °C (Tabla XVI).

En los peces aclimatados a fluctuaciones térmicas (FT) de 20-29 °C, los valores de la TCM_{ax} y TLIS fueron mayores que la FT de 41.0 a 44.5 % y de 26.4 a 25.2 %, respectivamente. Todos los valores de TCM_{ax} y TLIS de la FT simétrica (SI) y asimétrica (AS) de 26-35 °C fueron de 24.3 a 25.7 % y de 10.0 a 11.4 % mayor que la FT (Tabla XVI).

La TES de los peces aclimatados al ciclo 20-29 °C fueron de 18.3 a 17.4 % mayores que la FT y disminuyeron en el ciclo 26-35 °C a 18.6 y 10.3 % con respecto a la FT.

Los valores de la TCM_{in}, TLII y TEI disminuyeron notablemente de 64.8 a 66.6 % la primera, de 62.7 a 66.3 % la segunda y de 32.4 a 42.6 % la última, al mantener a los peces en FT de tipo simétrico y asimétrico. Sólo en las TEI de los ciclos AS de 20-29 y 26-35 °C se observan las diferencias de 5 a 6 % menores que el SI (Tabla XVI).

Las temperaturas preferidas fueron dependientes de la TF, los valores fueron de 1.7 a 3.3 % mayores que la TF de 20-29 °C de tipo SI y AS; en el ciclo de 26-35 °C los valores fueron menores que la TF en 32.8 % para el tipo SI y disminuyeron a 21.7 % en el AS (Tabla XVI).

Tabla XVI. Respuestas térmicas, características de las zonas de tolerancia y resistencia, de *P. sphenops* aclimatada a diferentes regímenes de temperatura. En paréntesis se señalan los cambios de tales respuestas relativos (%) a la temperatura de aclimatación. TCM_{max} y TCM_{min}, temperaturas críticas máxima y mínima; TLIS y TLII, temperaturas letales incipientes superior e inferior; TES y TEI, temperaturas de evitación superior e inferior; TP, temperatura preferida.

Regímen Térmico	TCMax	TLIS	TES	TCMin	TLII	TEI	TP
Temperatura de Aclimatación Constante (°C)							
20	38.8 (48.4)	37.9 (47.2)	35.6 (43.8)	7.7 (-61.5)	7.5 (-62.5)	28.8 (30.5)	34.6 (42.2)
23	39.8 (42.2)	38.2 (39.8)	36.9 (37.6)	8.0 (-65.2)	9.0 (-60.8)	27.2 (15.4)	32.7 (29.6)
26	41.2 (36.9)	38.9 (33.1)	36.4 (28.6)	9.9 (-61.9)	9.8 (-62.3)	26.0 (00.0)	36.3 (28.4)
29	42.0 (31.0)	39.3 (26.2)	37.1 (21.8)	10.5 (-63.8)	11.6 (-60.0)	18.6 (-35.8)	34.6 (16.2)
32	43.0 (25.6)	39.3 (18.6)	38.9 (17.7)	12.2 (-61.8)	12.9 (-59.7)	19.4 (-39.4)	25.6 (-20.0)
35	43.0 18.6	39.3 (10.9)	39.5 (11.4)	14.1 (-59.7)	12.5 (-64.3)	17.3 (-50.6)	31.1 (-11.1)
Temperatura de Aclimatación Cíclica (°C)							
A. 20/29	SI 40.9 (41.3)	39.4 (26.4)	35.5 (18.3)	10.2 (-64.8)	10.8 (-62.7)	19.6 (-32.4)	29.5 (1.69)
	AS 41.9 (44.5)	38.8 (25.2)	35.1 (17.4)	10.4 (-64.1)	10.9 (-62.4)	21.0 (-27.6)	30.0 (3.3)
B. 26/35	SI 43.5 (24.3)	38.9 (10.0)	28.5 (-18.6)	11.8 (-66.3)	11.3 (-67.7)	20.1 (-42.6)	23.5 (-32.8)
	AS 44.0 (25.7)	39.5 (11.4)	31.4 (-10.3)	11.7 (-66.6)	11.8 (-66.3)	22.1 (-36.85)	27.4 (-21.7)

VI DISCUSION

Las variaciones de la temperatura ambiental que los organismos experimentan diaria o estacionalmente afectan su fisiología tanto en los ectotermos, cuya temperatura corporal es dependiente del calor ambiental como en los endotermos cuya temperatura corporal depende del calor producido intrínsecamente. Desde el punto de vista evolutivo, las especies también experimentan ajustes de la temperatura corporal que les permite invadir nuevas zonas geográficas con climas diferentes. Así, en el medio natural los organismos tienen la capacidad de ajustar sus procesos fisiológicos y compensar los efectos de las variaciones de temperatura (Cossins y Bowler, 1987). En algunas especies se ha demostrado que los estadios tempranos del ciclo de vida tienen una distribución espacial relacionada con la temperatura óptima que puede ser diferente a la de los adultos (Fonds, 1979; Gadomski y Caddell, 1991). Otros estudios se han enfocado a conocer la resistencia y la tolerancia de las especies cuando son aclimatadas en el laboratorio a temperaturas constantes o fluctuantes o al efecto térmico de las estaciones del año.

Los peces que habitan pequeños cuerpos de agua o en los ríos son vulnerables a los cambios de temperatura ocasionados por la época del año, las fluctuaciones climáticas de corto plazo ocasionadas por las lluvias y por las actividades del hombre como la instalación de plantas termoeléctricas y la deforestación (Kowalski *et al.* 1978).

Actualmente, la mayoría de las investigaciones están enfocadas a conocer la tolerancia térmica de los organismos donde la temperatura preferida o el preferendum final

asi como las de evitación son la parte medular para el cultivo de las especies de importancia comercial.

En el presente trabajo se estudiaron las respuestas de comportamiento de *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes con el fin de conocer las zonas de tolerancia y de resistencia de la especie. Entre las respuestas de resistencia térmica se determinaron las temperaturas letales y críticas máxima y mínima y en la zona de tolerancia se obtuvieron las temperaturas preferidas y de evitación.

En *Poecilia sphenops* aclimatada a temperaturas constantes de 20 a 35 °C y fluctuantes de 20-29 y 26-35 °C se evaluó el efecto de la exposición a temperaturas altas, donde se observaron las respuestas de estrés térmico: aumento de actividad (AA) con movimientos rápidos del opérculo, seguido de espasmos musculares (EM) y la pérdida del equilibrio (PE) acompañada de contracciones del cuerpo. Se han descrito conductas similares en *Ictalurus punctatus* (Cheetham *et al.*, 1976). Hutchison (1976) describe la resistencia de la salamandra *Necturus maculosus* como una serie de respuestas desencadenadas al incrementar gradualmente la temperatura; la primera se caracteriza por un aumento de la actividad e intentos de escape, seguido de la pérdida del equilibrio y finalmente se producen espasmos musculares violentos. En los peces esta secuencia no sigue el mismo orden porque este tipo de comportamiento es característicos de cada especie y porque los organismos pertenecen a diferentes grupos taxonómicos.

En el presente estudio se pudo establecer que la respuesta de AA ocasionada al incrementar la temperatura gradualmente, es más variable que las siguientes respuestas. Los EM y la PE difirieron en 1.0 a 1.48 °C lo que representa la temperatura de transición que le

permite al organismos escapar del estrés ocasionado por la temperatura. Varios autores mencionan que constituye el umbral térmico de la resistencia donde ambas respuestas están condicionadas por las altas temperaturas (Cheetham *et al.*, 1976; Hutchison, 1976). Una vez que los organismos se regresaron a la temperatura de aclimatación se observó que el 98% se recuperó en 48 h; sólo en los peces que estuvieron en las temperaturas de aclimatación constantes se produjo un daño fisiológico que se reflejó en un cambio de la coloración del cuerpo y natación errática. Los organismos que fueron aclimatados a la fluctuación térmica no tuvieron ningún daño y la sobrevivencia fue del 100%.

P. sphenops no resiste las temperaturas de aclimatación constantes de 34 °C o mayores porque se identificó como el límite último de resistencia térmica después del cual la condición fisiológica de los organismos se deteriora y puede producirse la muerte. En efecto, en los animales que se aclimataron a 35 °C se desarrolló la enfermedad conocida como hidropesía abdominal. Condición similar se ha descrito en peces estresados por concentraciones subletales de detergentes o de metales pesados como el mercurio, el arsénico y otros o por diferentes enfermedades; estos animales resisten menos que uno saludable de la misma edad, sexo y especie (Cairns y Scheier, 1964; MacLeod y Pessah, 1973; Paladino y Spotila, 1978; Espina *et al.*, 1986).

La resistencia de *P. sphenops*, evaluada a través de las respuestas al estrés inducidas por el incremento de la temperatura del medio, aumenta en función de la temperatura de aclimatación constante, pero disminuye si se compara con la registrada en los peces que se mantuvieron a temperaturas de aclimatación fluctuantes donde la tolerancia fue mayor. La resistencia de los peces y su relación con la temperatura constante de aclimatación fue

estudiada en *Ictalurus punctatus* y en 14 peces marinos de importancia comercial de las costas del Japón (Cheetham *et al.*, 1976; Tsuchida, 1995). Los autores mencionan que la respuesta del organismo fue dependiente de la temperatura de aclimatación a una correlación superior al 95 %.

Algunos autores indican que la pérdida del equilibrio (Brattstrom, 1968) o la muerte (Fry, 1967) de los peces, son las etapas terminales al aumentar la temperatura ambiental; sin embargo, aunque la pérdida del equilibrio ocurre a pocos grados por arriba del inicio de los espasmos musculares estas respuestas con frecuencia varían de una especie a otra (Mahoney y Hutchison, 1969; Hutchison *et al.*, 1966; Spotila, 1972).

Las respuestas de estrés de *P. sphenops* causadas por el descenso gradual de temperatura se caracterizaron en primer lugar por una disminución de la actividad (DA) seguida del cese total de todo movimiento; a continuación se observó una actividad rápida esporádica acompañada con espasmos musculares (AE+EM) y finalmente el estado de coma (EC).

Las temperaturas donde se observaron en los peces estas respuestas aumenta en función del incremento en la temperatura de aclimatación constante; en los animales expuestos a fluctuaciones térmicas y que permanecieron más tiempo a la temperatura más alta del ciclo (asimétrico 20-29 y 26-35 °C) fueron más resistentes a la disminución gradual de la temperatura del medio que los organismos que fueron aclimatados a la temperatura constante de 29, 32 y 35 °C. Las respuestas de AE+EM y EC de los animales aclimatados a la fluctuación térmica tuvieron valores muy similares y la transición entre las temperaturas de estas dos últimas respuesta fue mayor a 2.5 °C en los animales mantenidos en los

termociclos, lo que probablemente permite al organismo escapar del estrés producido por la disminución de la temperatura del medio antes de que se produzca el estado de coma. Una excepción a tal situación ocurrió en el termociclo asimétrico de 20 a 29 °C donde el valor fue de 1.9 °C.

Las respuestas de AE+EM y el EC de los peces que se mantuvieron en los termociclos se produjeron en temperaturas similares a las registradas para los individuos en condiciones de aclimatación constante de 29 °C. Probablemente esto se debe a que los experimentos de los termociclos se realizaron una vez que los animales se encontraban transitoriamente en la temperatura más alta. Los peces aclimatados a las fluctuaciones térmicas no resistieron temperaturas bajo 10 °C como ocurrió en los organismos de las condiciones constantes de 20 a 26 °C y tuvieron una mayor resistencia a las más bajas temperaturas que aquellos de las temperaturas constantes de 32 y 35 °C.

En este estudio los peces que fueron expuestos a bajas temperaturas no murieron después de perder el equilibrio y entrar en coma sino que experimentaron letargo; el tiempo que estuvieron en esta situación fue fundamental para su recuperación al ser devueltos a la temperatura de aclimatación donde se obtuvo el 100 % de sobrevivencia en 48 h; sin embargo, algunos peces presentaron una coloración más oscura, derrame sanguíneo en la boca, nadaron erráticamente y permanecieron en la superficie del estanque.

Maurel y Lagriffé (1899; citado por Pitkow, 1960) describen en los peces, los comportamientos inducidos por el descenso de la temperatura hasta observar convulsiones, pérdida del equilibrio, parálisis completa y un estado de aparente muerte. Doudoroff (1942) llamó a estos comportamientos el coma primario al frío y posteriormente (Doudoroff, 1945)

propuso que la muerte de *Fundulus sp.* se debe a un coma secundario al frío. Pitkow (1960) describió un coma primario al frío en el "guppy" *Lebistes reticulatus* (aclimatado de 20 a 30 °C) cuando fue expuesto a temperaturas por debajo de los 10 °C, sin embargo, también la exposición de los animales a temperaturas letales sobre 10 °C causaron un coma secundario. Los especímenes de *P. sphenops* aclimatados a temperaturas constantes de 20 a 35 °C experimentaron coma primario inducido por el enfriamiento gradual. El tiempo de exposición a las bajas temperaturas fue determinante en la sobrevivencia de los animales. La recuperación de los organismos que fueron aclimatados a las temperaturas fluctuantes termociclos fue más rápida y no se observó ningún cambio aparente en su comportamiento que indicara un daño fisiológico.

Los efectos letales del frío en los organismos han sido menos estudiados que aquellos del calor debido a que en esta condición, el punto de muerte es difícil de establecer y dependiendo de la sensibilidad de los animales se puede ocasionar un daño fisiológico o la muerte. En los peces y otros organismos acuáticos se ha propuesto que la muerte por frío se debe al debilitamiento del funcionamiento osmorregulador y del sistema respiratorio entre otros (Cossins y Bowler 1987).

La temperatura crítica máxima y mínima se obtiene con cambios térmico progresivos sobre o bajo la temperatura de aclimatación hasta que se produce una respuesta de desorganización física (Becker y Genoway, 1979). En *P. sphenops* la TCM_{ax} y la TCM_{in} se caracterizaron por las respuestas de pérdida del equilibrio y el estado de coma respectivamente, las cuales fueron establecidas en función del tiempo de recuperación y el cambio aparente en su comportamiento que indicara un daño fisiológico. También se

observó la desorientación de los animales cuando fueron expuestos a temperaturas que provocaron estrés térmico, lo cual se reflejó en la modificación de la temperatura preferida.

En los peces aclimatados a temperaturas constantes sobre 23 °C y menores a 32 °C y expuestos a la TCM_{ax} o TCM_{in} responden al incremento o disminución de la temperatura de manera similar con diferencias de 0.6 a 0.8 °C. En *Poecilia sphenops* aclimatada de 20 a 35 °C el valor de la TCM_{ax} se encontró en un intervalo entre 38.8 y 43 °C; en aquellos organismos que se expusieron a las fluctuaciones térmicas simétrica y asimétrica 20-29 °C los valores fueron 40.9 a 41.9 °C y para los peces del ciclo térmico 26-35 °C la respuesta de la pérdida del equilibrio se observó entre 43.5 y 44 °C. Cuando los especímenes fueron expuestos a la fluctuación de temperatura de 26-35 °C la TCM_{ax} fue de 0.5 a 1 °C mayor que la observada en los individuos aclimatados al ciclo de 20-29 °C y que la de peces aclimatados a las temperaturas constantes de 32 y 35 °C, lo que indicó que los animales mantenidos en este ciclo tuvieron una resistencia mayor a los incrementos de temperatura en el medio.

La resistencia de los organismos aclimatados a temperaturas constantes se ha caracterizado con la temperatura crítica máxima. En varias especies de peces que se aclimataron a temperaturas de 10 a 20 °C, se registraron las temperaturas críticas entre 25.7 y 40 °C, en cambio, cuando se mantuvieron en temperaturas de aclimatación mayores a 20 °C y menores a 35 °C, la temperatura crítica máxima varía entre 33.2 y 43.2 °C (Tabla XVII). La temperatura crítica máxima de los peces establecida para conocer su resistencia está en función del ambiente donde viven, ya sea tropical o templados y también de su historia térmica.

Existen pocos trabajos relacionados con la temperatura crítica mínima de los organismos. La TCM_{in} ha sido caracterizada por la pérdida del equilibrio (Becker y Genoway, 1979) y corresponde al momento en que los animales entran en estado de coma (Pitkow, 1960). Los valores de la temperatura crítica mínima que obtuvieron Barrionuevo y Fernandes (1995) en *Prochilodus scrofa* aclimatado a temperaturas de 15 a 35 °C fueron de 5 hasta 14.5 °C. En *Poecilia sphenops* aclimatado de 20 a 35 °C la TCM_{in} fue de 7.7 a 14.1 °C, lo cual indica que los organismos aclimatados a temperaturas constantes menores a 23 °C resisten disminuciones graduales de la temperatura por abajo de los 10 °C (Tabla XVII). En los peces aclimatados a la fluctuación térmica 20-29 y 26-35 °C, el estado de coma se produjo a una temperatura promedio de 10.3 y 11.8 °C respectivamente, estos valores son similares a los referidos para los animales mantenidos en temperaturas constantes de 26 a 32 °C donde la diferencia es sólo de 0.26 a 0.48 °C.

Becker *et al.* (1977) describe detalladamente la resistencia al frío de *Lepomis gibbosus* y *Salmo gairdneri* donde la pérdida del equilibrio (PE₅₀ es el equivalente a la TCM_{in}) es el punto final térmico que involucra tiempo y temperatura que operan simultáneamente. La resistencia de los animales al frío fue dependiente de la temperatura de aclimatación y varió entre las especies, donde *Salmo gairdneri* fue más resistente que *Lepomis gibbosus* ya que esta última es una especie de aguas cálidas. También se han evaluado los cambios estacionales sobre la TCM_{ax} de *Etheostoma flabellare*, *E. blennioides* y *E. caeruleum*; las especies en el verano tienen diferente distribución como resultado de las diferencias interespecíficas de su biología térmica (Hlohowskyj y Wissing, 1985).

El efecto de las fluctuaciones de la temperatura sobre la TCMax de *Morone saxatilis* (Cox, 1978) provocó un incremento en la temperatura crítica máxima al aumentar la frecuencia de exposición a temperaturas altas. El autor comenta, además que los resultados se pueden extrapolar con ciertas precauciones al medio natural debido a que la temperatura en el ambiente acuático está sujeta a fluctuaciones diarias y estacionales donde los organismos tienen la capacidad de termorregular. Feldmeth *et al.* (1974) describe la tolerancia térmica de *Cyprinodon nevadensis amargosae* con base en la TCMax y TCMin; en peces mantenidos a temperaturas de aclimatación constantes; encontró una diferencia de 39 °C entre ambas respuestas y menciona que la zona de tolerancia térmica aumentó a 41 °C cuando los peces fueron aclimatados a temperaturas cíclicas.

El efecto letal de bajas temperaturas en los organismos euritérmicos puede ser aparente como ocurre en los peces expuestos a altas temperaturas sobre su capacidad de respuesta hasta ocasionar una incapacidad progresiva de la excitabilidad y de la habilidad motora (Cossins y Bowler 1987). Este efecto está asociado a sitios específicos del sistema nervioso (Roots y Prosser, 1962; Friedlander *et al.*, 1976). Es probable que lo mismo pudo ocurrir en *P. sphenops* cuando fue expuesto a la TCMin. Al respecto Peterson y Prosser (1972) realizaron un estudio del efecto del enfriamiento sobre las respuestas eléctricas del sistema nervioso central de *Carassius auratus*. Los autores mencionan que varios componentes del cerebelo como las células de Purkinje, el nervio óptico y el lóbulo facial se bloquean a 8 y 9 °C.

P. sphenops aclimatada a la fluctuación térmica de 20-29 y 26-35 °C, expuesto a la TCMax incrementó su resistencia y el intervalo de temperatura fue mayor que la de los

animales aclimatados a temperaturas constantes. La termorresistencia de los peces expuestos a un aumento o disminución de temperatura se puede considerar como un criterio para seleccionar las especies más resistentes a las variaciones ambientales de temperatura, con fines de cultivo. Si se desea cultivar *P. sphenops* en otros habitat que se encuentren fuera de su distribución geográfica tal conocimiento sería relevante. De hecho esta especie fue transferida desde México a la Isla de Samoa donde fue cultivada como carnada para la pesca del atún y también como alimento humano (Popper 1982).

Hutchison (1976) menciona que la resistencia de una especie evaluada a través de la TCMax y la TCMin se utilizan como índices de la desorganización de los animales ocasionados por variaciones térmicas agudas en su habitat. Por otra parte, Paladino *et al.* (1980) consideran que las temperaturas críticas se pueden utilizar como indicadores de la capacidad de aclimatación a la temperatura de los organismos. Al respecto, cuando ocurren fluctuaciones climáticas regionales en el habitat, se producen cambios en la distribución de los organismos y diferentes especies pueden converger en un habitat disponible, por lo tanto se incrementa la competencia interespecífica por el espacio, el alimento y también aumenta el estrés (Cossins y Bowler, 1987).

Con base en la TCMax y TCMin el grado de euritermalidad de una especie se puede correlacionar con la estabilidad térmica del ambiente y la capacidad de los animales para aclimatarse a diferentes regímenes de temperatura (Barrionuevo y Fernandes, 1995). El conocimiento de la relación entre la temperatura de aclimatación constante y fluctuante con la temperatura crítica máxima y mínima sirve para comprender parte de la biología, la distribución geográfica y la capacidad de adaptación de *P. sphenops* a los cambios térmicos

que pueden ocurrir en el habitat, donde las variaciones anómalas de la temperatura que están fuera de la zona de tolerancia de la especie, expone a los peces a los límites letales.

Tabla XVII. Promedios de la temperatura crítica máxima (TCMax) y mínima (TCMin) de varias especies de peces.

Especie	Temperatura de aclimatación (°C)	TCMax (°C)	TCMin (°C)	Autor
<i>Cyprinodon navadensis amargosae</i>	15	40.0	1	Feldmeth <i>et al.</i> (1974)
	25	41.5	2	
	35	43.2	4	
<i>Ictalurus punctatus</i>	12	34.5		Cheetham <i>et al.</i> (1976)
	16	34.3		
	20	35.8		
	24	37.8		
	28	39.2		
	32	41.0		
<i>Morone saxatilis</i>	15	31.5		Cox (1978)
	20	32.0		
	25	36.4		
<i>Hypentelium nigricans</i>	15	30.8		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Cottus bairdi</i>	15	30.9		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Nocomis micropogon</i>	15	30.9		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Rhinichthys cataractae</i>	15	31.4		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Notropis rubellus</i>	15	31.8		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Pimephales notatus</i>	15	31.9		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Rhinichthys atratulus</i>	15	31.9		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Etheostoma flabellare</i>	15	32.1		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Etheostom caeruleuma</i>	15	32.1		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Etheostoma blennioides</i>	15	32.2		Kowalski <i>et al.</i> (1978)
<i>Salvelinus fontinalis</i>	10	28.74		Lee y Rinne (1980)
	20	29.76		
<i>Salmo trutta</i>	10	28.96		Lee y Rinne (1980)
	20	29.85		
<i>Salmo gairdneri</i>	10	28.45		Lee y Rinne (1980)
	20	29.35		

Tabla XVII. Continuación

Espece	Temperatura de aclimatación (°C)	TCMax (°C)	TCMin (°C)	Autor
<i>Salmo apache</i>	10	28.50		Lee y Rinne (1980)
	20	29.40		
<i>Salmo gilae</i>	10	28.25		Lee y Rinne (1980)
	20	29.57		
<i>Clupea pallasi</i>	10	25.7		Tsuchida (1995)
	14	26.6		
	17	27.7		
	20	29.0		
<i>Sardinops melanostictus</i>	12	28.9		Tsuchida (1995)
	15	29.0		
	20	30.9		
	26	33.6		
	28	33.7		
<i>Engraulis japonica</i>	15	31.7		Tsuchida (1995)
	20	32.6		
	25	33.9		
	28	34.7		
<i>Oncorhynchus keta</i>	10	27.1		Tsuchida (1995)
	15	28.2		
	18	29.1		
	20	29.6		
<i>Trachurus japonicus</i>	14	---		Tsuchida (1995)
	17	32.0		
	20	33.8		
	23	---		
	25	34.6		
	26	---		
	28	35.1		

Tabla XVII. Continuación

Especie	Temperatura de aclimatación (°C)	TCMax (°C)	TCMin (°C)	Autor
<i>Pseudocaranx dentex</i>	15	30.8		Tsuchida (1995)
	20	32.6		
	23	33.9		
	26	35.2		
	29	36.1		
<i>Seriola quinqueradiata</i>	15	32.0		Tsuchida (1995)
	20	33.6		
	23	34.6		
	25	35.8		
	28	36.6		
<i>Lateolabrax japonicus</i>	15	32.1		Tsuchida (1995)
	20	35.6		
	23	36.7		
	26	38.0		
	29	39.1		
<i>Parapristipoma trilineatum</i>	15	30.3		Tsuchida (1995)
	20	32.7		
	23	33.5		
	26	35.5		
	29	37.2		
<i>Acantopagnus schlegeli</i>	15	33.9		Tsuchida (1995)
	20	34.7		
	23	36.1		
	26	38.2		
	29	39.3		
<i>Pragus major</i>	14	28.5		Tsuchida (1995)
	20	31.0		
	23	33.2		
	25	34.2		
	28	35.7		

Tabla XVII. Continuación

Espece	Temperature de aclimatación (°C)	TCMax (°C)	TCMin (°C)	Autor	
<i>Oplegnathus fasciatus</i> 6.7 cm	15	33.3		Tsuchida (1995)	
	20	34.9			
	25	37.1			
	28	38.1			
	14.0 cm	15	32.8		Tsuchida (1995)
		20	34.2		
		25	36.7		
		28	37.3		
<i>Sillago japonica</i>	15	31.4		Tsuchida (1995)	
	20	34.4			
	25	36.5			
	28	37.4			
<i>Sebastes schlegeli</i>	15	31.2		Tsuchida (1995)	
	20	32.6			
	25	34.0			
	28	34.6			
<i>Prochilodus scrofa</i> 19.5 ± 7.2 g	15	33.9	5.0	Barrionuevo y Fernandes (1995)	
	20	36.7	7.2		
	25	38.6	9.1		
	30	40.3	10.2		
	35	42.0	13.3		
<i>Prochilodus scrofa</i> 249.0 ± 42.2 g	15	33.3	6.5	Barrionuevo y Fernandes (1995)	
	20	35.7	8.2		
	25	38.2	10.8		
	30	40.6	12.4		
	35	42.6	14.5		
<i>Poecilia sphenops</i> 1.27 ± 0.39 (TCMax) 1.61 ± 0.62 (TCMin)	20	38.8	7.7	Este trabajo	
	23	39.8	8.0		
	26	41.2	9.9		
	29	42.0	10.5		
	32	43.0	12.2		
	35	43.0	14.1		

En los peces utilizados en el estudio de la temperatura letal incipiente superior (TLIS) que se trasladaron abruptamente a las temperaturas experimentales; se observó que las temperaturas sobre 38 °C ocasionaron un aumento brusco de actividad con espasmos musculares hasta que los animales perdieron el equilibrio y cesó el movimiento opercular como consecuencia del shock térmico.

La TLIS de *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes de 20 a 35 °C se encontró en un intervalo de 37.9 a 39.9 °C y los animales mantenidos a las temperaturas más frías (20 a 26 °C) fueron más resistentes. La TLIS de los peces expuestos a la fluctuación térmica de 20-29 °C y de 26-35 °C tuvo un intervalo de 38.8 a 39.5 °C. Estas temperaturas son inferiores entre 1.2 y 2.5 % a las registradas en los peces mantenidos a temperaturas constantes de 29 a 35 °C. La capacidad de resistencia de los animales a las temperaturas experimentales fue dependiente de la temperatura de aclimatación previa. Fahmy (1972) obtuvo en *Salvelinus fontinalis* resultados similares que apoyan la relación entre la resistencia a las temperaturas extremas y la historia térmica de los peces

Brown y Feldmeth (1971) estudiaron la tolerancia de *Cyprinodon nevadensis* 36 h después de haber sido recolectado en un habitat con temperaturas constantes y en otro con fluctuaciones térmicas. Los autores comentan que la capacidad de resistencia de los peces a los incrementos o disminuciones extremas de temperatura depende de aquella a la cual fueron recientemente expuestos o aclimatados fisiológicamente. Cuando *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes, se expusieron a las temperaturas letales resistieron menos que cuando se mantuvo a las fluctuaciones térmicas.

La TLIS se ha estudiado en varias especies de peces, por ejemplo, en *Gambusia affinis affinis* aclimatada a 25 y 35 °C se estableció que la temperatura letal incipiente superior fue de 35.5 y 37.5 °C; estos valores son menores a los encontrados para *P. sphenops* aclimatado a las mismas temperaturas.

La TLIS de diferentes especies tienen valores que están en función de la historia térmica, de la edad de los organismos y de su distribución geográfica. En los estudios realizados por Hickman y Dewey (1973) se determinaron la TLIS y la temperatura letal incipiente superior última (TLISU) de *Notropis pilsbryi* y *Lepomis macrochirus* aclimatados a 21.5 °C; los valores de la TLIS y TLISU para *N. pilsbryi* fueron de 31.5 y menor a 33.5 °C respectivamente; en *L. macrochirus* fueron de 33.5 y 35.5 °C respectivamente. En *L. gibbosus* aclimatada a 10 °C, la TLIS fue de 27 a 27.5 °C y se modificó a 32 y 33 °C cuando se mantuvo a 20 °C (Peterson y Schutsky, 1976; Becker y Genoway, 1979). Brett (1952) registró la TLIS de los juveniles de *Oncorhynchus kisutch* entre 22.9 y 25 °C cuando se aclimataron a 5, 10, 15, 20 y 25 °C; en *Salmo gaidneri* la temperatura letal incipiente superior fue de 25.6 °C cuando fue aclimatado a 16 °C (Hokanson *et al.* 1977).

Fry (1967) menciona que la temperatura letal incipiente superior es importante para los estudios fisiológicos de los organismos poiquiloterms ya que proporciona un patrón detallado de respuestas y por lo cual puede ser utilizado como un índice ecológico inmediato, ya que en el ambiente natural los animales pueden encontrar temperaturas letales y también fluctuaciones térmicas que están fuera de sus límites de tolerancia.

La temperatura letal incipiente inferior (TLII) de *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes de 20 a 35 °C se encontró en un intervalo de 7.56 a 12.55 °C.

Cuando los peces se exponen a temperaturas fluctuantes de 20-29 y 26-35 °C la TLII varió de 10.8 a 11.8 °C. Los resultados indican que los peces aclimatados a las fluctuaciones térmicas no resistieron temperaturas menores de 10 °C y tuvieron una temperatura letal inferior más baja que los peces mantenidos a las temperaturas constantes de 29 y 35 °C. Por lo tanto, los organismos expuestos a fluctuaciones térmicas tuvieron una capacidad de resistencia mayor que los mantenidos en temperaturas constantes porque ampliaron su temperatura letal inferior en 0.67 y 0.95 °C respectivamente.

La TLII de varias especies se ha registrado mayormente en el ambiente natural que bajo condiciones de laboratorio; tal es el caso de *Astronotus ocellatus*, *Cichlasoma bimaculatum*, *C. meeki*, *Tilapia aurea*, entre otras. Los valores de la temperatura letal incipiente inferior varían entre 5.0 y 12.9 °C. En *Lepomis gibbosus* aclimatada a un intervalo de 15 a 30 °C, la TLII tuvo valores entre 2.7 y 12.3 °C, en cambio en *Salmo gairdneri* mantenida a 10 °C la TLII fue aproximadamente 0.5 °C y de 3.3 °C cuando se mantuvieron en 20 °C. Los valores de la TLII de estas especies estuvo en función de la historia térmica tal como sucedió en *P. sphenops* (Tabla XVIII).

En pocas especies de peces se ha estudiado la temperatura letal incipiente inferior; se menciona que los valores obtenidos son dependientes de la historia térmica de la especie o de la temperatura de aclimatación (Pardue, 1970; Becker *et al.*, 1977). También se señala que los valores de la TLII son muy variables porque la metodología utilizada puede implicar un cambio térmico abrupto o disminuciones de 1°C / día hasta que los animales pierden el equilibrio o experimentan el estado de coma. Asimismo, se indica que la temperatura letal incipiente inferior es útil para conocer y predecir la ampliación o la reducción del intervalo

de tolerancia de los animales cuando la temperatura del ambiente es estable o cuando varía hasta en 20 °C en épocas extremas; tal es el caso de *Cyprinodon sp.* (Brown y Feldmeth, 1971).

La temperatura preferida de *P. sphenops* se estudió durante 24 h y con el método agudo (2 h) en un gradiente térmico horizontal para determinar el preferendum final y el agudo de temperatura. El preferendum final de los peces hembras y machos del medio natural fueron diferentes. Durante el día las hembras eligieron un intervalo de temperaturas de 30.4 a 33.5 °C y el preferendum final fue 31.6 °C; en cambio en la noche los peces seleccionaron temperaturas de 28.9 °C en un intervalo de 27.4 a 30.4 °C. Los machos seleccionaron temperaturas entre 26.6 y 29.1 °C en el día con una mayor preferencia térmica en 26.9 °C; en la noche el intervalo fue de 24.7 a 26.6 °C dentro del cual la temperatura que frecuentaron más fue 25.5 °C.

Los organismos que fueron expuestos a la fluctuación de la temperatura simétrica y asimétrica 20-29 °C y 26-35 °C tuvieron un mayor intervalo de temperaturas preferidas comparada con las elegidas por los organismos provenientes del medio natural. Las hembras y los machos de la fluctuación térmica 20-29 °C y 26-35 °C ampliaron el intervalo preferencial en el día y la noche entre 1 y 4°C; excepto las hembras mantenidas en el ciclo asimétrico de 26-35 °C.

Tabla XVIII. Temperatura letal incipiente inferior (TLII) de varias especies de peces.

Especie	Historia térmica (°C)	TLII (°C)	Autor
<i>Clarias batrachus</i>	ambiente natural	9.4 a 12.8	Pardue (1970)
<i>Lepomis gibbosus</i>	15	2.7	Becker <i>et al.</i> (1977)
	20	4.5	
	25	9.6	
	30	12.3	
<i>Salmo gairdneri</i>	10	≈0.5	Becker <i>et al.</i> (1977)
	15	1.4	
	20	3.3	
<i>Dorosoma petenense</i>		5	Griffith (1978)
<i>Astronotus ocellatus</i>	ambiente natural	12.9	Shafland y Pestrak (1982)
<i>Belonesox belizanus</i>	ambiente natural	9.7	
<i>Cichlasoma bimaculatum</i>	ambiente natural	8.9	
<i>C. cyanoguttatum</i>	ambiente natural	5	
<i>C. meeki</i>	ambiente natural	10.3	
<i>C. octofasciatum</i>	ambiente natural	8	
<i>C. trimaculatum</i>	ambiente natural	10.9	
<i>Clarias bratachus</i>	ambiente natural	9.8	
<i>Hemichromis bimaculatus</i>	ambiente natural	9.5	
<i>Hypostomus sp.</i>	ambiente natural	11.2	
<i>Tilapia aurea</i>	ambiente natural	6.2	
<i>T. mariae</i>	ambiente natural	11.2	
<i>T. melanotheron</i>	ambiente natural	10.3	

Tabla XVIII. Continuación.

Especie	Historia térmica	TLII	Autor
<i>T. mossambica</i>	ambiente natural	9.5	Shafland y Pestrak (1982)
<i>Poecilia sphenosps</i>	20	7.56	En este trabajo
	23	9.06	
	26	9.87	
	29	11.66	
	32	12.97	
	35	12.55	
	fluctuante 20-29		
	simétrica	10.8	
	asimétrica	10.9	
	fluctuante 26-35		
simétrica	11.3		
asimétrica	11.8		

La temperatura preferida de los organismos fue afectada por la temperatura de aclimatación de manera tal que los peces aclimatados de 20 a 26 °C eligen temperaturas más altas que aquellos que fueron mantenidos de 29 a 35 °C. El preferendum agudo de temperatura de las hembras fue de 29.2 °C y el de machos de 25.6 °C, sin embargo, cuando se agruparon ambos sexos el preferendum final resultó en 30.3 °C.

En general las hembras de *P. sphenosps* prefieren temperaturas más altas que los machos lo que podría estar asociado con el grado de madurez sexual de los organismos. Para *Gambusia sp.* y *Dionda nubila* se ha señalado que la resistencia al calor estaría ligada al sexo y se sugiere que las hormonas sexuales podrían estar relacionadas con el comportamiento termorregulador de los peces (Hagen, 1964, Baker *et al.* 1970). Johansen y

Cross (1980) estudiaron el efecto de las hormonas esteroides sobre la maduración sexual que influyen sobre la temperatura preferida de *Poecilia reticulata* y los resultados establecen que los machos eligen temperaturas más bajas (24.5 °C) que las hembras (28.2 °C) y que los juveniles (28.1 °C). Los autores también comentan que la hormona androgénica induce la disminución de la temperatura preferida lo cual verificaron tratando juveniles y hembras con varias concentraciones de testosterona. Así, es probable que los resultados obtenidos en el presente tengan una explicación similar, aunque es necesario profundizar en el tema.

Para muchas especies la temperatura preferida, determinada en el laboratorio es dependiente de la aclimatación térmica. En este sentido, la temperatura preferida varía marcadamente entre las especies en correspondencia directa o inversamente proporcional a la temperatura de aclimatación. En *Lepomis macrochirus* y otras especies la temperatura preferida se incrementa en función de la temperatura de aclimatación (Cherry *et al.* 1975; Reynolds y Casterlin, 1979b). Esta relación es una respuesta adaptativa, donde la exposición a una nueva temperatura produce ajustes fisiológicos compensatorios debido a lo cual se incrementa la eficiencia metabólica de los organismos a la nueva condición (Kelsch y Neill, 1990). En cambio, en *Oncorhynchus keta* (Brett, 1952) y en *Poecilia reticulata* (Zahn, 1962) la temperatura preferida es independiente de la temperatura de aclimatación y las temperaturas preferidas de *P. reticulata* disminuyen en función de la temperatura de aclimatación.

La temperatura preferida que caracteriza a cada especie se relaciona con la historia térmica previa, así, los peces seleccionan diferentes temperaturas en las distintas estaciones del año tal es el caso de *Perca flavescens*, *P. fluviatilis*, *Stizostedion canadense* entre otros.

En las especies que son aclimatadas bajo condiciones de laboratorio a temperaturas constantes y/o fluctuantes, la temperatura preferida varía desde 14.0 °C hasta 33.1 °C si la especie pertenece a un ambiente de aguas frías o cálidas como es el caso de *Oncorhynchus keta* y *Lepomis macrochirus* (Tabla XIX).

Si se toma como base el conocimiento existente sobre la temperatura preferida se puede señalar que el comportamiento termorregulador de los organismos es muy variable, debido a que existen numerosos factores que influyen en la respuesta de los animales; entre dichos factores se señalan la edad, el sexo, la época del año y la disponibilidad de alimento, entre otros. Así, cada especie se caracteriza por un intervalo preferencial o un preferendum final, donde los procesos biológicos se efectúan con la máxima eficiencia como lo señala diversos autores (Tabla XIX).

Cuando el comportamiento de las especies euritérmicas se analiza con base en su distribución geográfica se observa que diversos factores como los ecológicos, los sociales y los genéticos tienen un papel importante; en cambio, desde el punto de vista fisiológico la distribución de las especies estenotérmicas está influenciado principalmente por la temperatura (Cherry *et al.* 1975, 1977). El patrón de respuesta observado en *P. sphenops* la caracteriza como una especie de gran plasticidad a los cambios de temperatura lo cual le permiten ocupar un espacio térmico amplio, lo que resultan, probablemente en la disminución de competidores por el alimento como ocurre en aquellas especies que convergen en un mismo intervalo de preferencia térmica.

Tabla XIX. Temperatura preferida o preferendum final de varias especies de peces determinada en experimentos de laboratorio o de campo. * Preferendum final; ^a, moda; ^b, media; ^c, mediana; TAc, temperatura de aclimatación, TF, temperatura fluctuante; TA, temperatura ambiente; d, día; n, noche; h, hembra; m, macho.

Especie	Masa (g) y/o Talla (cm)	Historia Térmica (°C)		Temperatura Preferida (°C)	Autor
		TAc	TF		
<i>Perca flavescens</i>	Juveniles	8		17.5 ^a	Ferguson (1958)
		10		20.6 ^a	
		15		24.5 ^a	
		20		21.5 ^a	
		25		24.0 ^a	
		30		26.5 ^a	
<i>Tilapia mossambica</i>	adultos			21.0*	Badenhuizen (1967) McCauley y Tait (1970)
<i>Salvelinus namaycush</i>	5.7-9.7 cm	-----		28.5*	
	crias	-----		11.7*	
<i>Oncorhynchus nerka</i>	juveniles			15.0*	Brett (1971)
<i>Salmo gairdneri</i>	4-5 cm	15-20		17-20	McCauley y Pond (1971)
<i>P. flavescens</i>	juveniles	24		20.0-23.3	McCauley y Read (1973)
	adultos	24		17.6-20.1	
<i>Leuresthes sardina</i>	postlarva de 25 días		-----	31	Reynolds y Thomson (1974)
	Juveniles	24		32	
		25		31.2	
<i>Lepomis macrochirus</i>		7-32		29-31	Beitinger (1975)
<i>Ictalurus nebulosus</i>		8-30		28.5*	Crawshaw (1975)
<i>L. gibbosus</i>	1.2 y 7.7 g			22.6-28.9	Müller y Fry (1976) Cherry et al. (1976)
<i>Gambusia affinis</i>	2.5-3.5 cm		6	25.3-30.1	
			12	27.8-31.6	
			18	29.8-33.5	
			24	31.2-36.0	
			30	32.4-38.8	
			36	29.5-33.1	
<i>L. macrochirus</i>	7.19±10.1 cm	25		31.2*	Beitinger (1977)
<i>Stizostedion canadense</i>	9.6 cm		estacional	18.6-19.2	Hokanson (1977)
<i>S. vitreum vitreum</i>	8.5 cm		estacional	20.6-23.2	
	6.5 cm		estacional	21	
<i>P. flavescens</i>	5.2-23.7 g		estacional	20.0-29.0	

Tabla XIX. Continuación.

Especie	Masa (g) y/o Talla (cm)	Historia Térmica (°C)		Temperatura Preferida (°C)	Autor
		TAc	TF		
<i>P. fluviatilis</i>	15-16 cm		estacional	18.0-27.3	Hokanson (1977)
<i>S. luciopera</i>	1 año		estacional	29	
<i>S. luciopera</i>	13 cm		estacional	24	
<i>Carassius auratus</i>	13.6-22.7 g	14		23	Müller (1977)
		20		26.5	
<i>Salvelinus fontinalis</i>	4.5-7.0 g	10		16.8	
		18		18.0	Reynolds y Casterlin (1978)
<i>Carassius auratus</i>	20 g		-----	27.9	
<i>C. auratus</i>	4.0-7.0 cm	20-22		26.0-29.7	
<i>Amia calva</i>	500-700 g	23		27.7	Reynolds <i>et al.</i> (1978)
				30.5*	Reynolds <i>et al.</i> (1978)
<i>Heteropneustes fossilis</i>	-----			31.3d	Vasal y Sundararaj (1978)
				29.6n	
			TA	31.3 verano 32.0 invierno	
<i>Pomatoschistus minutus</i>	-----		Estacional	13.5 mayo 17.0 verano 7.5 octubre	Hesthagen (1979)
<i>Esox Masquinongy</i>	20-25 cm		-----	21.9 amanecer 27.3 atardecer	Reynolds y Casterlin (1979c)
<i>Gambusia affinis affinis</i>	-----		gradiente geotérmico	31.0	Winkler (1979)
<i>Canthigaster jactator</i>	-----		ambiental	23.0-31.0	Casterlin y Reynolds (1980)
<i>Forcipiger longirostris</i>	10.2-11.8cm	20-22		27.0 ^a 24.0-29.0 27.1 ^b Noche 25.3 ^b Día 26.3*	Reynolds y Casterlin(1980)
<i>Morone saxatilis</i>	3.6 ± 2.3	24		28.0 ^a 27.7 ^b	Kellogg y Gift (1983)
<i>Morone americana</i>	35.1 ± 2.1	26		30.0-31.0 ^a 30.6 ^b	
	29.5 ± 3.3	26		30 ^a	
<i>Ictalurus catus</i>	27.4 ± 2.9	26		29.3 ^b 30 ^a	

Tabla XIX. Continuación.

Especie	Masa (g) y/o Talla (cm)	Historia Térmica (°C)		Temperatura Preferida (°C)	Autor
		TAc	TF		
<i>Ictalurus catus</i>	27.4 ± 2.9	26		29.9 ^b	Kellogg y Gift (1983)
<i>Notropis hudsonius</i>	24.4 ± 3.1	25		29 ^a	
	22.9 ± 1.6	25		28.5 ^b 29 ^a 29.9 ^b	
<i>Morone saxatilis</i> Primavera-verano Otoño	8.0-30.0 cm	22-24		24.0-27.0	Coutant <i>et al.</i> (1984)
<i>Clupea pallasi</i> <i>Sardinops</i> <i>melanostictus</i>	7.0 cm	10-20		20.0-25.0 14.5*	Tsuchida (1995)
<i>Engraulis japonica</i>	14.6 cm	12-28		20.0*	
<i>Oncorhynchus keta</i>	9.8 cm	15-28		19.0*	
<i>Trachurus japonicus</i>	10.3 cm	10-20		14.0*	
<i>Pseudocaranx dentex</i>	16.8 cm	14-28		24.2*	
<i>Seriola</i> <i>quiqueradiata</i>	10.2 cm	15-29		22.5*	
<i>Lateolabrax japonicus</i>	19.0 cm	15-28		26.9*	
<i>Parapristipoma</i> <i>trilineatum</i>	11.4 cm	15-29		30.0*	
<i>Acantopagrus</i> <i>schlegeli</i>	12.3 cm	15-29		26.7*	
<i>Pagrus major</i>	11.5 cm	15-29		28.8*	
<i>Oplegnathus fasciatus</i>	11.7 cm	14-28		24.7*	
	6.7 cm	15-28		27.0*	
<i>Sillago japonica</i>	14.0 cm			26.0*	
<i>Sebastes schlegeli</i>	12.1 cm	15-28		25.5*	
	5.2 cm	15-28		20.5*	
<i>Poecilia sphenops</i>					En este trabajo
Hembras (h)	3.3-4.3 cm	20		26.4h - 29.6m	
Machos (m)	2.0-3.3 cm	23		32.5h - 30.2m	
		26		30.2h - 25.0m	
		29		29.5h - 28.5m	
		32		25.7h - 25.1m	
		35		27.6h - 25.2m	
Agrupados	3.3 ± 0.4 cm			29.2* - 25.6* 30.3*	

Tabla XIX. Continuación.

Especie	Masa (g) y/o Talla (cm)	Historia Térmica (°C)		Temperatura Preferida (°C)	Autor
		TAc	TF		
Hembras	4.3 ± 0.3 cm	20-29	simétrico	29.1d - 27.9n	En este trabajo
Machos	3.3 ± 0.3 cm	20-29	simétrico	25.9d - 25.3n	
Hembras	3.9 ± 0.7 cm	20-29	asimétrico	29.1d - 28.4n	
Machos	3.3 ± 0.3 cm	20-29	asimétrico	26.9d - 25.4n	
Hembras	4.4 ± 0.2 cm	26-35	simétrico	29.3d - 26.4n	
Machos	3.1 ± 0.3 cm	26-35	simétrico	23.0d - 22.2n	
Hembras	3.3 ± 0.2 cm	26-35	asimétrico	30.2d - 29.7n	
Machos	2.9 ± 0.2 cm	26-35	asimétrico	25.7d - 24.6n	

Las respuestas de evitación térmica de los peces se determinaron en los organismos aclimatados a las temperaturas constantes y fluctuantes. Para los peces aclimatados a las temperaturas constantes, el intervalo de evitación fue mayor en las temperaturas de 29, 32 y 35 °C (19.6, 17.7 y 24.4 °C, respectivamente) y fue menor a 10 °C en las temperaturas más bajas (20 a 26 °C). Las hembras mantenidas en las temperaturas fluctuantes tuvieron el mayor intervalo de evitación que los machos; el cual fue de 14 °C y sólo en las hembras de la fluctuación simétrica 20-29 °C fue cercano a 20 °C. En los machos el mayor intervalo (16 °C) se observó en los animales expuestos a fluctuaciones de temperatura simétrica y asimétrica de 20-29 °C; Las temperaturas de evitación de los machos del ciclo simétrico y asimétrico de 26-35 °C tuvieron un intervalo de 9.9 y 11.0 °C, respectivamente. Las temperaturas de evitación de las hembras y de los machos originarios del lugar de muestreo

son similares a las observadas en los animales del termociclo 26-35 °C, lo cual indica que en el medio natural estos animales están expuestos a temperaturas más cálidas.

Los organismos pueden incrementar o reducir el intervalo de temperaturas evitadas cuando se encuentran en condiciones de estrés como ocurrió en *P. sphenops* al exponerla a altas y bajas temperaturas. Los peces aclimatados a las temperaturas constantes de 20 a 26 °C y a la fluctuación térmica simétrica y asimétrica tuvieron el intervalo de evitación más amplio.

Se ha indicado que en *Gambusia affinis* recolectada en una cuenca que recibe descargas de agua caliente el intervalo de las temperaturas de evitación fue de 12 a 21 °C cuando se aclimató a un intervalo de temperaturas de 6 a 36 °C (Cherry *et al.* 1976). En otras especies como en *Morone saxatilis* el intervalo de evitación inferior y superior de los individuo tuvo un valor de 24.7 ± 0.9 °C y 28.8 ± 2.5 °C respectivamente (Coutant *et al.* 1984). Las especies euritérmicas como los ciprínidos, centrárquidos e ictalúridos, aclimatados entre 6 y 12 °C, se caracterizan por tener intervalos relativamente altos de temperaturas de evitación inferior y superior. En las especies de aguas cálidas, las temperaturas de evitación superior tienen un intervalo aún más amplio, mientras que en los organismos de agua fría es más limitado (Cherry *et al.* 1975, 1977). La gran variación en las temperaturas de evitación registradas por diferentes autores y los obtenidos en este trabajo son el reflejo de la historia térmica ligada a la gran variabilidad que existe entre individuos y especies. Asimismo, las diferencias pueden ser atribuidas a las diversas maneras en establecer las temperaturas de evitación.

La tolerancia y la resistencia de los organismos a altas y bajas temperaturas evaluada a través de las respuestas de comportamiento se representan en un modelo gráfico que evidencia la relación entre las temperaturas preferidas y las temperaturas de evitación, las temperaturas letales incipientes y las temperaturas críticas superiores e inferiores.

La zona de tolerancia térmica está limitada por las temperaturas letales incipiente superior e inferior (Fry, 1947), las temperaturas letales incipientes se definen como aquellas temperaturas donde el 50 % de una población o de la muestra experimental muere en un tiempo determinado. Debido a que los peces son sensibles a los cambios de temperatura y evitan aquellas que puedan ser letales, se acercan a las temperaturas de evitación que están dentro de un intervalo térmico no letal y limitan un área referida como zona de preferencia térmica (Giattina y Garton, 1982). Brett (1956) calculó el intervalo de temperaturas que un organismo puede tolerar y lo expresó en $(^{\circ}\text{C})^2$. Una estimación cuantitativa de los requerimientos térmicos óptimos de un organismo está mejor representado por el área de la zona de preferencia que en términos cualitativos es la medida del grado de euritermalidad o estenotermalidad de los peces (Cherry *et al.* 1975).

El grado de euritermalidad de las especies se asocia con la amplitud del área limitada por las temperaturas evitadas o zona de preferencia térmica, con las temperaturas letales incipientes o también con las temperaturas críticas máxima y mínima de la zona de resistencia (Brett, 1956; Giattina y Garton, 1982; Barrionuevo y Fernandes, 1995). En *P. sphenops* el área limitada por las temperaturas de evitación, letales incipientes y críticas máxima y mínima fueron de 210, 420 y 457 $(^{\circ}\text{C})^2$ para el intervalo de temperaturas de aclimatación de 20 a 35 $^{\circ}\text{C}$.

La zonas de tolerancia de otras especies como *Pimephales notatus*, *Perca flavescens* y *Salvelinus fontinalis* fueron 808, 742 y 625 ($^{\circ}\text{C}$)² respectivamente (Brett, 1956). Cuando se consideró la zona de preferencia térmica de cada especie, los valores fueron 338, 239 y 186 ($^{\circ}\text{C}$)² (Giattina y Garton, 1982). Barrionuevo y Fernandes (1995) estimaron el área de tolerancia térmica de *Prochilodus scrofa* al considerar la temperatura crítica máxima y mínima para dos grupos de peces (19.5 ± 7.2 y 249.0 ± 42.4 g) las cuales fueron de 964 y 1046 ($^{\circ}\text{C}$)² calculada en un intervalo de temperaturas de aclimatación de 15 a 35 $^{\circ}\text{C}$.

Bückle *et al.* (1996) consideran el área de preferencia de temperatura como una medida de eficiencia térmica específica de los organismos relacionada directamente con la historia térmica del ambiente, ya que involucra las temperaturas preferidas y el preferendum final, donde los organismos, libres de estrés optimizan sus procesos fisiológicos.

El área de preferencia térmica proyectada al medio natural refleja la capacidad que tienen los organismos para ajustarse a las fluctuaciones del ambiente térmico la que podría ampliarse o reducirse si la temperatura ambiental superara los límites de su área de preferencia térmica, lo que la califica como una especie altamente euritérmica. Al respecto, Jander (1975) basado en el estilo de vida de las especies, considera que los organismos que minimizan la distancia efectiva de un recurso primario (alimento, refugio, reproducción y otros) y maximizan su distancia efectiva de una fuente de estrés (estrés térmico, depredadores y otros) pueden responder mejor a las variaciones ambientales comparado con otros animales que no emplean este mecanismo. Tomando en cuenta lo anterior, la orientación preferencial de los organismos en seleccionar un intervalo térmico ambiental, demuestra la capacidad o su habilidad para efectuar diversas actividades como la natatoria,

la resistencia a patógenos, interacción social, el metabolismo en diferentes temperaturas entre otras, que son necesarias para que los animales persistan y se reproduzcan. En cierto tiempo, la capacidad de funcionamiento describe el potencial intrínseco de un organismo para efectuar estas actividades (Schreck, citado en Pickering, 1981).

En los estudios del comportamiento termorregulador se manejan y discuten varias hipótesis, entre otras se menciona que el preferendum final de temperatura es una respuesta característica de cada especie que puede ser modificada por diversos factores como la edad, la disponibilidad de alimento, la época del año o la condición patológica (McCauley y Read, 1973; Reynolds y Casterlin 1979a); la división del habitat generado por el comportamiento termorregulador es una medida de segregación intra e inter-específica de los organismos que les permite reducir el canibalismo y la competencia (Reynolds y Casterlin, 1979b; Coutant, 1980); la temperatura preferida puede reflejar óptimos térmicos para ciertos procesos biológicos (Crawshaw, 1977; Manguson *et al.* 1979; Coutant, 1980) y generalmente los organismos evitan temperaturas extremas antes que lleguen a ser letales y prefieren condiciones más favorables las cuales le sirven como refugios térmicos (Cherry *et al.* 1975, Winkler, 1979). Otros autores consideran que el área de preferencia térmica construida con base en los conceptos del polígono propuesto por Fry (1947) y Brett (1956) podría utilizarse como una herramienta para reconocer en los organismos poiquiloterms el efecto del cambio climático global (Hernández y Bückle, 1997). El aumento de la temperatura de la tierra a largo plazo probablemente modificará el área de preferencia térmica de los animales, donde las temperaturas de evitación que son las más sensibles e inmediatas tal vez sean las primeras respuestas alteradas por los cambios térmicos y el preferendum final se mantendría

hasta que la presión ambiental lo modifique. En consecuencia, al proyectar el calentamiento global sobre el área de preferencia térmica de los organismos poiquiloterms el área se desplazará en el sentido del efecto (Hernández y Bückle, 1997).

En términos del área de preferencia térmica, las especies, responden con el ajuste necesario al impacto del cambio climático positiva o negativamente al ampliar o reducir su distribución. Al respecto, Thia-Eng y N Paw (1989) comentan que las especies con una amplia distribución geográfica probablemente se ajusten con mayor facilidad a las nuevas condiciones que aquellas con una distribución restringida. También las especies que experimentan en su habitat mayores fluctuaciones de temperatura estarán mejor adaptadas que aquellas de ambientes estables. Por ejemplo, se ha evaluado el efecto de las descargas de agua caliente en la cuenca donde vive *Gambusia affinis* y se observó que estos organismos son muy tolerantes ya que sus respuestas son de 3 a 5 °C mayor que las registradas para otras especies euritérmicas como *Ictalurus punctatus*, *Notropis spilopterus* y *Lepomis macrochirus* (Chery *et al.* 1975; 1976; 1977).

Como las respuestas fisiológicas relacionadas con la temperatura varían de especie a especie, los organismos que son menos eficientes para responder a los nuevos cambios ambientales pueden extinguirse localmente o también el número de especies puede reducirse, especialmente si habitan pequeños cuerpos de agua poco profundos. Además, es posible que se produzcan cambios en la distribución geográfica de las especies lo que incrementaría la competencia interespecifica por espacio y alimento, entre otros (Thia-Eng y N Paw, 1989). Aún en la situación descrita, los organismos podrían frecuentar temperaturas que estén fuera

del área de preferencia térmica y experimentar adaptaciones de resistencia (Cossins y Bowler, 1987).

La capacidad de adaptación de los organismos acuáticos a los cambios de la temperatura ambiental es un problema altamente complejo ya que los ajustes fisiológicos de los animales ocurren en todos los niveles de su organización biológica y en ciertos niveles sólo algunas respuestas son compensador. Las respuestas que no lo son, se asocian generalmente a ritmos estacionales como por ejemplo, la disponibilidad de alimento, la reproducción, la migración y la muda, entre otros (Cossins y Bowler, 1987).

Al investigar el comportamiento termorregulador de *P. sphenops* aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes, permitió conocer los límites de tolerancia y resistencia de la especie al igual que el intervalo de temperaturas preferidas, donde el preferendum agudo de temperatura (30.3 °C) representa el óptimo térmico para algunos procesos biológicos como la reproducción y el crecimiento, entre otros.

VII CONCLUSIONES

- * Las respuestas de estrés de *Poecilia sphenops* expuesta a altas temperaturas son el aumento de actividad (AA), los espasmos musculares (EM) y la pérdida del equilibrio (PE). La resistencia de *P. sphenops* evaluada al incrementar la temperatura de aclimatación aumenta en función del régimen de temperatura; en los organismos mantenidos en las temperaturas fluctuantes asimétricas de 20-29 y 26-35 °C la tolerancia es mayor.
- * Cuando los peces se expusieron a las bajas temperaturas las respuestas de los animales fueron la disminución de la actividad (DA), la actividad esporádica con espasmos musculares (AE+EM) y el estado de coma (EC) caracterizado por la pérdida del equilibrio. Los peces expuestos al termociclo asimétrico de 20-29 y 26-35 °C fueron más resistentes a la disminución de la temperatura que los organismos aclimatados a la temperatura constante de 29, 32 y 35 °C. Las respuestas, AE+EM y EC de los peces aclimatados a las temperaturas constantes están separadas en promedio por 1.3 °C pero las temperaturas donde se producen estas respuestas es mayor en los animales que fueron aclimatados en los termociclos simétrico y asimétrico. Los organismos de las condiciones constantes de 20 a 26 °C tuvieron una mayor resistencia a las bajas temperaturas que aquellos expuestos a condiciones constantes de 32 y 35 °C. *P. sphenops* aclimatada a las fluctuaciones térmicas no resiste temperaturas bajo los 10 °C.
- * Las respuestas que corresponden a la temperatura crítica máxima y mínima de *P. sphenops* fueron la pérdida del equilibrio y el estado de coma respectivamente.

- * La temperatura letal incipiente superior de *P. sphenops* aclimatados de 20 a 35 °C fue de 37.9 a 39.9 °C. En los peces mantenidos en los termociclos de 20-29 y 26-35 °C fue de 38.8 a 39.5 °C respectivamente.
- * La temperatura letal incipiente inferior de esta especie aclimatada a temperaturas constantes de 20 a 35 °C tuvo un intervalo de 7.56 a 12.55 °C y en las fluctuaciones térmicas de 20-29 y 26-35 °C fue de 10.8 a 11.8 °C respectivamente. Los peces mantenidos en regímenes térmicos fluctuantes no resistieron temperaturas menores a 10 °C y tienen una temperatura letal incipiente inferior más baja que los animales expuestos a temperaturas constantes de 29 y 35 °C. Los animales aclimatados en los termociclos simétrico y asimétrico de 20-29 y 26-35 °C aumentaron la temperatura letal incipiente inferior en 0.67 y 0.95 °C respectivamente.
- * El preferendum final de temperatura determinado en 24 h en peces provenientes del medio natural, fue mayor en las hembras que en los machos. Durante el día las hembras seleccionaron temperaturas de 31.6 °C y en la noche se ubicaron en 28.9 °C. Los machos en cambio, en el día prefirieron temperaturas de 26.9 °C y en la noche 25.5 °C. Los peces expuestos a la fluctuación de la temperatura simétrica y asimétrica de 20-29 y 26-35 °C tuvieron un mayor intervalo de temperaturas preferidas. Las hembras de la fluctuación térmica 20-29 °C eligieron durante el día de 29.1 °C y en la noche de 28 a 28.5 °C; en cambio, los machos prefirieron durante el día 26-27 °C y en la noche 25 °C. Las hembras de la condición simétrica y asimétrica de 26-35 °C, seleccionaron durante el día 29.3 a 30.5 °C y en la noche 26.4 °C. Los machos se ubicaron entre 23 y 25.7 °C en el día y en 22.2 °C durante la noche. Por otra parte, el preferendum agudo de temperatura de la especie es

- afectado por la temperatura de aclimatación constante y los peces de la condición de 20 a 26 °C eligieron temperaturas más altas que aquellos que fueron mantenidos de 29 a 35 °C.
- * El preferendum térmico agudo de las hembras fue de 29.2 °C, para los machos de 25.6 °C y cuando se juntaron ambos sexos subió a 30.3 °C.
 - * Las temperaturas de evitación de las hembras y de los machos del medio natural son similares a las observadas en los animales de los termociclos de 26-35 °C. Las hembras y los machos expuestos a los termociclos simétrico y asimétrico de 20-29 °C tuvieron el mayor intervalo de evitación. El intervalo de temperaturas de evitación de los peces es mayor en las temperaturas de aclimatación de 29, 32 y 35 °C y es menor a 10 °C en las temperaturas más frías (20 a 26 °C).
 - * La exposición de los peces a la temperatura crítica máxima y mínima modificó la temperatura preferida y el intervalo de evitación.
 - * *P. sphenops* desarrolló la enfermedad conocida como hidropesía abdominal probablemente debido a que no tolera por más de 25 días las temperaturas constantes mayores a 34 °C.
 - * Se construyó el polígono térmico que permitió integrar la zona de tolerancia limitada por las temperaturas de evitación superior e inferior; las temperaturas letales incipientes; las temperaturas críticas máxima y mínima. Las dimensiones de las diferentes áreas calculadas con las temperaturas de evitación, las letales incipientes y las temperaturas críticas fueron de 210.375, 420.00 y 456.75 (°C)² para el intervalo de temperaturas de aclimatación de 20 a 35 °C.
 - * La zona de preferencia térmica de *P. sphenops* que cubre un área de 210.375 (°C)² la caracteriza como un organismos altamente euritérmico.

* El patrón de comportamiento observado en *P. sphenops* la caracteriza como una especie con una gran plasticidad de respuesta a los cambios de temperatura, que le permiten ocupar un espacio térmico amplio.

LITERATURA CITADA

- Allen, O.K. y K. Strawn. 1971. Rate of acclimation of juvenile channel catfish, *Ictalurus punctatus*, to high temperatures. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 4 : 665 - 671.
- Badenhuizen, T.R. 1967. Temperatures selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in a test tank with a horizontal temperature gradient. *Hydrobiologia.* 30 : 541 - 554.
- Baker, C.D., W.H. Neill, Jr., y K. Strawn. 1970. Sexual difference in heat resistance of Ozark minnow, *Dionda nublis* (Forbes). *Trans. Am. Fish. Soc.* 99: 588-591.
- Barrionuevo W.R. y M.N. Fernandes. 1995. Critical thermal maxima and minima for curimatá, *Prochilodus scrofa* Steindachner, of two different sizes. *Aqua. Res.* 26: 447-450.
- Becker C.D., R.C. Genoway y M.J. Schneider. 1977. Comparative cold resistance of three Columbia River organisms. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106: 178-184.
- Becker, C.D. y R.G. Genowa. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. *Envir. Biol. Fish.* 4: 245 – 256.
- Beitinger, L.T. 1975. Diel activity rhythms and thermoregulatory behavior of bluegill in response to unnatural photoperiods. *Biol. Bull.* 149: 96 – 108.
- Beitinger, L.T. 1977. Thermopreference behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*) subjected to restrictions in available temperature range. *Copeia.* 3: 536 - 541.
- Bhaud, M., J.H. Cha, J.C. Duchêne y C. Nozais. 1995. Influence of temperature on the marine fauna: What can be expected from a climatic change. *J. therm. Biol.* 20 (1/2): 91-104.
-

- Brattstrom, B.H. 1968. Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comp. Biochem. Physiol.* 24: 93 – 111.
- Brett J.R. 1952. Temperature tolerance in young pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *J. Fish. Res. Board Can.* 9: 265 – 323.
- Brett J.R. 1956. Some principles in the thermal requirements of fishes. *Quart. Rev. Biol.* 31: 75 – 87.
- Brett, J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmo (*Oncorhynchus nerka*). *Amer. Zool.* 11: 99-113.
- Brown, H.J. y C.R. Feldmeth. 1971. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of desert pupfish (*Cyprinodon*). *Evolution.* 25 : 390 - 398.
- Bückle, R.L.F., F.H. Díaz y S. Espina. 1996. Thermoregulatory behavior to the culture of *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae). *Rev. Biol. Trop.* 44(1): 123-126.
- Cairns J. Jr. y A. Scheier. 1964. The effects of sublethal levels of zinc and of high temperature upon the toxicity of a detergent to the sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Notulae Naturae.* 367: 1-3.
- Casterlin, M.E. y W.W. Reynolds. 1980. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Canthigaster jactator* (Jenkins). *Hydrobiologia.* 70: 269 – 279.
- Cech, J.J., M.J. Massingill, B. Vondracek y A.L. Linden. 1985. Respiratory metabolism of mosquitofish, *Gambusia affinis*: effects of temperature, dissolved oxygen, and sex difference. *Env. Biol. Fish.* 13 (4): 297-307.
-

- Cheetham J.L., C.T. Garden Jr., C.L. King y M.H. Smith. 1976. Temperature tolerance and preference of immature channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Copeia*. 3: 609-612.
- Cherry, D.S., K.L. Dickson y J. Cairns Jr. 1975. Temperature selected and avoided by fish at various acclimation temperatures. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 485-491.
- Cherry, D.S., R.K. Guthrie, J.H. Rogers Jr., J. Cairns Jr., y K.L. Dickson. 1976. Response of mosquitofish (*Gambusia affinis*) to ash effluents and thermal stress. *Trans. Am. Fish. Soc* 105: 686 – 694.
- Cherry, D.S., K.L. Dickson, J. Cairns Jr. y J.R. Stauffer. 1977. Preferred, avoided, and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 239 - 246.
- Cossins A.R. y K. Bowler. 1987. *Temperature biology of animals*. Pub. Chapman and Hall, London. 339 p.
- Coutant, C.C., L.K. Zachman, K.D. Cox y B.L. Pearman. 1984. Temperature selection by juvenile striped bass in laboratory and field. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 666 – 671.
- Coutant, C.C. 1980. Environmental quality for stiped bass. In. G.H. Clepper (ed.) *Marine recreational fisheries*. Sport. Fishing Institute, Washington, D.C. 179-187.
- Cowles, R. B. y C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 265 - 296.
- Cox D.K. 1974. Effects of three heating rates on he critical thermal maximum of bluegill. In: *Thermal Ecology*. (Edit. by Gibbons J.W. and Sharitz R.R.). AEC Symposium Series (Conf. 730505), pp. 158-163.

- Cox D.K. 1978. Acclimation states of juvenile striped bass held in constant and fluctuating temperature regimes. In: *Energy and Environmental stress in aquatic systems*. (Edited by Thorp, J.H. and J.W. Gibbons.). Published Technical Information Center U.S. Department of Energy, pp. 703-713.
- Crawshaw, L.I. y H.T. Hammel. 1974. Behavioral regulation of internal temperature in the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 47A: 51 - 60.
- Crawshaw, L.I. 1975. Attainment of the final thermal preferendum in brown bullheads acclimated to different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 52A: 171 - 173.
- Crawshaw, L.I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34: 730-734.
- Diana, S.J. 1983. Oxygen consumption by largemouth bass under constant and fluctuating thermal regimes. *Can. J. Zool.* 61: 1892- 1895.
- Diana, S.J. 1984. The growth of largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), under constant and fluctuating temperatures. *J. Fish. Biol.* 24 : 165 - 172.
- Doudoroff P. 1942. The resistance and acclimation of marine fishes to temperature changes. I. Experiments with *Girella nigricans*. *Biol. Bull.* 83: 219-244.
- Doudoroff P. 1945. The resistance and acclimation of marine fishes to temperature changes. II. Experiments with *Fundulus* and *Atherinops*. *Biol. Bull.* 88: 194-206.
- Espina, S., F. Díaz, C. Rosas y I. Rosas. 1986. Influencia del detergente sobre el balance energético de *Ctenopharyngodon idella* a través de un bioensayo crónico. *Contam. Ambient.* 2: 25 - 37.
-

- Fahmy, F.K. 1972. Heterogeneous acclimation of fish to temperature. *Can. J. Zool.* 50: 1035 – 1037.
- Feldmeth C.R., E.A. Stone y J.H. Brown. 1974. An increased scope for thermal tolerance upon acclimating pupfish (*Cyprionodon*) to cycling temperatures. *J. Comp. Physiol.* 89: 39-44.
- Ferguson, R.G. 1958. The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and stream. *J. Fish. Res. Board Can.* 15(4): 607 – 624.
- Fonds, M. 1979. Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea* (Pisces). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1: 91 – 99.
- Friedlander M.J., N. Kotchabhakdi y C.L. Prosser 1976. Effects of cold and heat on behaviour and cerebellar function in goldfish. *J. Comp. Physiol.* 112: 19-45.
- Fry, F.E.J., J.R. Brett y G.H. Clawson. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. *Rev. Canad. Biol.* 1: 50-56.
- Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 55, Ontario *Fish. Res. Lab. Publ.* 68 : 1-62.
- Fry, F.E.J. 1964. Animals in aquatic environments: Fishes. En. Dill, B. D., E.F. Adolph y G. C. Wilber (eds), *Handbook of physiology*, pp. 715 - 728. Amer. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Fry, F.E.J. 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. In: *Thermobiology* (Edited by Rose, A. H.) Academic Press. New York. pp. 375 – 409.
-

- Gadomski, D.M. y S.M. Caddell. 1991. Effects of temperature on early-life-history stages of California halibut *Paralichthys californicus*. *Fish. Bull.* 89: 567 – 576.
- Giattina, J.D. y R.R. Garton 1982. Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurithermality. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 524-528.
- Gift, J.J. 1977. Application of temperature preference studies to environmental impact assessment. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34 : 746 - 749.
- Griffith, J.S. 1978. Effects of low temperature on the survival and behavior of threadfin shad, *Dorosoma petenense*. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 107: 63 – 70.
- Hagen, D.W. 1964. Evidence of adaptation to environmental temperatures in three species of *Gambusia* (Poeciliidae). *Southwest. Nat.* 9: 6 – 19.
- Hernández, R.M. y L.F.R. Bückle 1997. Thermal preference area for *Macrobrachium tenellum* in the context of global climatic change.. *J. therm. Biol.* 22 (4/5): 309-313.
- Hesthagen, H.I. 1979. Temperature selection and avoidance in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas) collected at different seasons. *Env. Biol. Fish.* 4(4): 369 – 379.
- Hickman, G.D. y M.R. Dewey. 1973. Notes on the upper lethal temperature of the duskystripe shiner, *Notropis pilsbryi*, and the bluegill *Lepomis macrochirus*. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 4: 838 – 840.
- Hirschhorn, H.H. 1989. *Handbook of fish diseases*. T.F.H. Publications, I.N.C. U.S.A. 160 p.

- Hlohowskyj I. y T.E. Wissing. 1985. Seasonal changes in the critical thermal maxima of fantail (*Etheostoma flabellare*), greenside (*Etheostoma blennioides*), and rainbow (*Etheostoma caeruleum*) darters. *Can.J. Zool.* 63: 1629-1633.
- Hoar, W.S. 1966. *General and comparative physiology*. Prentice - Hall. USA. 815 p.
- Hokanson, E.F.K. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1524 – 1550.
- Hokanson, E.F.K., F.Ch. Kleiner y W.T. Thorslund. 1977. Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 : 639 - 648.
- Hutchison, V.H., A. Vinegar y W.G. Kosh. 1966. Critical thermal maxima in turtles. *Herpetologia*. 22: 32 – 41.
- Hutchison V.H. 1976. Factors influencing thermal tolerances of individual organisms. In: *Thermal Ecology II*. (Edited by Esch, G.W, y R.W. McFarlane), Technical Information Center, Energy Research and Development Administration. Oak Rodge, Tenn., pp. 10-26.
- Jander, R. 1975. Ecological aspects of spatial orientation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 171-188.
- Johansen, H.P. y A. J. Cross. 1980. Effects of sexual maturation and sex steroid hormone treatment on the temperature preference of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *Can. J. Zool.* 58: 586 – 588.
- Kellogg, R.L. y J.J. Gift. 1983. Relation between optimum temperatures for growth and preferred temperatures for the young of for fish species. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112: 424 – 430.

- Kelsch, W.S. y H.W. Neill 1990. Temperature preference versus acclimation in fishes: Selection for changing metabolic optima. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 601 – 610.
- Kilgour, M. D., R.W. McCauley y W. Kwain. 1985. Modeling the lethal effects of high temperature on fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 42. 947 - 951.
- Kowalski, K.T., J.P. Schubauer, C.L. Scott y J.R. Spotila. 1978. Interspecific and seasonal differences in the temperature tolerance of stream fish. *J. therm. Biol.* 3: 105-108.
- Lee, R.M. y J.N. Rinne. 1980. Critical thermal maxima of five trout species in the southwestern United States. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109: 632-635.
- Lee, M.R. y J.N. Rinne. 1981. Measuring thermal limits of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110 : 662-664.
- Mahoney, J.J. y V.H. Hutchison. 1969. Photoperiod acclimation and 24-hour variations in the critical thermal maxima of a tropical and temperate frog. *Oecologia.* 2: 143 – 161.
- Manguson, J.J., L.B. Crowder y P.A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *Am. Zool.* 19: 331 - 343.
- McCauley, R.W. y J.S. Tait. 1970. Preferred temperature of yearling lake trout, *Salvelinus namaycush*. *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 1729 – 1733.
- McCauley, R.W. y W.L. Pond. 1971. Temperature selection of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings in vertical and horizontal gradients. *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 1801-1804.

- McCauley, R.W. y L.A.A. Read. 1973. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*) acclimated to 24 °C. *J. Fish. Res. Board. Can.* 30 : 1253-1255.
- McLeod J.C. y E. Pessah. 1973. Temperature effects on mercury accumulation, toxicity, and metabolic rate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 485-492.
- Meffe K.G. y F.F. Jr. Snelson 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. In: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. (Edited by Meffe, K.G. and Jr. F.F. Snelson), Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp. 13-31.
- Müller, R. y F.E.J. Fry. 1976. Preferred temperature of fish: a new method. *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1815 – 1817.
- Müller, R. 1977. Temperature selection of goldfish (*Carassius auratus*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitch.) after heterogeneous temperature acclimation. *J. therm. Biol.* 2 : 5 - 7.
- Neill, W.H., J.J. Magnuson y G.G. Chioman. 1972. Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach. *Science.* 176: 1443-1445.
- Otto, G.R. 1973. Temperature de tolerance of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird ande Girard). *J. Fish Biol.* 5 : 575-585.
- Otto, G.R. 1974. The effects of acclimation to cycle thermal regimes on heat tolerance of the western Mosquitofish. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2 : 331 - 335.
- Paladino F.V. y J.R. Spotila. 1978. The effect of arsenis on the thermal tolerance of newly hatched muskellunge fry (*Esox masquinongy*). *J. therm. Biol.* 3, 223-227.

- Paladino F.V., J.R.Spotila, J.P. Schubauer y K.T. Kowalski. 1980. The critical thermal maximum: A technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes. *Rev. Can. Biol.* 39 (2): 115-122.
- Pardue, G.B. 1970. Temperature tolerance of *Clarias batrachus*. *FAO Fish Cult. Bull.* 2: 6.
- Peterson H.R. y C.L. Prosser. 1972. The effects of cooling on electrical responses of goldfish (*Carassius auratus*) central nervous system. *Comp. Biochem. Physiol.* 42A: 1019-1037.
- Pickering, A.D. 1981. *Stress and Fish*. Pub. Academic Press. London. 366 p.
- Peterson, S.E. y R.M. Schutsky. 1976. Some relationships of upper thermal tolerances to preference and avoidance responses of the bluegill. In: *Thermal ecology II*. (Ed. G.W. Esch and R.W. McFarlane). Conf – 750425, Nat. Tech. Inf. Serv., Springfield, VA. pp. 148 – 153.
- Pitkov R. B. 1960. Cold death in the guppy, *Lebistes reticulatis*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.* 119: 231-245.
- Popper D.M. 1982. Baitfish and prawn culture in Samoa. Report prepared for the Baitfish culture. Project. 17991. FAO. 1-19 p.
- Pretch, H. 1958. Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In *Physiological Adaptation* (ed. Prosser, C.L.) Amer. Assn. Adv. Science, Wash. D.C. pp 50-78.
- Prosser, C.L. y E. Farhi. 1965. Effects of temperature on conditioning reflexes and on nerve conduction in fish. *Z. vergl. Physiol.* 50: 91 – 101.

- Prosser, C.L. y T. Nagai. 1968. Effects of low temperature on conditioning in goldfish. In *The Central Nervous System and Fish Behaviour* (Edited by Ingle D.), pp. 17-180. The University of Chicago Press, Chicago.
- Prosser, C.L. 1973. *Comparative animal physiology*. Saunders, Philadelphia.
- Prosser, C.L. y D.O. Nelson. 1981. The role of nervous systems in temperature adaptation of poikilotherms. *Ann. Rev. Physiol.* 43: 281-300.
- Randolph, N.K. y H.P. Clemens. 1976. Some factors influencing the feeding behavior of Channel catfish in culture ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* 6 : 719 - 724.
- Ray, J.C. 1976. Diel variation in the thermal tolerance of *Gambusia affinis affinis* (Pisces:Poeciliidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 55A: 337-340.
- Reynolds, W.W. y D.A. Thomson. 1974. Responses of young gulf grunion, *Leuresthes sardina*, to gradients of temperature, light, turbulence and oxygen. *Copeia*. 3: 747 - 758.
- Reynolds, W. W. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34 : 734 - 739.
- Reynolds, W.W., M.E. Casterlin, J.K. Matthey, S.T Millington y A.C. Ostrowski. 1978. Diel patterns of preferred temperature and locomotor activity in the goldfish *Carassius auratus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 59A: 225 – 227.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1978. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the yellow bullhead, *Ictalurus natalis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 59A: 409 – 411.
-

- Reynolds, W.W., M.E. Casterlin y S.T. Millington. 1978. Circadian rhythm of preferred temperature in the bowfin *Amia calva*, a primitive holostean fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 60A: 107 – 109.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979a. Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta*. *Hydrobiologia*. 62: 79-80.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979b. Behavioral thermoregulation and the “Final Preferendum” paradigm. *Amer. Zool.* 19 : 211 - 224.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1979c. Thermoregulatory rhythm in juvenile muskellunge (*Esox masquinongy*): evidence of a diel shift in the lower set-point. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A: 523-525.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1980. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Forcipiger longirostris* (Broussonet). *Mar. Sci.* 23: 111 – 113.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin. 1980. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Canthigaster jactator* (Jenkins). *Hydrobiologia*. 70: 269 – 279.
- Richards, P.F. y R.M. Ibara. 1978. The preferred temperatures of the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*, with reference to its orientation to the discharge canal of a nuclear power plant. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107 (2): 288-294.
- Roots B.I. y C.L. Prosser. 1962. Temperature acclimation and the nervous system in fish. *J. Exp. Biol.* 39: 617-629.
-

- Sánchez, A., C. Rosas, J. Latourneire y S. Espina. 1984. Influencia de diferentes regímenes de temperatura sobre la asimilación, conversión alimenticia y eficiencia de crecimiento de la tilapia roja (*Sarotherodon mossambicus*). *Rev. Lat. Acuí.* 22: 15 – 36.
- Shafland, P.L. y J.M. Pestrak. 1982. Lower lethal temperatures for fourteen non-native fishes in Florida. *Env. Biol. Fish.* 7: 149 – 156.
- Shakuntala, K. y R. Reddy. 1979. Influence of temperature-salinity combinations on the food intake, growth and conversion efficiency of *Gambusia affinis* (Pisces). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 26 (½) : 173-181.
- Spotila, J.R. 1972. Role of temperature and water in the ecology of lungless salamanders. *Ecol. Monogr.* 42: 95 – 125.
- Thia-Eng, Ch. y J. N Paw. 1989. The impact of global climatic change on the aquaculture of tropical species. *Infofish Int.* 6: 44 – 47.
- Tsuchida S. 1995. The relationship between upper temperature tolerance and final preferendum of japanese marine fish. *J. therm. Biol.* 20 (1/2): 35-41.
- Vasal, S. y B. I. Sundararaj. 1978. Thermal tolerance and preference of the indian catfish *Heteropneustes fossilis*. *Env. Biol. Fish.* 3: 309 – 315.
- White, L.R. 1983. Effects of acute temperature change and acclimation temperature on neuromuscular function and lethality in crayfish. *Physiol. Zool.* 56 (2): 174 - 194.
- Winkler, P. 1979. Thermal preference of *Gambusia affinis affinis* as determined under field and laboratory conditions. *Copeia.* 1: 60-64.
-

- Winkler, P. 1985. Persistent differences in thermal tolerance among acclimation groups of a warm spring population of *Gambusia affinis* determined under field and laboratory conditions. *Copeia*. 2: 456-461.
- Wurtsbaugh, A.W. y J.J. Cech Jr. 1983. Growth and activity of juvenile mosquitofish: Temperature and ration effects. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 112: 653-660.
- Zahn, 1962. Die Vorzugstemperaturen zweier cypriniden und eines Cyprinodonten und die adaptationstypen der vorzugstemperatur bei fischen. *Zool. Beitr.* 7: 15 – 25.
- Zar H.J. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall International, New Jersey, pp 718.
-