

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada



**EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA
PREFERENCIA TERMICA Y EL METABOLISMO DE
JUVENILES DE *Totoaba macdonaldi* (GILBERT, 1890)
(PISCES: SCIAENIDAE)**

**TESIS
MAESTRIA EN CIENCIAS**

EDUARDO TALAMAS ROHANA

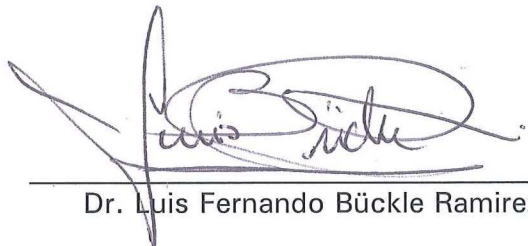
Ensenada, Baja California, Mexico. Septiembre del 2001.

TESIS DEFENDIDA POR
Eduardo Talamás Rohana
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



Dr. Benjamín Barón Sevilla

Director del Comité



Dr. Luis Fernando Bückle Ramirez

Miembro del Comité



M. en C. Conal David True

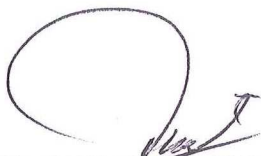
Miembro del Comité



Dr. Juan García Abdeslem

Miembro del Comité

Miembro del Comité



Dr. Jorge Abelardo Cáceres Martínez

*Jefe del Departamento de
Acuicultura*



Dr. Luis Alberto Delgado Argote

Director de Estudios de Posgrado

Ensenada, Baja California, México. 7 de septiembre del 2001

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ACUICULTURA**

**EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA PREFERENCIA TÉRMICA Y EL
METABOLISMO DE JUVENILES DE *Totoaba macdonaldi* (GILBERT, 1890)
(PISCES: SCIAENIDAE)**

Tesis

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

MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta

Eduardo Talamás Rohana

Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 2001

RESUMEN de la tesis de Eduardo Talamás Rohana presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias con especialidad en ACUICULTURA. Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 2001.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA PREFERENCIA TÉRMICA Y EL METABOLISMO DE JUVENILES DE *Totoaba macdonaldi* (GILBERT, 1890) (PISCES:SCIAENIDAE).

Resumen aprobado por:


Dr. Benjamín Barón Sevilla.

Con el fin de optimizar el proceso de producción de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* destinados al repoblamiento del Golfo de California, se estudiaron su preferencia térmica y su desempeño metabólico. En ambos estudios se utilizaron organismos de dos y tres meses de edad (tiempo que permanecen en cautiverio antes de ser liberados) aclimatados a diferentes temperaturas (20, 24, 28 y 32 °C).

Para el estudio de la preferencia térmica los organismos se expusieron a un gradiente térmico horizontal, de tres metros de longitud, con un intervalo de temperaturas de 20 °C, donde la temperatura de aclimatación se ubicaba al centro del gradiente.

Para evaluar el desempeño metabólico se utilizó la ecuación de balance de energía ($C = F + U + R + EDE + P$). Los organismos se alimentaron diariamente a saciedad (C) con una dieta húmeda (49 % proteínas, 13.3 % lípidos y 9 % carbohidratos con 21.7 kJ/g). Las heces (F) se recolectaron 24 horas después de alimentar. La tasa metabólica de rutina (R) (medida como oxígeno consumido), el efecto dinámico específico (EDE) y la producción de amonio (U) se midieron en un respirómetro semiabierto.

En todos los casos, las temperaturas de evitación superior e inferior y las temperaturas preferidas se vieron influenciadas por la temperatura de aclimatación. Los intervalos de evitación aumentaron en la medida que los organismos crecieron. Los organismos aclimatados a 20 °C prefirieron temperaturas superiores a la de aclimatación y fueron 24.6 y 22.5 a los dos y tres meses de edad respectivamente, de manera similar, los organismos aclimatados a 24 °C también prefirieron temperaturas superiores a la de aclimatación y fueron de 26.7 y 25.9 respectivamente; los organismos aclimatados a 28 °C prefirieron temperaturas de 25.9 y 24 °C, menores a la de aclimatación. Los organismos aclimatados a 32 °C también prefirieron temperaturas menores, de 27 y 26.3 °C.

Respecto al campo de crecimiento, este se estimó por diferencia y se encontró que a los dos meses de edad constituyó desde un 69.9 hasta un 77.8 % de la energía obtenida del alimento y de un 58.6 hasta un 65.8 % a los tres meses. En forma similar, el metabolismo de rutina (R) ocupó desde un 17.5 hasta un 22.1 % a los dos meses de edad y de un 32.1 hasta un 36.8 % a los tres meses. La producción de heces representó desde un 3.4 hasta un 7.8 % a los dos meses y de un 2.0 hasta un 4.3 % a los tres meses. El efecto dinámico específico (EDE) representó desde un 2.5 hasta un 8.3 % a los dos meses y de un 3.1 hasta un 8.6 % a los tres meses.

Palabras clave: Preferencia térmica, Balance de energía, *Totoaba macdonaldi*.

TEMPERATURE EFFECT OVER THE THERMAL PREFERENDUM AND
METABOLISM OF JUVENILE *Totoaba macdonaldi* (GILBERT, 1890)
(PISCES:SCIAENIDAE)

ABSTRACT

To improve the production process of the juvenile *Totoaba macdonaldi* for the marine fish enhancement program in the Gulf of California, its thermal preferendum and metabolic scope were studied. Both studies were carried out with two and three months old organisms (equal to the age they are kept in captivity before being released) acclimated to four different temperatures (20, 24, 28 y 32 °C).

For the thermal preferendum study the organisms were exposed to a horizontal gradient, 3 m long, with a 20 °C range, in the gradient the acclimation temperature was located at the center. To know the preferred temperature, and high and lower avoidance temperatures, observations were made every ten minutes one hour long, recording the temperature and the number of organisms in each chamber.

For the metabolic study the equation of energy balance ($C = F + U + R + EDE + P$) was used. The fish were fed to satiation (C) with a semidry diet (49 % protein, 13.3 % lipids and 9 % carbohydrates with 21.7 kJ/g). The faeces (F) were collected 24 h after feeding. The routine metabolism (R) (measured as oxygen consumption), the specific dynamic action (EDE) and the ammonia production (U) were measured in a semi open respirometer.

The acclimation temperature always influenced the avoidance temperatures and the preferred temperatures. As the organisms grew in size the avoidance ranges augmented. The organisms acclimated at 20 °C preferred temperatures higher than the acclimation temperature and they were 24.6 and 22.5 °C at two and three months of age respectively, somehow in a similar way, the organisms acclimated at 24 °C also elicited a temperature higher than the acclimation temperature, they were 26.7 and 25.9 °C respectively; the organisms acclimated at 28 °C elicited 25.9 and 24 °C, this time the temperatures were lower than the acclimation temperature. The organisms acclimated at 32 °C also preferred lower temperatures; they were 27 and 26.3 °C.

Production was estimated by difference and it was found that at two months old it constitutes from 69.9 up to 77.8 % of the food energy and from 58.6 up to 65.8 % at three months of age. Similarly the routine metabolism (R) was from 17.5 up to 22.1 % at the two months age and from 32.1 up to 36.8 % at the three months of age. The faeces (F) production represented from 3.4 up to 7.8 % at two months of age and from 2.0 up to 4.3 % at the three months age. The specific dynamic action (EDE) represented from 2.5 up to 8.3 % at two months of age and from 3.1 up to 8.6 % at three months of age. The best growing efficiencies in the two studied ages were obtained at 24 °C.

Keywords: Thermal preferendum, Energy balance, *Totoaba macdonaldi*.

DEDICATORIA

A MIS PADRES

CARLOS Y CAROLINA

AGRADECIMIENTOS

De una manera muy especial quiero agradecer al Dr. Benjamín Barón Sevilla su apoyo e interés en la realización de este trabajo, su disposición en todo momento para compartir su experiencia y conocimientos, su amistad y su gran calidad humana.

Al Dr. Luis Fernando Bückle Ramirez le agradezco su interés y apoyo, y las revisiones realizadas a este trabajo y la oportunidad de participar dentro del proyecto de ecofisiología de organismos acuáticos.

Al M. en C. Conal David True le agradezco el apoyo recibido durante la realización de este trabajo tanto por la donación de los organismos como por las revisiones y por las facilidades brindadas para intercalar la realización de este trabajo con las jornadas laborales.

Al Dr. Juan García Abdeslem le agradezco las observaciones y comentarios y el haber aceptado formar parte del comité examinador.

A mis padres Carlos y Carolina por su apoyo incondicional en todo momento a lo largo de estos años de formación profesional.

A mis hermanos y hermanas: Patricia, Lorena, Carlos, Juan, Cristina, Alejandro, Mariza y Mauricio y a sus respectivos conyuges e hijos que “engrandecen” a la familia.

A mis compañeros de trabajo y amigos Gerardo Sandoval e Iván Monay les agradezco el apoyo tanto directo como indirecto para la realización de este trabajo.

A Billy Aguilar May por su apoyo y respaldo tanto en la fase experimental como en la parte de trabajo de gabinete.

A quienes participaron directamente en la fase experimental de este trabajo especialmente: Abisaí Rodríguez Gómez, Cecilia Morales Ortiz, Cecilia Chapa y Naiely. Gracias.

A Diana Rodríguez Cortés por su apoyo.

Al técnico Fransisco Valenzuela Buriel por la realización de los diagramas.

A mis demás compañeros de la Unidad de Biotecnología en Piscicultura: Lus, Norberto, Mariana, Samuel, Miguel Angel, Martín, Fidel, Moises y tantos otros que en algún momento han colaborado con el proyecto Totoaba.

A mis compañeros y amigos del posgrado: Billy, Gissel, Lorena, Leonel, Luis, Eduardo, Nallely, Rebeca, Juan Carlos, Gerardo, Roberto y Refugio.

AGRADECIMIENTOS (Continuación).

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada con el apoyo del Proyecto # 4050-B del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

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

A la Unidad de Biotecnología en Piscicultura de la Universidad Autónoma de Baja California por el apoyo y la donación de los organismos de estudio.

Al Fondo Mexicano Para la Conservación de la Naturaleza, A.C. por el apoyo brindado dentro del convenio A-1-99/20. "Programa piloto de repoblamiento de Totoaba una especie en peligro de extinción"

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1 Antecedentes	7
I.1.1 Temperatura preferida	7
I.1.2 Balance de energía	8
I.1.3 Índices de condición	10
II. OBJETIVOS	11
II.1 Objetivo general	11
II.2 Objetivos específicos	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS	12
III.1 Aclimatación térmica	12
III.2 Temperatura preferida	14
III.3 Balance de energía	16
III.4 Eficiencias	21
III.5 Índices de condición	22
IV. RESULTADOS.	23
IV.1 Temperatura preferida	23
IV.2 Balance de energía	30
IV.3 Eficiencias	40
IV.4 Índices de condición	45
V. DISCUSIÓN	48
VI. CONCLUSIONES	58
LITERATURA CITADA	59

LISTA DE FIGURAS

Página

- | | |
|--|----|
| <p>Figura 1.- Sistema degasificador de agua. 1) Cámara de extracción de gases, 2) Válvula solenoide, 3) Filtro, 4, 5 y 6) Sensores de nivel, 7) Bomba de vacío, 8) Matraz kitazato, 9) Manómetro, 10) Regulación de vacío, 11) Motobomba, 12) Salida de agua degasificada, 13) Centro de control eléctrico, 14) Alarma.</p> | 13 |
| <p>Figura 2.- Gradiente térmico. 1) Canal de acrílico, 2) Control eléctrico, 3) Calentador de 1,000 W, 4) Cámara de calor, 5) Intercambiador de calor, 6) Cámara de frío, 7) Aire, 8) Sensores de temperatura, 9) Sensor térmico.</p> | 15 |
| <p>Figura 3.- Respirómetro semiabierto. 1) Baño termorregulado, 2) Cámaras control, 3) Cámara respirométrica, 4) Motobomba, 5) Recirculación de agua, 6 y 7) Desagües.</p> | 18 |
| <p>Figura 4.- Dispositivo para la medición del consumo de oxígeno. 1) Cámara respirométrica, 2) Baño termorregulado, 3) Recambio de agua (sistema abierto), 4) Inyección de agua para desplazar la muestra, 5) Conducto para muestra desplazada, 6) Plancha de agitación, 7) Cámara de medición, 8) Electrodo polarográfico, 9) Oxímetro, 10) Desagüe.</p> | 19 |
| <p>Figura 5.- Temperatura preferida de <i>Totoaba macdonaldi</i> a los dos meses de edad, aclimatada a cuatro temperaturas. Las líneas horizontales indican el máximo y el mínimo, las cajas representan el 50 % de los datos y el rectángulo la mediana.</p> | 24 |
| <p>Figura 6.- Temperatura preferida de <i>Totoaba macdonaldi</i> a los tres meses de edad, aclimatada a cuatro temperaturas. Las líneas horizontales indican el máximo y el mínimo, las cajas representan el 50 % de los datos y el rectángulo la mediana.</p> | 27 |
| <p>Figura 7.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la temperatura preferida de <i>Totoaba macdonaldi</i> a los dos (*) y tres (●) meses de edad; sobre las temperaturas de evitación inferior a los dos (◆) y tres (▲) meses de edad y sobre las temperaturas de evitación superior a los dos (×) y tres (■) meses de edad.</p> | 29 |
| <p>Figura 8.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre las tasas de ingestión de alimento de <i>Totoaba macdonaldi</i> expresadas en unidades de energía por unidad de masa para los dos (◆) y tres (■) meses de edad.</p> | 32 |

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

- Figura 9.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el contenido de energía de *Totoaba macdonaldi* expresado en kJ/g de peso orgánico a los dos (♦) y tres (■) meses de edad. 34
- Figura 10.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el crecimiento de los juveniles *Totoaba macdonaldi* aclimatados a 20 (●), 24 (♦), 28 (▲) y 32 (■) °C. Las líneas horizontales indican el error estándar del promedio. 35
- Figura 11.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el crecimiento de los juveniles *Totoaba macdonaldi* aclimatados a 20 (●), 24 (♦), 28 (▲) y 32 (■) °C. Las líneas horizontales indican el error estándar del promedio. 37
- Figura 12.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de absorción de *Totoaba macdonaldi* a los dos (♦) y tres (■) meses de edad. 41
- Figura 13.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la razón de crecimiento absoluto de *Totoaba macdonaldi*. 42
- Figura 14.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de crecimiento bruta (♦) y neta (■) de *Totoaba macdonaldi* a los dos meses de edad. 43
- Figura 15.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de crecimiento bruta (♦) y neta (■) de *Totoaba macdonaldi* a los tres meses de edad. 44
- Figura 16.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el índice hepatosomático en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* a los dos (a) y tres (b) meses de edad. 46
- Figura 17.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el índice viscerosomático en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* a los dos (a) y tres (b) meses de edad. 47

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla I.- Temperaturas de evitación inferior y superior de juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> de dos meses de edad, aclimatados a distintas temperaturas.	26
Tabla II.- Temperaturas de evitación inferior y superior de juveniles de <i>Totoaba macdonald</i> de tres meses de edad, aclimatados a distintas temperaturas.	26
Tabla III.- Balance de energía de <i>Totoaba macdonaldi</i> de dos (II) y tres (III) meses de edad, aclimatada a distintas temperaturas (J/h/g).	31
Tabla IV.- Distribución porcentual de la energía de <i>Totoaba macdonaldi</i> de dos (II) y tres (III) meses de edad, aclimatada a distintas temperaturas.	39

EFFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA PREFERENCIA TÉRMICA Y EL METABOLISMO DE JUVENILES DE *Totoaba macdonaldi* (GILBERT, 1890) (PISCES: SCIAENIDAE)

I. INTRODUCCIÓN

Totoaba macdonaldi es un pez endémico del Golfo de California, México, que alcanza tallas cercanas a los dos metros de longitud (Berdegúé, 1955) y pesos superiores a los 135 kg (Cannon, 1966). Habita desde la desembocadura del río Colorado hasta Mulegé, B.C.S. en la costa occidental del Golfo de California, y hasta la desembocadura del río Fuerte, Sinaloa, en la costa oriental (Ruíz-Durá, 1980).

Hasta 1920 la explotación comercial de la Totoaba estaba orientada a la exportación al oriente, de su vejiga gaseosa, como un ingrediente de una sopa gourmet. La pesquería de esta especie se caracterizó por un rápido crecimiento y su industrialización constituyó uno de los episodios más interesantes en la historia de las pesquerías en nuestro país. El primer registro de importación de carne de Totoaba a los Estados Unidos data de 1923 y fue por 34 kg. Para 1924 el registro de importaciones fue de 77 toneladas, al siguiente año las importaciones practicamente se cuadruplicaron y de ahí en adelante la producción de cada año era duplicada al siguiente (Chute, 1928). Para 1942 la captura alcanzó un máximo de 2,261 toneladas. Después de 1942, a pesar del incremento en el esfuerzo pesquero, la producción anual fluctuó en forma errática hasta llegar a sólo 58 toneladas en 1975 (Flanagan y Hendrickson, 1976). Ese mismo año, el gobierno mexicano declaró una moratoria indefinida a la pesca de la Totoaba (Diario Oficial de la Federación, 1975) y se le consideró amenazada por la sobrepesca (Apendice I en "Convention on International Trade in Endangered Species" (CITES), 1976; Norma Oficial Mexicana, NOM-ECOL-059-94).

Berdegúe (1956) analizó la superexplotación de la especie y los principales factores que estaban acelerando su extinción, entre los más importantes destacó:

- a) La limitada área de distribución de la especie, pues se encuentra únicamente en el Golfo de California, en comparación a la gran mayoría de las especies de la familia Sciaenidae que habitan a lo largo de las costas de varios países del pacífico oriental (Fischer *et al.* 1995).
- b) La concentración de adultos en áreas de reproducción muy reducidas, que facilitaron año tras año la captura de un gran número de ejemplares grávidos.
- c) El frecuente uso de redes de arrastre para la pesca del camarón en las aguas cercanas a la desembocadura del río Colorado, que ocasionaron la muerte de grandes cantidades de ejemplares juveniles.
- d) La paulatina disminución del caudal de agua dulce aportada anualmente al Golfo de California por el río Colorado. A partir de 1935 debido a la construcción de la presa Hoover Dam y la presa Glen Canyon en 1960 (Lavín y Sánchez, 1999).

Aunque se han postulado las probables causas que afectan a las poblaciones de este importante recurso, la información que existe sobre *Totoaba macdonaldi* es muy limitada y principalmente se refiere a aspectos de su antigua pesquería, ecología y biología, los estudios sobre su fisiología son prácticamente nulos. La carencia de este tipo de información dificulta la comprensión del ciclo de vida de esta especie, limitando el éxito de los esfuerzos de conservación (Cisneros-Mata *et al.*, 1995).

Con el fin de evaluar la posibilidad de instrumentar un programa de repoblamiento, a finales de 1993, la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California, inició un proyecto para recolectar reproductores de Totoaba y reproducirlos en cautiverio (True *et al.* 1997). A la fecha se ha logrado cerrar el ciclo de vida de esta especie y se han liberado en el Golfo de California cerca de 3,000 organismos marcados de entre cuatro y ocho meses de edad. Se ha descrito su desarrollo embrionario (Morales, 1999) que a una temperatura de 26 °C tiene una duración de 62.3 horas, el huevecillo tiene un diámetro de 826.9 micras, el embrión (de vida libre) llega a medir 2 mm y la eclosión ocurre a las 20.5 horas. El desarrollo larval (Sandoval, 2001), tiene una duración de 24 a 26 días, con un crecimiento diario de 0.88 mm/d, cuando los organismos alcanzan su etapa juvenil temprana llegan a medir 22.6 mm de longitud total. También se ha estudiado la capacidad de regulación iónica y osmótica en organismos de un año de edad (Ortiz, 1999) y se encontró que tienen una gran capacidad de osmoregulación que permitió caracterizar a la especie como eurihalina. Respecto a su capacidad de aclimatación a diferentes velocidades de nado (Jácome, 2000), encontró como óptima la velocidad de una longitud del pez por segundo.

Entre los factores que afectan el metabolismo de un organismo destacan la temperatura, la alimentación y en cierto grado, el nivel de actividad (Kiørboe *et al.* 1987). Se sabe que la temperatura influye tanto en la ingestión del alimento como en el metabolismo y por lo tanto también afectará las tasas de crecimiento (Jobling, 1984).

La preferencia térmica y las respuestas de evitación a las temperaturas extremas permiten a los organismos mantenerse en un intervalo térmico óptimo, en el cual, la mayor parte de las funciones fisiológicas se realizan con la máxima eficiencia (Reynolds y

Casterlin, 1979; Giattina y Garton, 1982). Cuando los organismos tienen la capacidad de desplazarse y se enfrentan a un ambiente térmicamente diverso, como es el caso de un gradiente térmico, tienden a congregarse, o a pasar la mayor parte del tiempo, en un intervalo de temperaturas relativamente estrecho. A este comportamiento se le denomina preferencia térmica. Se ha encontrado que la preferencia térmica aguda (a corto plazo, usualmente dos horas o menos de permanencia en el gradiente térmico) está fuertemente influenciada por la aclimatación térmica previa (Beitinger, 1977; Reynolds y Casterlin, 1979; Jobling, 1984).

Desde un punto de vista ecológico y evolutivo, el conocimiento del crecimiento de las larvas y los juveniles de peces tiene una prioridad muy alta, porque refleja sus estrategias de sobrevivencia y vulnerabilidad fisiológica (Weatherly y Gill, 1983; Torres *et al.* 1996). Las tasas específicas de mortalidad de los peces pelágicos declinan con el aumento del tamaño (Peterson y Wroblewski, 1984), por lo tanto los incrementos rápidos de la talla proveen un refugio contra la depredación. La transformación eficiente del alimento consumido, y asimilado en tejidos, debe estar favorecida por la selección natural. En este sentido, aparentemente las larvas y los juveniles de peces han logrado una máxima eficiencia en la conversión alimenticia, la cual es limitada sólo por el ineludible costo bioquímico de la formación de biomasa (Kjørboe *et al.*, 1987). Sin embargo, el desempeño fisiológico de los peces es afectado por diferentes factores extrínsecos como la luz, la temperatura, el oxígeno, interacciones competitivas y disponibilidad del alimento. También existen los factores intrínsecos como el consumo de alimento, la digestión, el gasto energético y la excreción (Liao y Lucas 2000). Particularmente, cuando los peces se sustraen del medio natural y se quiere mejorar su desempeño en el laboratorio, es de vital

importancia conocer el efecto que tienen diferentes factores fisicoquímicos y biológicos. En este sentido se sabe que de la energía obtenida mediante la ingestión de alimento, una fracción se pierde como desechos en las heces o mediante la excreción nitrogenada, el resto se utiliza en procesos metabólicos o se deposita como nuevo tejido corporal (crecimiento o ganancia energética). El estudio de las tasas de consumo de alimento y de incorporación de energía y las transformaciones que ocurren dentro del organismo son el objeto de estudio de la bionergética, disciplina que provee el esquema fisiológico de trabajo para el análisis de las relaciones entre las tasas de alimentación y crecimiento de los organismos acuáticos y particularmente de los peces sujetos a diferentes condiciones ambientales (Jobling, 1984).

La ecuación del balance energético propuesta por Klekowski y Duncan (1975) integra todos los componentes del gasto de energía en la expresión:

$$C = P + R + U + F + EDE,$$

en donde C es la energía contenida en el alimento consumido. Uno de los factores ambientales que más influyen sobre este parámetro es la temperatura.

P representa el campo de crecimiento y se refiere a la fracción del presupuesto energético que potencialmente se puede diferir a la síntesis de tejido (ya sea somático o reproductivo) y productos de secreción. Dentro del esquema de trabajo biológico que describe la ecuación del balance de energía, el crecimiento se define como un incremento en el contenido de energía en el cuerpo del pez.

El depósito de un gramo de lípidos (38 kJ) conduce a un incremento en masa de un gramo, en cambio un gramo de proteína (24 kJ) conduce al depósito de tres o cuatro gramos de agua. Es por esto que los cambios en peso no siempre reflejan con precisión el crecimiento en términos de ganancia de energía.

R representa la pérdida energética por causa de las demandas metabólicas, que generalmente constituyen una gran proporción del presupuesto energético de un pez.

U, cuando las proteínas son utilizadas como sustrato, las fracciones nitrogenadas de los aminoácidos que permanecen como amoníaco no pueden ser metabolizadas y por lo tanto deben ser excretadas, lo que constituye una pérdida energética para el pez.

EDE (Efecto Dinámico Específico) es el incremento en la tasa metabólica que se registra después de la ingestión de alimento, y que resulta de los costos energéticos para la digestión, absorción y almacenamiento de los nutrientes, la desaminación de los aminoácidos, la síntesis de productos de excreción y para la biosíntesis y depositación de componentes del tejido. Además, posterior a la ingestión de alimento hay un marcado incremento en la actividad motora del tracto gastrointestinal.

Los índices de condición se han convertido en una herramienta complementaria de los estudios de bioenergética, pues a menudo los cambios en el crecimiento o peso de los peces no ocurren hasta después de varias semanas, posteriores a los cambios en las condiciones ambientales, al utilizar un índice de condición tenemos un indicador rápido de la respuesta de los organismos ante tales cambios (Adams y McLean, 1985).

La dinámica del balance de energía en los estadios tempranos de los peces es muy variable y aún no se entiende del todo (Sissenwine, 1984). Los resultados de los estudios de campo y de laboratorio con adultos se han extrapolado a las larvas y a los juveniles, pero se desconoce la magnitud de los efectos ocasionados por la proyección (Post, 1990).

En este trabajo se estudiaron las preferencias térmicas y se midió la distribución de la energía contenida en el alimento en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a diferentes temperaturas a los dos y tres meses de edad.

I.1 Antecedentes

I.1.1 Temperatura preferida

Para fines prácticos, se puede considerar que la temperatura óptima para el crecimiento, es la misma que la preferida por los organismos (Beitinger y Fitzpatrick, 1979) de ahí la importancia de conocer las temperaturas preferidas de los organismos que se cultivan, pues los límites termales para el crecimiento son mucho más restringidos que aquellos requeridos para la sobrevivencia (Jobling, 1984).

Giattina y Garton, (1982) en un amplio estudio de la literatura existente sobre el comportamiento termorregulador en peces mencionan los conceptos unificadores sobre este tipo de trabajos: 1) la temperatura preferida final es una respuesta especie-específica en un gradiente de temperatura, pero puede ser modificada por factores de aclimatización no termales, tales como la edad, disponibilidad de alimento, estación del año o alguna condición patológica. 2) la segmentación del hábitat mediante el comportamiento termorregulador es una forma de segregación de los peces tanto intra como inter-específicamente, de tal manera que se reduce la competencia y el canibalismo. 3) las temperaturas preferidas generalmente reflejan los óptimos térmicos de ciertos procesos biológicos. 4) los peces generalmente evitan los extremos térmicos antes de que estos sean letales siempre y cuando existan temperaturas favorables disponibles.

Coutant *et al.* (1984) estudiaron la temperatura preferida de los juveniles de *Morone saxatilis* en las distintas épocas del año, con organismos aclimatados entre 22 y 24 °C y encontraron que en la primavera y el verano, los organismos prefirieron temperaturas en el intervalo de 24 a 27 °C, y que durante el otoño las temperaturas preferidas declinaron al intervalo de 20 a 25 °C. Hesthagen (1979) además de estudiar la temperatura preferida de

Pomatoschistus minutus investigó las temperaturas de evitación y menciona que la aclimatación no influyó en la temperatura de evitación inferior, por otro lado, la temperatura de evitación superior y la temperatura preferida, variaron dependiendo de la temperatura de aclimatación. Casterlin y Reynolds (1980) trabajaron con el pez marino tropical, *Canthigaster jactator* y encontraron que el comportamiento termorregulador de esta especie es de un alto grado de precisión y concluyen que tiene una capacidad termorreguladora similar a la que presentan los peces dulceacuícolas de zonas templadas.

I.1.2 Balance de energía

El estudio de la bioenergética puede dar respuesta a distintos problemas en la acuicultura, ya sea marina o dulceacuícola. Además, para el manejo de poblaciones silvestres de peces, puede proveer información importante sobre la producción y biomasa disponible, cuando se comparan diferentes métodos de explotación (Lucas, 1996). Mediante el uso de modelos bioenergéticos, se han podido estimar los efectos de factores abióticos (como temperatura, fotoperiodo, oxígeno disuelto y amonio) y factores bióticos (tamaño de los peces, densidad de cultivo, disponibilidad de presas y la regeneración de nutrientes) sobre la producción y crecimiento de los peces (Robel y Fisher, 1999).

Huuskonen *et al.* (1998) aplicaron un modelo bioenergético a las larvas y a los juveniles de *Coregonus lavaretus* registrando el consumo de alimento bajo condiciones experimentales para estimar la correspondencia entre la información derivada de predicciones hechas con modelos de consumo de alimento y el crecimiento observado. Liao y Lucas (2000) estudiaron las razones de crecimiento, amplitud metabólica y la

influencia de la temperatura y la dieta sobre el metabolismo de *Anarhichas lupus*, especie que habita aguas frías (-1.3 a 11 °C) pero de crecimiento relativamente rápido.

Además de la influencia de la temperatura, Chipps *et al.* (2000) discuten el efecto de las estaciones del año sobre el balance de energía en los organismos y concluyen que puede existir un mecanismo fisiológico adaptativo que les permite medir el tiempo, ya que en el medio natural, la temperatura y la disponibilidad de alimento pueden variar en forma predecible dependiendo de la época del año.

Paralichthys brasiliensis, es un sciaenidae de importancia comercial y ecológica de las costas de Brasil, el cual fue estudiado por Phan *et al.* (1993), quienes reportan su estudio bioenergético y resaltan que el metabolismo de rutina y la excreción amoniacal varían en función de la temperatura, con una mayor influencia de ésta sobre los organismos de mayor tamaño. Mediante el uso de un modelo bioenergético los autores calcularon el aumento en el costo del metabolismo de rutina al aumentar la temperatura de 20 a 25 °C siendo éste de 55 % para peces de 10 g y de un 70 % para peces de 100g.

Como consecuencia de sus elevadas tasas metabólicas, los peces pequeños son más sensibles a las variaciones ambientales y a la disponibilidad del alimento. Particularmente, las tasas de consumo y de crecimiento de los peces pequeños dependen en mayor grado de la variación de la temperatura que las tasas observadas en los peces de mayor tamaño (Post, 1990). El crecimiento es un proceso que demanda energía y abarca una gran porción del total del gasto energético (Wieser, 1994) por lo tanto este proceso debe optimizarse en el cultivo de organismos (Conceição *et al.* 1998).

I.1.3 Índices de condición

A la fecha se han utilizado diferentes índices para evaluar la condición o el bienestar de los peces, entre los que destacan el factor de condición relativa (Le Cren, 1951), peso relativo (Wege y Anderson, 1978), el índice hepatosomático (Heidinger y Crawford, 1977; Delahunty y de Vlaming, 1980) y el viscerosomático (Delahunty y de Vlaming, 1980).

I. OBJETIVOS

II.1 Objetivo general

Caracterizar las preferencias térmicas y medir la distribución de la energía de juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a diferentes temperaturas durante los primeros meses de vida.

II.2 Objetivos específicos

Conocer, en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* de dos y tres meses de edad, aclimatados a diferentes temperaturas:

- La temperatura preferida y el efecto de la temperatura de aclimatación sobre la preferencia térmica.
- Las temperaturas de evitación superior e inferior.
- El destino de la distribución de la energía contenida en el alimento consumido en los componentes del presupuesto de energía en los organismos aclimatados a diferentes condiciones térmicas.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Los organismos utilizados en este estudio se obtuvieron de reproductores provenientes del medio natural, que desovaron en la Unidad de Biotecnología en Piscicultura, (UBP) de la Universidad Autónoma de Baja California, (UABC). Cuando los juveniles fueron trasladados al Laboratorio de Ecofisiología del Departamento de Acuicultura del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, (CICESE), tenían un mes de vida, pesaban en promedio $0.92 \pm (0.37)$ g y median en promedio $4.52 \pm (0.62)$ cm. En el Laboratorio de Ecofisiología se acondicionaron en ocho estanques de 200 l de capacidad, con 35 organismos distribuidos al azar en cada uno ($n = 280$) y se mantuvieron en condiciones de cultivo similares a las que tenían en la UBP: alimentación a saciedad, temperatura del agua a 24°C , salinidad de 35 ‰, recambio de agua del 400 % diario y una saturación de oxígeno no mayor a 2 mg/l. Para lograr este nivel de saturación de gases se construyó un sistema degasificador de agua (Fig. 1), de tal manera que los organismos juveniles pudieran desarrollar adecuadamente su vejiga gaseosa. El fotoperiodo fue de 12 horas luz 12 oscuridad con un tiempo de transición de 30 minutos entre ambos periodos.

III.1 Aclimatación térmica

En el proceso de producción de la UBP los juveniles de *Totoaba macdonaldi* permanecen hasta que cumplen los tres o cuatro meses de edad, para luego ser liberados en el Golfo de California, de ahí el interés en conocer su comportamiento termorregulador y sus óptimos térmicos a través del tiempo. Con ese fin, los

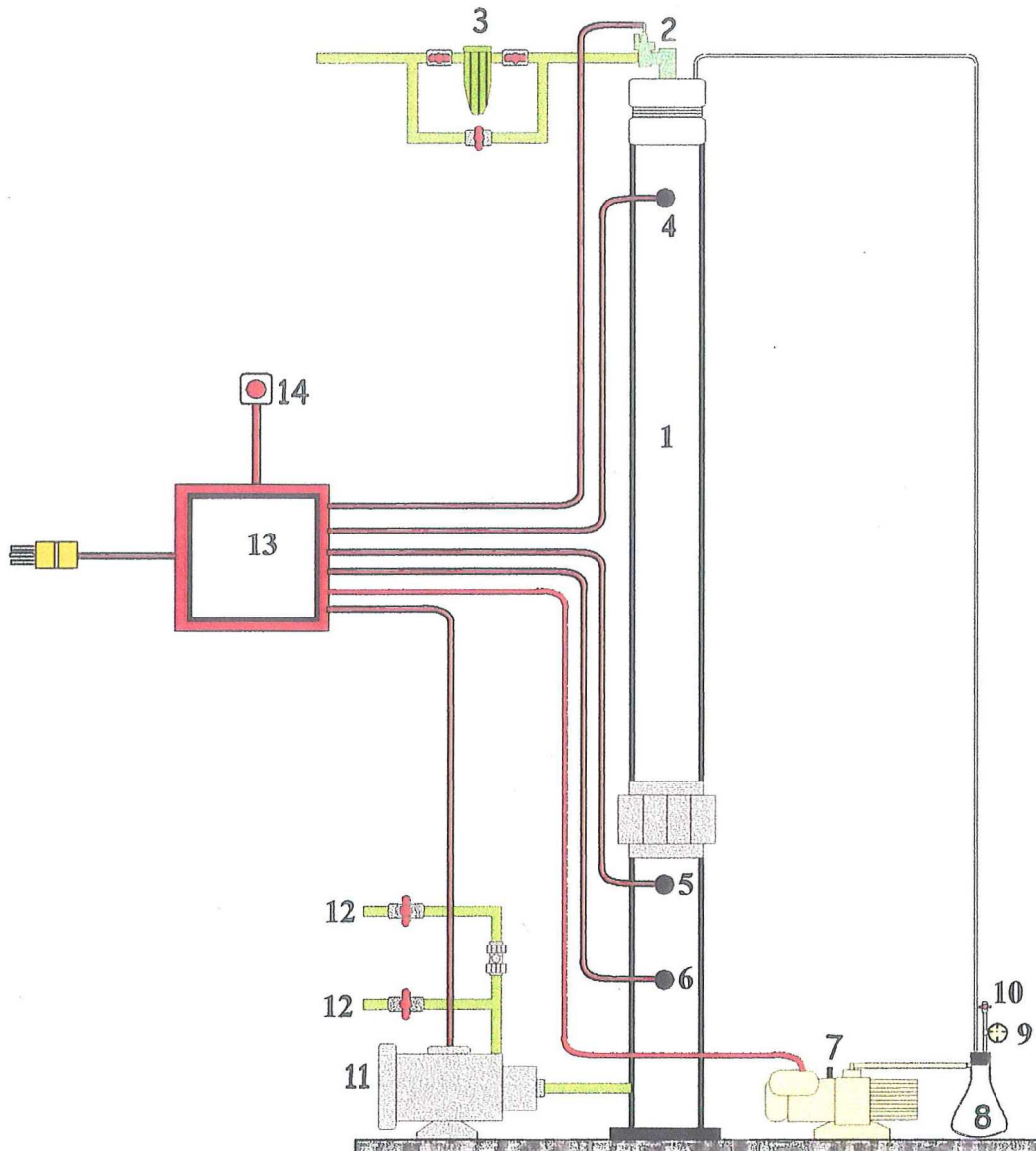


Figura 1.- Sistema degasificador de agua. 1) Cámara de extracción de gases, 2) Válvula solenoide, 3) Filtro, 4, 5 y 6) Sensores de nivel, 7) Bomba de vacío, 8) Matraz kitasato, 9) Manómetro, 10) Regulación de vacío, 11) Motobomba, 12) Salida agua degasificada, 13) Centro de control eléctrico, 14) Alarma.

experimentos se realizaron a los dos y tres meses de edad, con organismos que fueron aclimatados durante 30 y 60 días a 20, 24, 28 y 32 °C.

Las temperaturas de experimentación se ajustaron en los estanques de aclimatación, a una tasa de 1 °C por día.

III.2 Temperatura preferida

Para estudiar la preferencia térmica, los organismos se expusieron a un gradiente térmico horizontal, construido en un canal de acrílico de tres metros de longitud por 0.25 m de ancho, con 15 cámaras virtuales (figura 2). Para lograr el incremento continuo de temperatura entre las cámaras, el agua se enfrió en uno de sus extremos, con un intercambiador de calor NESLAB HX100 y en el otro se calentó con dos resistencias de titanio de 1000 watts cada una. Para evitar la estratificación térmica de la columna de agua, se utilizó un sistema de aireación a lo largo del canal. Por lo general el intervalo de temperaturas del gradiente fue de 20 °C, y sus valores extremos dependieron de la temperatura de aclimatación porque siempre se procuró que ésta fuera el valor central del gradiente.

Las mediciones se realizaron por triplicado y para hacer esto se colocaron 10 organismos a la vez dentro del canal y en la cámara que correspondiera a la temperatura de aclimatación. Considerando que en las horas previas a su alimentación los organismos siempre estaban sumamente activos, se decidió alimentarlos dos horas antes de realizar las mediciones para reducir la conducta hiperactiva relacionada con la búsqueda de alimento. Inicialmente, al introducir los organismos al gradiente, se restringía su espacio dentro del canal, confinándolos a las cámaras que tenían la temperatura de aclimatación,

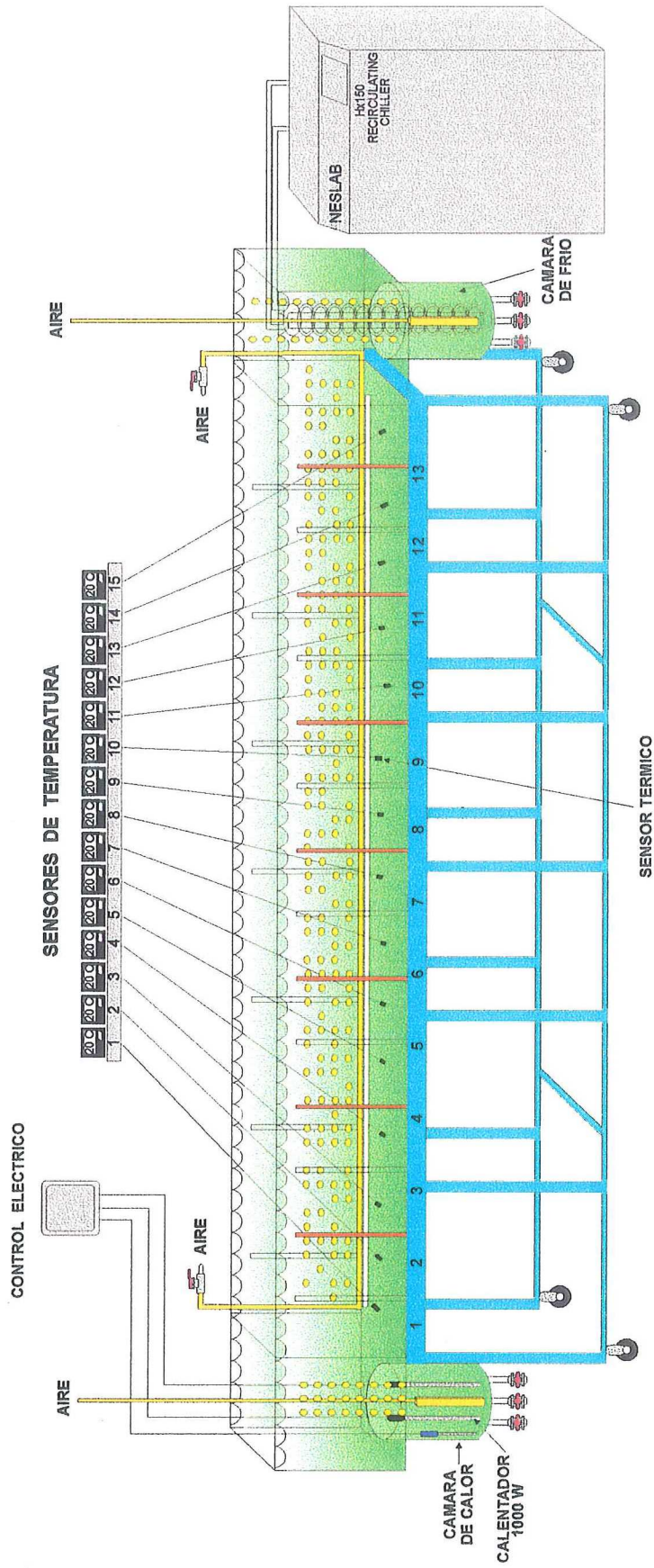


Figura 2.- GRADIENTE TÉRMICO.

para que en caso de perder el sentido de orientación por la manipulación, no quedaran atrapados en las temperaturas extremas. Paulatinamente se iba aumentando el área de acceso, hasta dejarlos completamente libres en todo el canal. El registro de las mediciones se realizó una hora después de haberlos introducido al canal, tiempo suficiente para eliminar el estrés causado por la transferencia desde los estanques de aclimatación. Las observaciones se realizaron cada diez minutos durante una hora, registrando la temperatura y el número de organismos presentes en cada cámara.

Las temperaturas de evitación se calcularon con base a la distribución de frecuencias relativas (%) de los peces en las distintas temperaturas del gradiente y el promedio de las temperaturas en cada cámara. Los límites se definieron como aquellas temperaturas que fueron frecuentadas arriba del 2.5 % de la distribución. La práctica de descartar el 5 % del total de las observaciones tiene la finalidad de evitar establecer criterios con base a observaciones extremas o poco usuales (Kellogg y Gift, 1983).

Cuando los organismos cumplieron tres meses de edad (60 días de aclimatación) nuevamente se llevaron a cabo las mediciones de preferencia térmica, siguiendo la metodología descrita anteriormente.

III.3 Balance de energía

Al mismo tiempo que se aclimataron los organismos a cuatro diferentes temperaturas para medir su preferencia térmica, también se les aclimató para medir el efecto de la temperatura sobre el balance energético.

La primera medición de cada uno de los parámetros de la ecuación del balance energético (C, R, F, U, EDE) se llevó a cabo después de 30 días de aclimatación a cada

una de las temperaturas (20, 24, 28 y 32 °C). Para medir el consumo de alimento (C), cada grupo de organismos fue alimentado con una ración excedente de alimento, dos veces al día, el cual permaneció disponible por 40 minutos. Pasado este tiempo, el alimento no consumido se recolectó mediante un sifón y se retuvo en una malla de 140 micras. El valor de C se obtuvo de la diferencia entre el alimento proporcionado y el remanente, medido en peso seco.

La recolección de las heces (F) se realizó durante las siguientes horas y antes de la siguiente ración alimenticia. El material recolectado se lavó con una solución de formiato de amonio al cinco por ciento para eliminar las sales presentes en el agua de mar y posteriormente se secó hasta obtener el peso constante en una estufa Precision modelo 28 a 55 °C durante 24 h.

El consumo de oxígeno (R), la excreción nitrogenada (U), y el efecto dinámico específico (EDE) se midieron en un respirómetro semiabierto con recirculación de agua (Fig. 3). Para esto, los organismos fueron colocados individualmente en cámaras respirométricas de 2,800 ml, en un baño termorregulado a la temperatura de aclimatación. El respirómetro contaba con 15 cámaras, dos de ellas fueron utilizadas como control para cuantificar el consumo de oxígeno de los microorganismos presentes en el agua de mar, en las otras 13 cámaras se colocaron los organismos. El consumo de oxígeno (R) se calculó como la diferencia entre el oxígeno disuelto inicial y final. Para eliminar el efecto del estrés producido por la manipulación de los organismos, estos permanecieron en las cámaras con agua recirculada por dos horas, antes de llevar a cabo cualquier medición (Fig. 4). Transcurrido ese tiempo, se midió la concentración inicial de oxígeno disuelto en cada cámara. Para evitar variaciones en la medición del contenido de oxígeno, la muestra

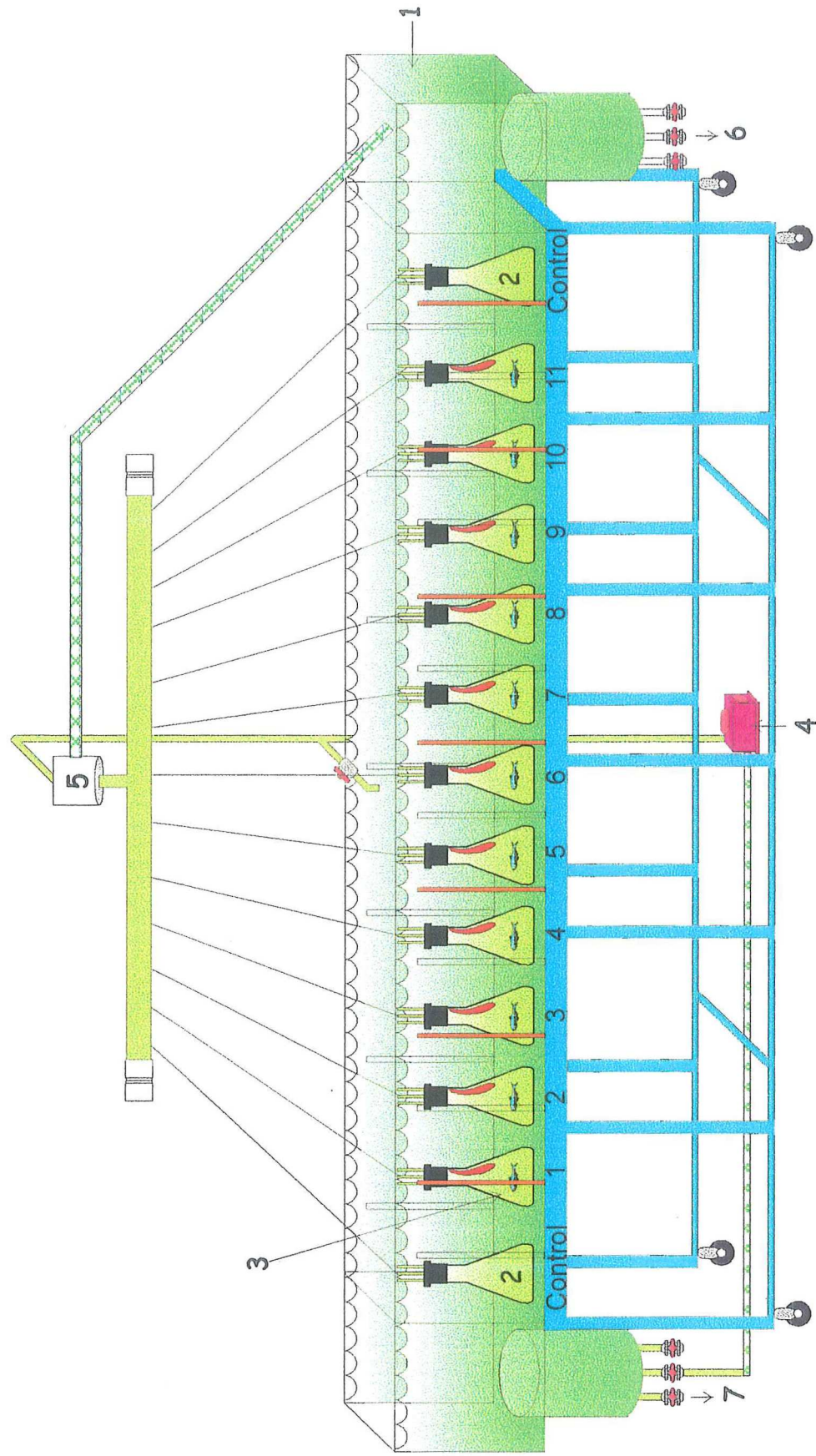


Figura 3.- Sistema de cámaras respirométricas. 1) Baño termorregulado, 2) Cámaras control, 3) Cámara respirométrica, 4) Motobomba
5) Recirculación de agua, 6 y 7) Desagüe.

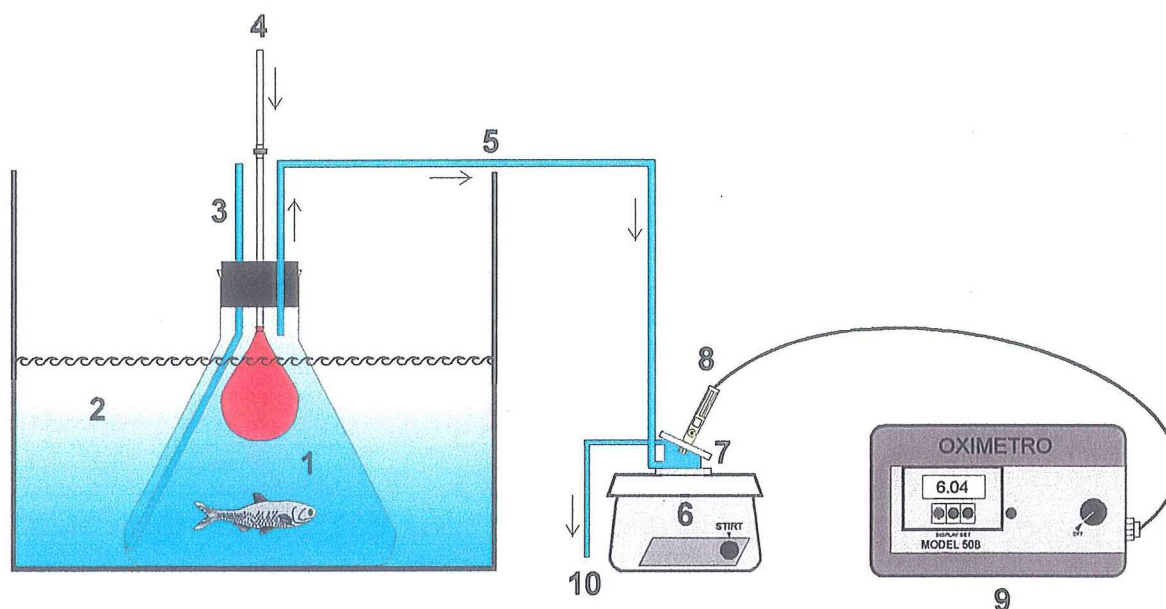


Figura 4.- Dispositivo para la medición del consumo de oxígeno. 1) Cámara respirométrica, 2) Baño termorregulado, 3) Recambio de agua (sistema abierto), 4) Inyección de agua para desplazar la muestra, 5) Conducto para muestra desplazada, 6) Plancha de agitación, 7) Cámara de medición, 8) Electrodo polarográfico, 9) Oxímetro, 10) Desagüe.

se transfirió a un dispositivo cerrado donde la concentración de oxígeno se midió con un oxímetro YSI (modelo 57), provisto de un sensor polarográfico. Posteriormente las cámaras se cerraron durante 30 a 60 minutos, dependiendo de la temperatura de aclimatación y del tamaño del organismo, evitando que la concentración de oxígeno dentro de la cámara llegara a 4 mg/l. Una vez transcurrido este periodo se tomó una muestra para medir la concentración final de oxígeno.

Para estimar el efecto dinámico específico (EDE) se calculó la diferencia entre el consumo de oxígeno de los organismos recién alimentados y el consumo de oxígeno de los organismos que habían permanecido 24 h sin alimentar. Nuevamente el procedimiento consistió en tomar una muestra inicial de agua y una final para medir la concentración de oxígeno y por diferencia obtener el consumo para cada uno de los organismos.

La medición de la excreción nitrogenada se realizó simultáneamente con las del consumo de oxígeno, utilizando el método del salicilato y un espectrofotómetro HACH. Una vez que los organismos estaban dentro de las cámaras respirométricas, se tomó un volumen inicial de agua para medir el contenido de amonio. Posteriormente las cámaras se cerraron durante un periodo de 30 a 60 minutos dependiendo de la temperatura de experimentación y el tamaño de los organismos, transcurrido este tiempo se tomó una segunda muestra de agua para realizar la medición final de amonio. El valor de la excreción nitrogenada se calculó como la diferencia entre la concentración final y la inicial.

El campo de crecimiento (P) se calculó por diferencia con:

$$P = C - (R + F + U + EDE)$$

Una vez que se contó con el valor del resto de los parámetros de la ecuación del balance de energía.

Una vez que los experimentos finalizaban los organismos se sacaban de las cámaras respirométricas y se medían la longitud total, el peso húmedo y el seco, para registrar el crecimiento en longitud y masa y además cuantificar el contenido calórico y de humedad. Para cuantificar el contenido de cenizas se utilizó una mufla Blue M 2000, se colocó un gramo de muestra en crisoles a peso constante por ocho horas a 500 °C.

El contenido calórico del pez completo, el hepatopáncreas, las vísceras, el alimento y las heces se midió en un calorímetro semimicro Parr 1425, calibrado con ácido benzoico. Se utilizaron comprimidos de 0.02 a 0.2 g dependiendo de la disponibilidad de la muestra.

Nuevamente, al cumplir tres meses de edad y haber permanecido en las temperaturas de aclimatación durante otros 30 días, se realizaron las mediciones de los parámetros del balance de energía, utilizando la misma metodología que se aplicó a los dos meses de edad.

III.4 Eficiencias

Los parámetros básicos del balance energético (C, P y R), pueden relacionarse entre sí en relaciones adimensionales o porcentajes usualmente llamados eficiencias (Klekowski y Duncan, 1975). En este trabajo se calculó la eficiencia de absorción mediante la relación:

$$EA = 100(C - F)/C$$

La energía asimilada o digerible (EA) representa la diferencia entre la energía del alimento y la de las heces. La energía del alimento digerido se expresa como un porcentaje de la ingerida y frecuentemente se designa como absorción (Jobling, 1984). La eficiencia de absorción, también conocida como eficiencia digestiva o digestibilidad de los nutrientes, es una medida de la energía del alimento, o de los nutrientes absorbidos por los peces.

- La razón de crecimiento absoluto (RCA) se calculó con la fórmula:

$$RCA = (W_2 - W_1)/(T_2 - T_1) \quad (\text{Jobling, 1984})$$

En donde W_2 es el peso seco de los organismos a los tres meses de edad, W_1 es el peso seco que tienen los organismos a los dos meses de edad, T_2 es el tiempo final (30 días) y T_1 es el tiempo inicial o tiempo cero.

- La eficiencia de crecimiento bruta (K_1) y la eficiencia de crecimiento neta (K_2) se calcularon con las fórmulas:

$$K_1 = P/C(100)$$

$$K_2 = P/A(100)$$

Donde P es el campo de crecimiento, C es el consumo de alimento y A es la asimilación.

III.5 Índices de condición

Para estimar los índices de condición, los organismos fueron disectados para extraerles por separado el hepatopáncreas y el resto de las vísceras, se pesaron en húmedo y se llevaron a peso seco.

Tanto el índice hepatosomático como el índice viscerosomático se calcularon a los dos y tres meses de edad, dividiendo los pesos respectivos de cada uno de estos órganos entre el peso total del cuerpo.

IV. RESULTADOS

IV.1 Temperatura preferida

Una vez que los organismos cumplieron los primeros 30 días de aclimatación a las cuatro temperaturas de experimentación (20, 24, 28 y 32 °C) se procedió a realizar los experimentos de preferencia térmica aguda. La temperatura preferida se vio influenciada por la temperatura de aclimatación, porque los organismos aclimatados a 20 y 24 °C prefirieron temperaturas mayores en comparación a las temperaturas preferidas por los organismos aclimatados a 28 y 32 °C que prefirieron temperaturas menores a las de aclimatación.

Al comparar los resultados de la temperatura preferida entre los cuatro tratamientos se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) excepto entre las temperaturas preferidas de los organismos aclimatados a 24 y 32 °C.

La temperatura preferida de los organismos aclimatados a 20 °C fue 24.6 °C. Los organismos aclimatados a 24 °C prefirieron una temperatura de 26.7 °C, en el caso de aquellos aclimatados a 28 °C, prefirieron una temperatura menor a la de aclimatación, esta fue de 25.9 °C, así mismo los organismos aclimatados a 32 °C también prefirieron una temperatura menor, de 27.0 °C. La temperatura preferida final a los dos meses de edad fue de 26.3 °C (Fig. 5).

Las temperaturas de evitación inferior y superior también se vieron influenciadas por el historial térmico de los organismos, los aclimatados a 20 °C registraron los menores valores de estos parámetros, 18.9 y 29.6 °C respectivamente.

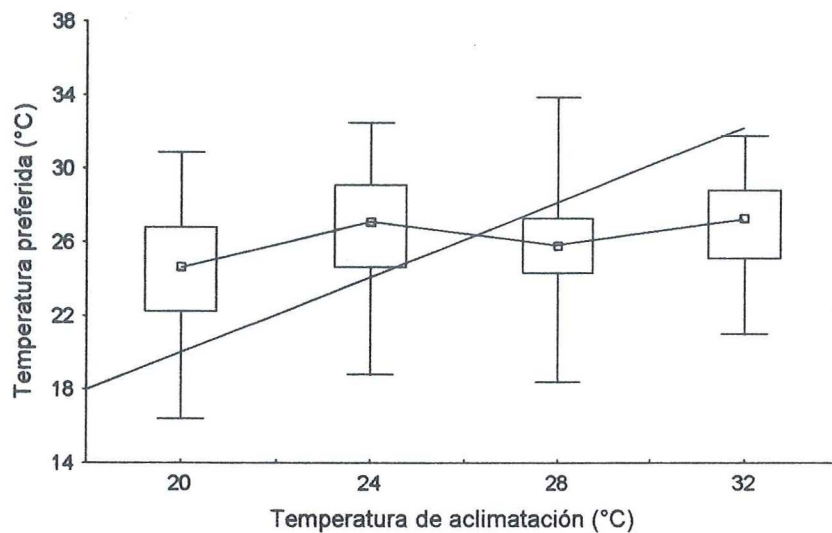


Figura 5.- Temperatura preferida de *Totoaba macdonaldi* a los dos meses de edad, aclimatada a cuatro temperaturas. Las líneas horizontales indican el máximo y el mínimo, las cajas representan el 50 % de los datos y el rectángulo la mediana.

En las temperaturas de experimentación intermedias (24 y 28 °C) las temperaturas de evitación inferior fueron 20.9 y 20.3 °C respectivamente, la temperatura de evitación superior fue de 31.5 °C para los organismos aclimatados a 24 °C y para los organismos aclimatados a 28 °C fue 32.3 °C. Para los organismos aclimatados a 32 °C la temperatura de evitación inferior fue la más alta (22.5 °C) en comparación al resto de los tratamientos, la temperatura de evitación superior fue de 30.6 °C, valor menor al registrado tanto a los 24 como a los 28 °C (Tabla I).

Los intervalos de evitación también muestran la influencia de la temperatura de aclimatación; en el caso de los organismos aclimatados a 20 °C su intervalo de evitación fue de 10.7 °C, el intervalo de evitación de los organismos aclimatados a 24 °C fue de 10.6 °C; los organismos aclimatados a 28 °C presentaron el mayor intervalo de evitación que fue de 12 °C; el menor intervalo, de 8.1 °C lo presentaron los organismos aclimatados a 32 °C, (Tabla I).

A los tres meses de edad (60 días de aclimatación), en todos los tratamientos, los organismos prefirieron temperaturas menores que las elegidas a los dos meses de edad. La temperatura preferida por los organismos aclimatados a 20 °C fue de 22.5 °C, para los organismos aclimatados a 24 °C la temperatura preferida fue de 25.9 °C. Los organismos aclimatados a 28 °C prefirieron una temperatura de 24 °C, nuevamente, como en el caso de los organismos de dos meses de edad (30 días de aclimatación a 28 °C), prefirieron temperaturas inferiores a las de aclimatación, hecho que se repite con la temperatura preferida por los organismos aclimatados a 32 °C que fue de 26.3 °C. La temperatura preferida final a los tres meses de edad fue 25.2 °C (Fig. 6).

Tabla I.- Temperaturas de evitación inferior y superior de juveniles de *Totoaba macdonaldi* de dos meses de edad. Aclimatados a distintas temperaturas.

Temperatura de aclimatación (°C)	Temperatura de evitación inferior (°C)	Temperatura de evitación superior (°C)	Intervalo de evitación (°C)
20	18.9	29.6	10.7
24	20.9	31.5	10.6
28	20.3	32.3	12.0
32	22.5	30.6	8.1

Tabla II.- Temperaturas de evitación inferior y superior de juveniles de *Totoaba macdonaldi* de tres meses de edad. Aclimatados a distintas temperaturas.

Temperatura de aclimatación (°C)	Temperatura de evitación inferior (°C)	Temperatura de evitación superior (°C)	Intervalo de evitación (°C)
20	17.8	27.5	9.7
24	18.3	33.2	14.9
28	19.0	32.1	13.1
32	19.9	30.3	10.4

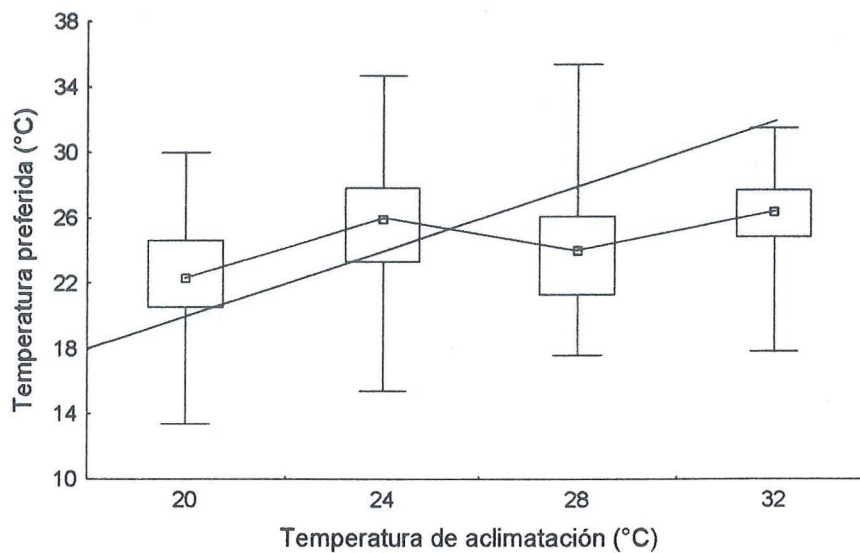


Figura 6.- Temperatura preferida de *Totoaba macdonaldi* a los tres meses de edad, aclimatada a cuatro temperaturas. Las líneas horizontales indican el máximo y el mínimo, las cajas representan el 50 % de los datos y el rectángulo la mediana.

Al comparar los datos de las temperaturas preferidas a los tres meses de edad, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) excepto entre las temperaturas preferidas por los organismos aclimatados a 24 y 32 °C, hecho que coincide con lo encontrado en los organismos de dos meses de edad.

A los 60 días de aclimatación, los organismos ampliaron sus intervalos de evitación. Nuevamente, como en el caso de los organismos de dos meses de edad, el historial térmico de cada tratamiento se sigue reflejando en las respuestas de los organismos (Fig. 6)

Los organismos aclimatados a 20 °C aumentaron su temperatura de evitación inferior hasta los 17.8 °C, la temperatura de evitación superior fue de 27.5 °C, la menor con respecto al resto de los tratamientos a los tres meses de edad. Los organismos aclimatados a 24 °C registraron una temperatura de evitación inferior de 18.3 °C y una temperatura de evitación superior de 33.2 °C. Las temperaturas de evitación tanto inferior como superior de los organismos aclimatados a 28 °C fueron 19 y 32.1 °C. Los organismos aclimatados a 32 °C evitaron temperaturas inferiores a 19.9 °C y mayores a 30.3 °C. Nuevamente la temperatura de evitación inferior de los organismos aclimatados a 32 °C fue la más elevada en comparación con el resto de los tratamientos. Asimismo la temperatura de evitación superior de estos organismos fue menor a la registrada por los organismos aclimatados tanto a 24 como a 28 °C (Tabla II).

Al comparar las temperaturas preferidas entre los organismos de dos y tres meses de edad se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$).

Al graficar cada una de las temperaturas de respuesta a las distintas temperaturas de aclimatación se diferencian las temperaturas preferidas y las de evitación tanto a los dos

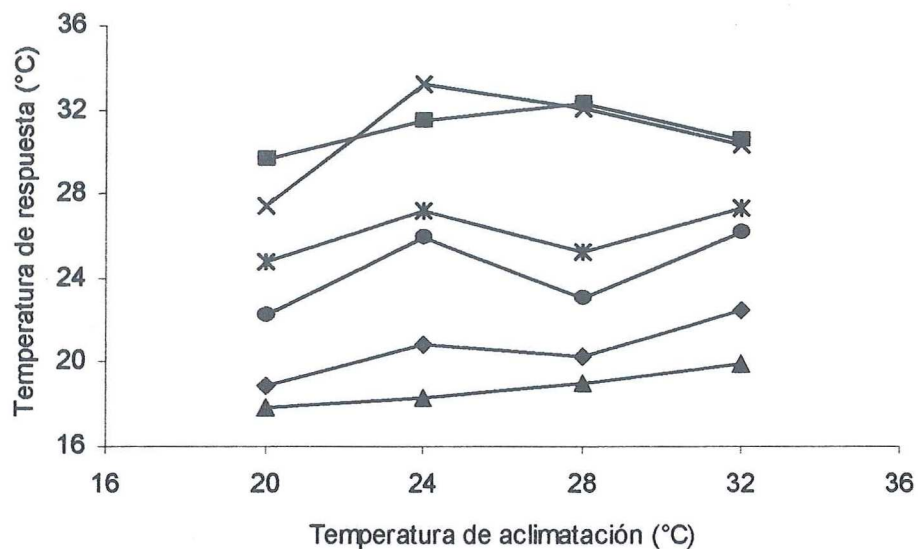


Figura 7.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la temperatura preferida de juveniles de *Totoaba macdonaldi* a los dos (*) y tres (●) meses de edad; sobre las temperaturas de evitación inferior a los dos (♦) y tres (▲) meses de edad y sobre las temperaturas de evitación superior a los dos (x) y tres (■) meses de edad.

como a los tres meses de edad, y se resume en forma global el comportamiento termorregulador de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* (Fig. 7)

IV.2 Balance de energía

En ambas edades (dos y tres meses) variaron cada uno de los parámetros de la ecuación del balance de energía dependiendo de la temperatura de aclimatación. Los valores más altos de consumo de alimento (C) y de producción o campo de crecimiento (P) ocurrieron en los organismos de dos meses de edad. Los valores correspondientes a respiración (R) fueron mayores a los tres meses de edad. No se reportan los valores de excreción amoniacal (U) porque no fue posible medirlos adecuadamente. La producción de heces (F) fue mayor a los dos meses de edad. El efecto dinámico específico (EDE) varió entre temperaturas y de una edad a otra (Tabla III).

Los patrones de consumo de alimento (C) variaron dependiendo de la temperatura de aclimatación. En las temperaturas de experimentación extremas, esto es, 20 y 32 °C, se registraron los consumos más bajos, en tanto que a los 24 y 28 °C se registraron los consumos más altos. A los dos meses de edad, (30 días de aclimatación) el consumo mayor se registró en los organismos aclimatados a 24 °C (57.4 kJ/g), el consumo menor se dio a los 20 °C (43.8 kJ/g). Con relación a los tres meses de edad, (60 días de aclimatación) el mayor consumo se dio en los organismos aclimatados a 28 °C (34.9 kJ/g) y el menor se dio a los 32 °C (28.2 kJ/g) (Fig. 8).

El consumo relativo de alimento (ingestión de alimento por gramo de peso corporal) decrece conforme los organismos crecen (Fig. 8).

Tabla III.- Balance de energía de *Totoaba macdonaldi* de dos (II) y tres (III) meses de edad, aclimatada a distintas temperaturas en J/h/g.

Balance de Energía						
Condición	Consumo	Producción	Metabolismo	Excreción	Heces	EDE
20 II	43.84	30.68	8.16	N.D.	3.46	1.54
24 II	57.49	44.75	6.03	N.D.	2.62	4.10
28 II	46.48	35.75	5.23	N.D.	1.62	3.88
32 II	44.31	34.02	7.14	N.D.	2.04	1.11
20 III	29.17	17.12	8.25	N.D.	1.26	2.53
24 III	32.66	21.50	8.97	N.D.	0.66	1.54
28 III	34.98	22.13	9.40	N.D.	0.89	2.57
32 III	28.24	18.20	8.36	N.D.	0.77	0.90

EDE = Efecto dinámico específico.

N.D. = No determinado

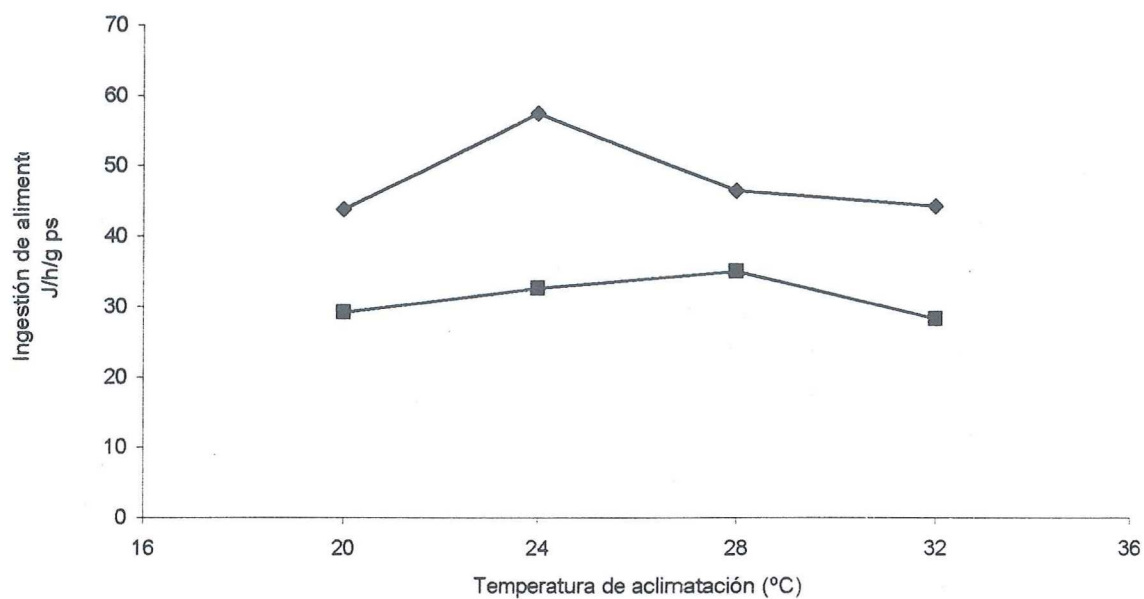


Figura 8.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre las tasas de ingestión de alimento de *Totoaba macdonaldi* expresadas en unidades de energía por unidad de masa para los dos (◆) y tres (■) meses de edad.

El contenido de energía (P) de los organismos disminuye con respecto al incremento en la temperatura de aclimatación para cada una de las edades (Fig. 9). A los dos meses de edad las diferencias entre las temperaturas extremas (20 y 32 °C), fueron más evidentes, el mayor contenido de energía se midió en los organismos aclimatados a 20 °C con un total de 22.1 kJ/g; los organismos aclimatados a 32 °C tuvieron un menor contenido de energía, con un total de 20.2 kJ/g. Para los organismos aclimatados a 24 y 28 °C los valores fueron muy similares entre sí e intermedios con relación a los obtenidos para los organismos aclimatados a 20 y 32 °C. Cuando los organismos cumplieron tres meses de edad, las diferencias en el contenido energético entre tratamientos fueron menores. Sin embargo, al comparar los tratamientos, los organismos aclimatados a 20 °C, nuevamente tuvieron el mayor contenido energético (21.7 kJ/g). Los valores de los organismos aclimatados a 24 y 32 °C son muy similares entre sí, los organismos aclimatados a 28 °C, tuvieron el menor contenido calórico (21.0 kJ/ g). En los organismos aclimatados a 32 °C el contenido de energía también fue superior al registrado para la misma condición a los dos meses de edad.

Las diferencias más evidentes del crecimiento en masa de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* entre los dos y tres meses de edad para las diferentes temperaturas de aclimatación se registran a los tres meses de edad. El mayor crecimiento lo tuvieron los organismos aclimatados a 32 °C. Tanto los organismos aclimatados a 28 como a 24 °C presentaron crecimientos similares entre sí, pero ligeramente menores al crecimiento que tuvieron los organismos aclimatados a 32 °C. El crecimiento menor sucedió en los organismos aclimatados a 20 °C (Figura 10).

Al expresar el crecimiento de los organismos en centímetros, esto es, el incremento en talla (longitud total) el comportamiento es muy similar al descrito para el crecimiento en

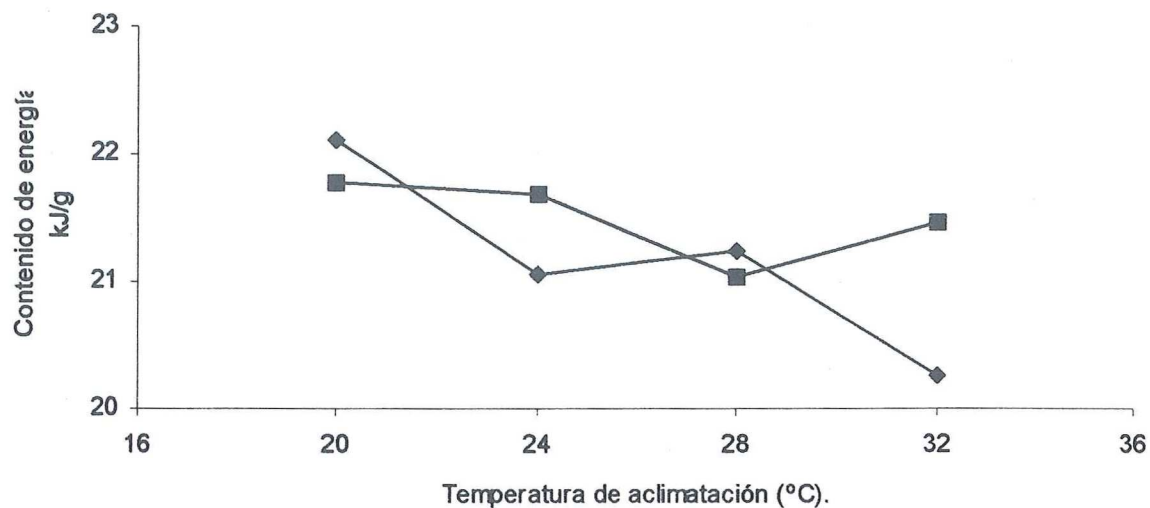


Figura. 9.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el contenido de energía de *Totoaba macdonaldi* expresado en kJ/g los dos (♦) y tres (■) meses de edad.

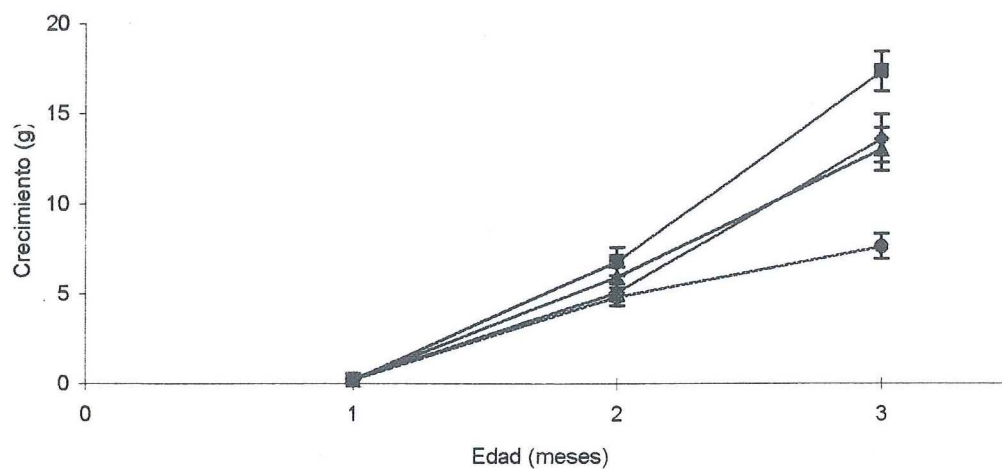


Figura 10.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el crecimiento (peso seco) de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a 20 (●), 24 (◆), 28 (▲) y 32 (■) °C, a los dos y tres meses de edad.

masa, los organismos que alcanzaron las tallas mayores fueron aquellos aclimatados a 32 °C, los organismos aclimatados a 28 y 24 °C presentaron crecimientos menores a los presentados por los organismos aclimatados a 32 °C y muy similares entre sí. El menor crecimiento lo tuvieron los organismos aclimatados a 20 °C (Figura 11).

Los valores del metabolismo (R) variaron de una edad a otra. A los dos meses se presentaron los menores y se diferenciaron dependiendo de la temperatura de aclimatación, en las temperaturas extremas se registraron valores de 8.16 y 7.14 J/h/g a los 20 y 32 °C respectivamente, en cambio, en las temperaturas intermedias, los valores fueron de 6.03 y 5.23 J/h/g a los 24 y 28 °C respectivamente. A los tres meses de edad los valores fueron más altos y similares entre sí. Los valores mayores se presentaron en las temperaturas de aclimatación intermedias, 8.97 y 9.40 J/h/g a los 24 y 28 °C respectivamente. (Tabla III).

La producción de heces (F) fue mayor a los dos meses de edad. Al comparar el efecto de la temperatura; se observó que el más alto valor se obtuvo a los 20 °C, esto es 3.4 J/h/g, el menor valor correspondió a los 28 °C con 1.6 J/h/g. En los registros obtenidos a los tres meses de edad, nuevamente el mayor valor correspondió a los 20 °C con 1.2 J/h/g, el menor valor se registró a los 24 °C con 0.6 J/h/g (Tabla III).

Los valores correspondientes al efecto dinámico específico (EDE) variaron tanto entre temperaturas como entre edades. Los valores más altos a los dos meses de edad correspondieron a las temperaturas intermedias, esto es, 24 y 28 °C con valores de 4.10 y 3.88 J/h/g respectivamente. A los tres meses de edad los valores más altos correspondieron a los 20 y 28 °C con 2.53 y 2.57 J/h/g.

Para apreciar de una forma más clara cómo fue derivada la energía a cada uno de los procesos fisiológicos, se calcularon los porcentajes correspondientes de cada uno de los

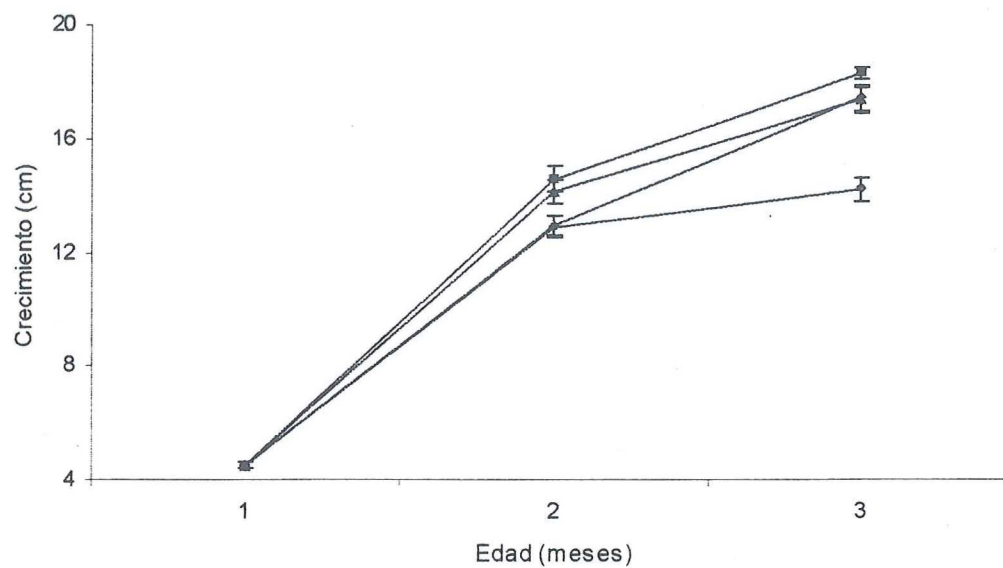


Figura 11.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el crecimiento de *Totoaba macdonaldi* aclimatada a 20 (●), 24 (◆) 28 (▲) y 32 (■) °C a los dos y tres meses de edad.

parámetros de la ecuación, tomando como el 100 % de la energía al consumo de alimento (Tabla IV).

En ambas edades, el mayor porcentaje de producción de heces, ocurrió a los 20 °C, 7.88 y 4.33 % respectivamente.

La mejor asimilación del alimento ($C - F$) a los dos meses de edad, se dio en los organismos aclimatados a 28 °C con un 96.51 %, a los tres meses de edad, la mejor asimilación se dio a los 24 °C con un 97.99 %. En ambas edades, las más bajas asimilaciones se dieron en los organismos aclimatados a los 20 °C con porcentajes del 92.11 y 95.67 respectivamente.

El porcentaje de la energía derivada al efecto dinámico específico, a los dos meses de edad, representó un 7.12 y un 8.35 % a los 24 y 28 °C. A los tres meses, los porcentajes más altos se presentaron a los 20 y 28 °C con valores de 8.68 y 7.34 % respectivamente.

Los requerimientos de energía para el metabolismo (R) fueron menores a los dos meses de edad; y en ambos casos (dos y tres meses) los organismos aclimatados a 20 y 32 °C presentaron los mayores porcentajes, 18.61 y 16.12 % a los dos meses y 28.30 y 29.62 % a los tres meses respectivamente. En ambas edades los menores requerimientos energéticos se dieron en los organismos aclimatados a 24 y 28 °C; 10.48 y 11.25 % a los dos meses de edad y 27.47 y 26.86 % a los tres meses.

Los porcentajes de energía neta o fisiológicamente útil ($((C - (F + U + EDE)))$) en ambas edades fueron mayores a los 32 °C con un 92.90 % a los dos meses y un 94.08 % a los tres meses.

Los valores derivados al campo de crecimiento (P) en ambas edades fueron mayores a los 24 °C con 77.84 % a los dos meses de edad y con 65.82 % a los tres meses. El resto de

Tabla IV.- Distribución porcentual de la energía de *Totoaba macdonaldi* de dos (II) y tres (III) meses de edad, aclimatada a distintas temperaturas.

Temperatura	C	F	C - F	U	E.D.E.	R	C - (F + U + EDE)	P
20 II	100	7.88	92.11	N.D.	3.52	18.61	88.60	69.99
24 II	100	4.55	95.45	N.D.	7.12	10.48	88.33	77.84
28 II	100	3.49	96.51	N.D.	8.35	11.25	88.16	76.91
32 II	100	4.59	95.41	N.D.	2.51	16.12	92.90	76.78
20 III	100	4.33	95.67	N.D.	8.68	28.30	86.99	58.69
24 III	100	2.01	97.99	N.D.	4.71	27.47	93.28	65.82
28 III	100	2.54	97.46	N.D.	7.34	26.86	90.12	63.26
32 III	100	2.73	97.27	N.D.	3.19	29.62	94.08	64.47

EDE = Efecto dinámico específico

N.D. = No determinado

los tratamientos presentó valores similares a los mencionados para 24 °C, excepto en el caso de 20 °C que en ambas edades presentó los valores más bajos, estos fueron de 69.99 % a los dos meses y de 58.69 % a los tres meses de edad.

IV.3 Eficiencias

El análisis de la eficiencia de absorción indicó que a los dos meses de edad, ésta fue menor en comparación con la eficiencia de absorción para los organismos de tres meses de edad (Fig.12). En ambas curvas se observa la influencia de la temperatura, en una relación directa, hasta llegar a un punto máximo, a partir del cual las temperaturas más altas influyen negativamente en la eficiencia de absorción. En ambas edades las eficiencias más bajas ocurren en los organismos aclimatados a 20 °C, seguidos por los organismos aclimatados a 32 °C. El óptimo de eficiencia, a los dos meses de edad lo tienen los organismos aclimatados a 28 °C. A los tres meses de edad, el óptimo correspondió a 24 °C.

La razón de crecimiento absoluto (RCA) (gramos por día) más baja se dio a los 20 °C con un valor inferior a 0.1 g/d. El valor más alto correspondió a los 32 °C con 0.35 g/d, los organismos aclimatados a 24 y 28 °C registraron razones de crecimiento de 0.28 y 0.24 g/d respectivamente (Fig. 13).

La eficiencia de crecimiento bruta (K_1) y la eficiencia de crecimiento neta (K_2) disminuyeron conforme los organismos crecieron (Figs. 14 y 15). A los dos meses de edad los valores mínimos para ambas eficiencias correspondieron a los organismos aclimatados a los 20 °C ($K_1 = 70 \%$ y $K_2 = 76 \%$), los valores máximos correspondieron a los organismos aclimatados a 24 °C ($K_1 = 77.8$ y $K_2 = 81.7 \%$). A los tres meses de edad nuevamente los

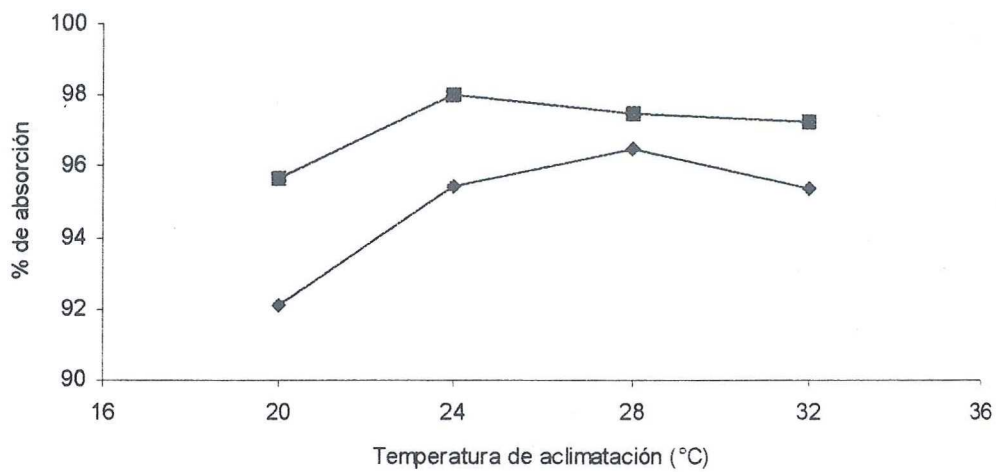


Figura 12.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de absorción de *Totoaba macdonaldi* a los dos (♦) y tres (■) meses de edad.

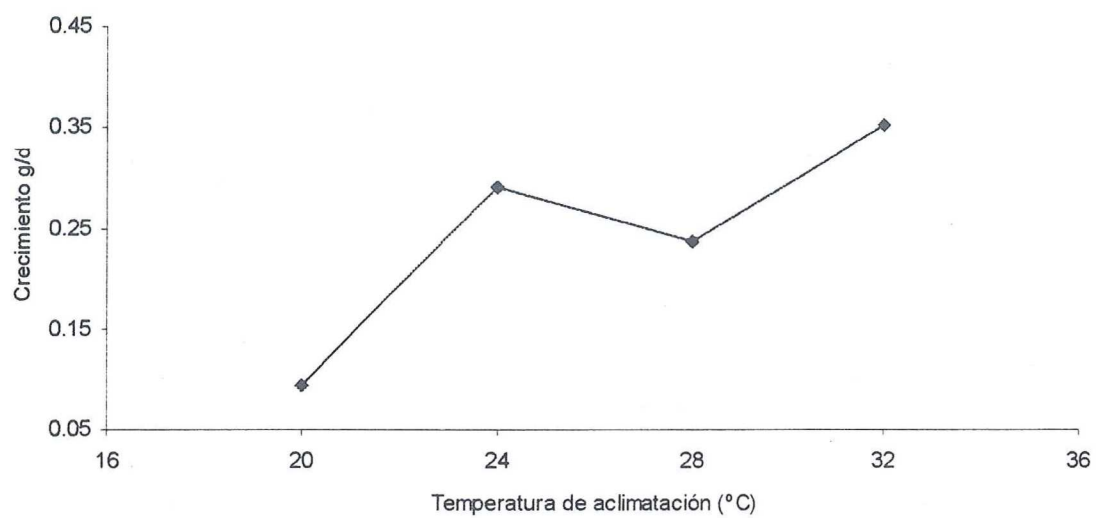


Figura 13.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la razón de crecimiento absoluto de *Totoaba macdonaldi*.

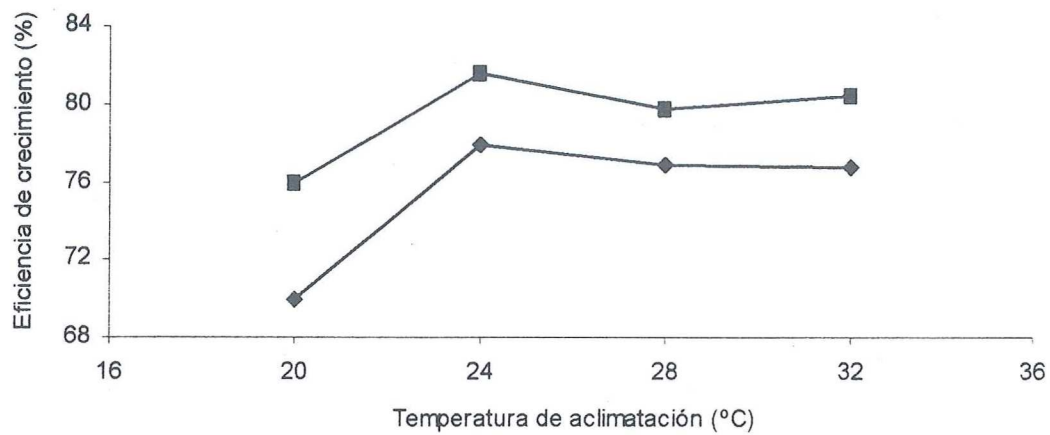


Figura 14.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de crecimiento bruta (◆) y neta (■) de *Totoaba macdonaldi* a los dos meses de edad.

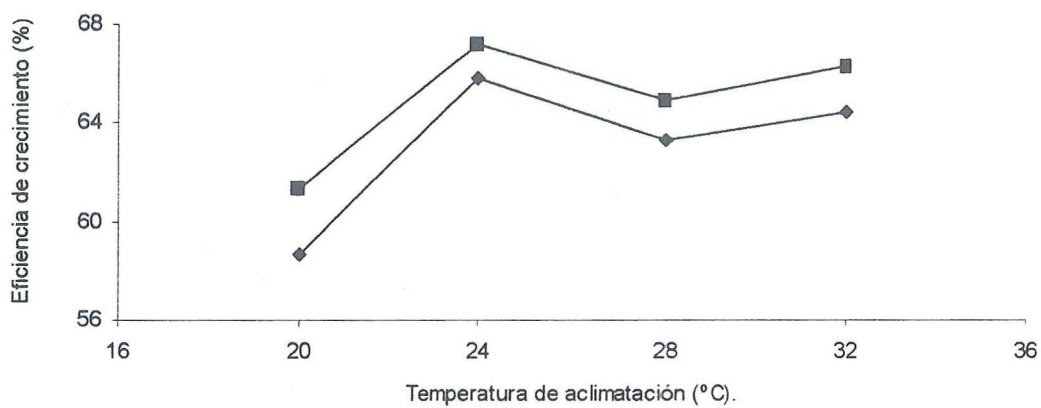


Figura 15.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre la eficiencia de crecimiento bruta (◆) y neta (■) de *Totoaba macdonaldi* a los tres meses de edad.

valores mínimos correspondieron a los organismos aclimatados a 20 °C ($K_1 = 58.6 \%$ y $K_2 = 61.4 \%$) y los valores máximos a 24 °C ($K_1 = 65.8 \%$ y $K_2 = 67.2 \%$).

IV.4 Índices de condición

En ambas edades, los índices hepatosomáticos variaron dependiendo de la temperatura de aclimatación y disminuyeron conforme los organismos crecieron. A los dos meses de edad el valor más alto correspondió a los organismos aclimatados a los 20 °C que tuvieron un índice de 0.082, conforme la temperatura de aclimatación aumenta el índice disminuye hasta llegar a 0.022 a los 32 °C. A los tres meses de edad el comportamiento se repite, esto es, los índices disminuyeron conforme la temperatura de aclimatación aumentó, el valor más alto fue nuevamente para los organismos aclimatados a los 20 °C, con 0.058, y el menor correspondió a los 32 °C con 0.029 (Fig. 16 a y b).

Los índices viscerosomáticos también variaron dependiendo de la temperatura de aclimatación y disminuyeron conforme los organismos crecieron. A los dos meses de edad, los organismos aclimatados a 20 °C presentaron el mayor índice que fue de 0.028 conforme aumentó la temperatura de aclimatación los índices disminuyeron hasta llegar a 0.019 a los 28 °C, a los 32 °C el índice aumenta ligeramente hasta 0.022. A los tres meses de edad los índices viscerosomáticos son menores que a los dos meses, conforme aumenta la temperatura de aclimatación los índices disminuyen, a los 20 °C el valor fue de 0.022, y a los 32 °C se tiene el menor valor que fue de 0.019 (Fig. 17 a y b).

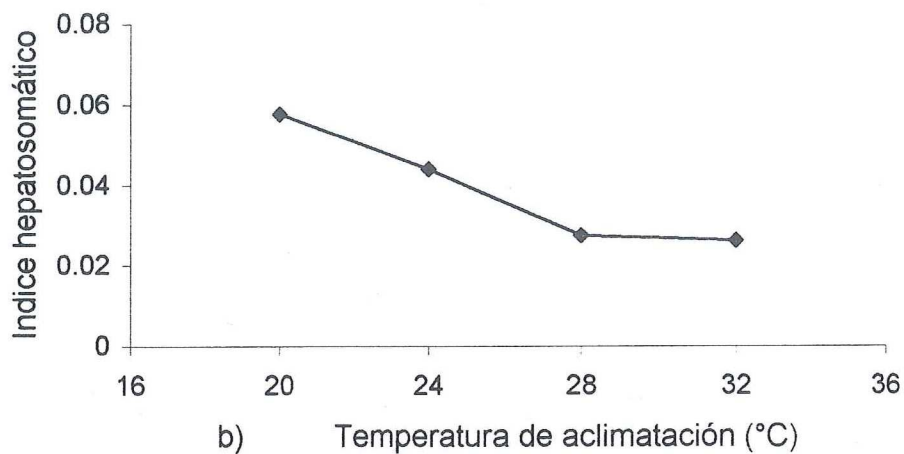
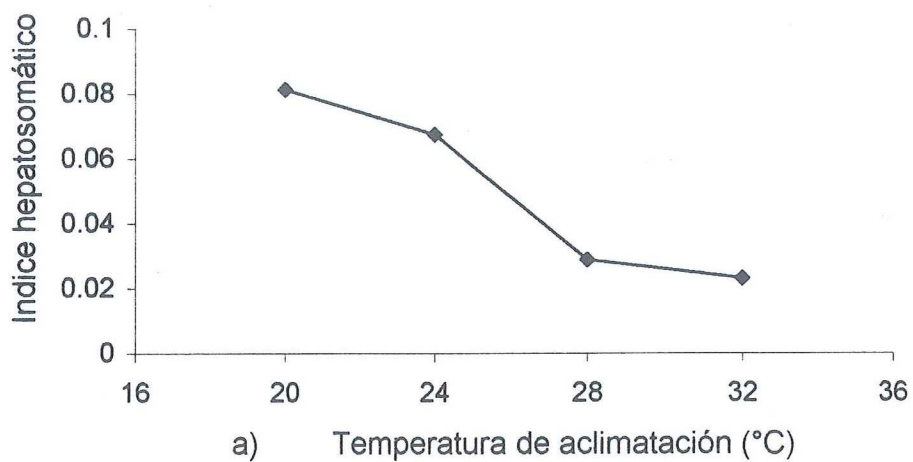


Figura 16.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el índice hepatosomático en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* a los dos (a) y tres (b) meses de edad.

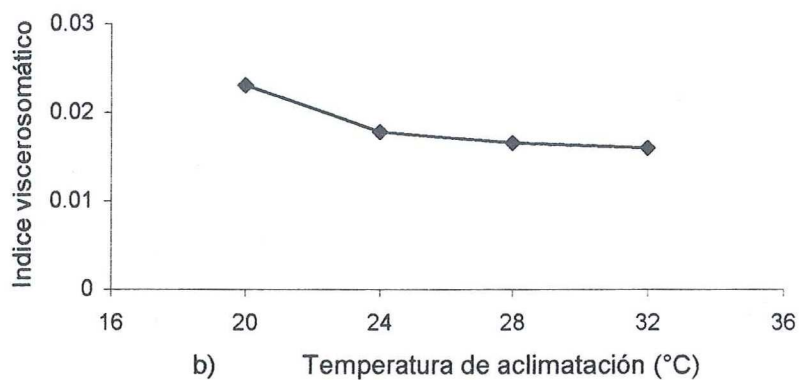
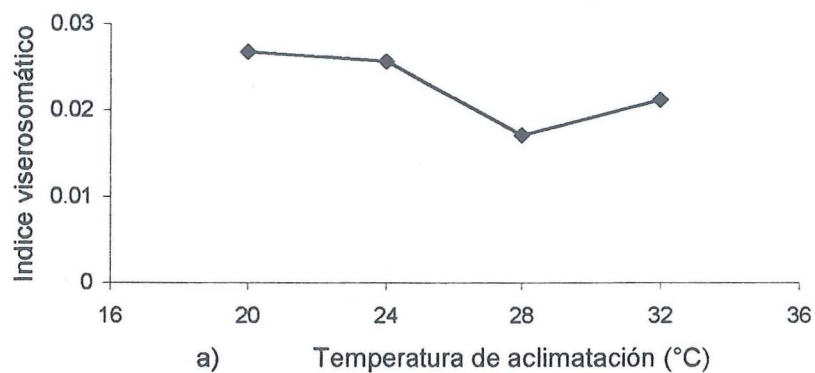


Figura 17.- Efecto de la temperatura de aclimatación sobre el índice viscerosomático en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* a los dos (a) y tres (b) meses de edad.

V. DISCUSIÓN

La temperatura de aclimatación influyó en la selección de la temperatura preferida tanto a los dos como a los tres meses de edad (30 y 60 días de aclimatación). Esto se confirma al comparar las temperaturas preferidas con la bisectriz de las figuras 5 y 6. Cuando un organismo permanece aclimatado a una temperatura inferior a la óptima prefiere temperaturas superiores a las de aclimatación, pero cuando un organismo permanece aclimatado a una temperatura superior a la óptima, elegirá una temperatura inferior a la de aclimatación.

Hernández (1998) encontró que la temperatura preferida de *Poecilia sphenops* fue afectada por la temperatura de aclimatación de manera tal que los peces aclimatados de 20 a 26 °C eligieron temperaturas más altas que aquellos que fueron mantenidos de 29 a 35 °C. Resultados similares encontraron Cheetham *et al.* (1976), al aclimatar juveniles de *Ictalurus punctatus* a diferentes temperaturas, donde los organismos que permanecieron expuestos a las temperaturas más bajas prefirieron temperaturas más altas y aquellos expuestos a temperaturas altas eligieron temperaturas más bajas, señalan además, el evidente comportamiento selectivo de los organismos por una temperatura óptima, la que coincidió con el mejor crecimiento de esta especie.

Para muchas especies, la temperatura preferida medida en el laboratorio depende 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 (Hernández, 1998).

La influencia de la temperatura de aclimatación también se aprecia en las temperaturas de evitación superior e inferior, entre más baja es la temperatura de aclimatación, las temperaturas de evitación inferior son más bajas, esto se puede observar si se comparan las temperaturas de evitación inferior de los organismos aclimatados a 20 °C, los cuales evitaron temperaturas inferiores a 18.9 °C y los organismos aclimatados a 32 °C, que evitaron temperaturas inferiores a 22.5 °C. Los peces que se mantienen bajo condiciones de baja temperatura por periodos extensos son más tolerantes al frío y más sensibles al calor que los peces que se mantienen en ambientes de mayor temperatura (Jobling, 1984). Esta respuesta tiene un valor adaptativo, ya que la exposición a una nueva temperatura produce ajustes fisiológicos compensatorios, debido a lo cual, la tasa metabólica de los organismos se ajusta también a la nueva condición (Bryan *et al.* 1990). Cherry *et al.* (1977) observaron que en varias especies de peces las temperaturas de evitación variaron en función de la temperatura de aclimatación, además de que las máximas temperaturas de evitación superior e inferior correspondieron a las más altas temperaturas de aclimatación. Algo similar sucedió con los juveniles de totoaba, pues la temperatura de evitación superior aumentó en la medida en que la temperatura de aclimatación fue mayor, excepto en el caso de los organismos aclimatados a 32 °C, que fue menor incluso que la temperatura de evitación superior de los organismos aclimatados a 24 °C. Esto puede deberse a que 32 °C es una temperatura muy cercana a la temperatura crítica máxima (Talamás *et al.* en preparación). No obstante, los organismos aclimatados a 28 °C, en algunas ocasiones incursionaron en esa temperatura, seguramente como parte de la conducta termorreguladora o de reconocimiento de las temperaturas del entorno. Los juveniles exploraron las temperaturas disponibles en su entorno mediante breves exposiciones

voluntarias a lo que de otra manera podrían ser temperaturas letales. Este tipo de comportamiento Hutchison y Maness, (1977) lo asocian a un incremento de sus tolerancias térmicas que finalmente aceleran el proceso de aclimatación.

La influencia de la temperatura de aclimatación sobre la temperatura preferida de los organismos fue evidente en ambas edades (dos y tres meses), sin embargo, en la medida en que los organismos avanzan en su desarrollo ontogenético, su capacidad fisiológica así como sus requerimientos ambientales cambian, eso se confirma al comparar la temperatura preferida final a los dos y tres meses de edad (26.3 y 25.2 °C respectivamente) (Figs. 5 y 6). Los cambios ontogenéticos tienen influencia sobre la temperatura óptima para una especie, ya que las larvas y juveniles a menudo tienen temperaturas óptimas superiores para el crecimiento, en comparación con las temperaturas observadas en conespecíficos de mayor tamaño (Jobling, 1984). Cherry *et al.* (1977) y Coutant *et al.* (1984) mencionan que la disminución en la temperatura preferida obedece más a la edad que al tamaño del organismo.

A pesar de que los valores de la temperatura preferida a los dos y tres meses de edad son valores discretos (26.3 y 25.2 °C) es más apropiado considerar estas temperaturas preferidas finales como zonas térmicas (intervalos de temperatura) ya que ofrecen la posibilidad de mejor análisis de la relación entre la termorregulación conductual y las temperaturas de crecimiento óptimas, ya que estas últimas también se caracterizan por abarcar una zona térmica (Kellogg y Gift, 1983).

El estudio del balance de energía de un organismo es uno de los medios más eficaces para comprender su ecología. Este expresa la proporción de energía incorporada que es derivada a los distintos procesos vitales y muestra como puede fluctuar durante un

año o a lo largo del ciclo de vida (Phan, 1993). Uno de los factores ambientales que mayor influencia tienen sobre el metabolismo de los organismos es la temperatura. Si es baja, puede reducir tanto la tasa de consumo de alimento como la de crecimiento (Post, 1990; Hoof y Fuiman, 1993; Rooker y Holt, 1997) y cuando se acerca a las temperaturas letales provoca la suspensión de la alimentación permanentemente (Jobling, 1984), asimismo la actividad enzimática puede ser fuertemente perturbada (Coppes y Somero, 1990) y su influencia es crítica sobre todo en estadios tempranos. Cada uno de los parámetros de la ecuación de balance de energía de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* se vió directamente influenciado por la temperatura.

Fue evidente la acción de la temperatura sobre las tasas de consumo de alimento de los juveniles de *Totoaba macdonaldi*, en las temperaturas extremas, esto es 20 y 32 °C, los consumos fueron menores en comparación con las temperaturas intermedias (24 y 28 °C).

Parte del alimento consumido por los peces pasa a través del tracto digestivo sin ser digerido ni absorbido. En otras palabras, parte del alimento consumido se pierde como heces (Jobling, 1984). La producción de heces también varió dependiendo de la temperatura de aclimatación. Si se comparan las temperaturas iguales a los dos y tres meses de edad, los valores disminuyen hacia el tercer mes de vida, es posible que esto se deba a que el sistema digestivo de los organismos madura a través del tiempo.

La pérdida de energía (calor) de los peces y otros organismos acuáticos es difícil de medir utilizando métodos directos. Por lo tanto, en estudios bioenergéticos con peces, lo usual es utilizar mediciones del consumo de oxígeno como una medida indirecta del metabolismo (Jobling, 1984). Como ya se mencionó, uno de los factores ambientales que mayor influencia tienen sobre el metabolismo de los organismos es la temperatura, a los

dos meses de edad, los juveniles de *Totoaba macdonaldi* tuvieron los gastos metabólicos más altos en las temperaturas de experimentación extremas (20 y 32 °C) (Tabla III), en comparación con los gastos menores que presentaron los organismos aclimatados a las temperaturas intermedias (24 y 28 °C) las cuales son las más cercanas a las temperaturas preferidas finales, porque, hay una amplia correlación entre las temperaturas preferidas y las óptimas para el crecimiento y el bienestar de los peces (Kellogg y Gift, 1983). A los tres meses de edad el gasto metabólico específico (kJ/h/g) presentó un comportamiento contrario a lo observado en numerosas especies de peces ya que los valores son superiores a los de dos meses de edad. Se sabe que en la gran mayoría de las especies, las demandas energéticas para el metabolismo decrecen con el tamaño de los individuos cuando se calculan por unidad de masa (metabolismo específico) pero esta regla puede no cumplirse dependiendo del estado fisiológico de los organismos y de otros factores que intervienen en su ciclo de vida (Phan, 1993). No existen informes previos a este trabajo, sobre el cultivo de juveniles de *Totoaba macdonaldi* (de más de dos meses de edad) a temperaturas superiores a los 20 °C. Al cultivarlos a 24, 28 y 32 °C su crecimiento sobrepasó las expectativas previstas en la infraestructura de experimentación, lo que seguramente causó estrés en los organismos, el cual quedó reflejado en el gasto energético correspondiente al metabolismo. A pesar de esto, a los tres meses de edad, los gastos energéticos se alcanzan a diferenciar, los organismos aclimatados a 24 y 28 °C presentaron valores más altos que en el resto de los tratamientos y esto se explica por el incremento en el consumo de alimento y en la energía derivada al campo de crecimiento. La transformación digestiva de mayores cantidades de alimento así como el incremento en la síntesis de tejidos implicará un mayor gasto metabólico.

De todos los componentes de la ecuación de balance de energía, el valor de P o campo de crecimiento es el que abarca la mayor proporción de energía transferida por el alimento a los juveniles de *Totoaba macdonaldi*. Aparentemente, las larvas y los juveniles de los peces han logrado una máxima eficiencia en la conversión alimenticia, la cual es limitada sólo por el costo de la formación de la biomasa (Kjørboe *et al.* 1987).

Huuskonen *et al.* (1998) reportan que las larvas y los juveniles de *Coregonus lavaretus*, utilizan una mayor proporción de la energía obtenida del alimento para el crecimiento en comparación con la energía dedicada al metabolismo. El valor promedio de la eficiencia de absorción fue del 71 %, aunque hubo una considerable variación, desde un 46 hasta un 98 %. Estos valores coinciden con los obtenidos en los juveniles de *Totoaba macdonaldi*, pues a los dos y tres meses de edad las eficiencias de absorción variaron entre un 92 y 98 % dependiendo de la edad y la temperatura de aclimatación. El cultivo de *Totoaba macdonaldi* en la temperatura óptima permitirá incrementar la eficiencia en la conversión alimenticia y reducir las pérdidas de nutrientes, principales objetivos de la acuicultura intensiva (Gélineau *et al.* 1998).

Como resultado de la combustión de los componentes de la dieta se produce bióxido de carbono, agua, calor y en algunos casos, productos intermedios parcialmente oxidados, los cuales también representan una pérdida de energía (Jobling, 1984). La cuantificación de los residuos metabólicos es complicada, ya que sus concentraciones son muy pequeñas y porcentualmente representan una proporción muy reducida (de 2 a 4 %) por esta razón se utilizan valores aproximados (Klekowski y Duncan, 1975). Aunque no fue posible cuantificar la producción de los desechos nitrogenados en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* se pudo observar que la mayor excreción de amonio se produjo una o dos horas

después de la alimentación, dependiendo de la temperatura de aclimatación. Un comportamiento similar se describió para los juveniles de trucha arcoiris al alimentarlos a diferentes horas del día (Gélineau *et al.* 1998) la mayor excreción de amonio se produjo una o dos horas después de la alimentación, dependiendo de la hora en que se habían alimentado. Además, existe una relación directa con el nitrógeno contenido en la dieta.

El incremento en la tasa metabólica posterior a la alimentación es el resultado de los costos energéticos de la digestión, absorción y almacenamiento de los nutrimentos, desaminación de los aminoácidos, de la síntesis de los productos de excreción y la biosíntesis de tejidos. Además, después de la ingestión del alimento hay un marcado incremento en la actividad motora del tracto gastrointestinal. Los juveniles de *Totoaba macdonaldi* incrementaron su consumo de oxígeno una o dos horas después de la alimentación, dependiendo de la temperatura de aclimatación. En la trucha arcoiris (Gélineau *et al.* 1998), el consumo de oxígeno también aumenta entre una y dos horas después de la alimentación.

A los dos meses de edad los juveniles de *Totoaba macdonaldi* presentaron los gastos energéticos más altos en las temperaturas de aclimatación intermedias, esto se explica por el hecho que a estas temperaturas se registraron los mayores consumos de alimento.

La medida de la eficiencia con la que transcurren los procesos es útil en la caracterización de las propiedades fisiológicas y bioquímicas de las especies, particularmente cuando estas eficiencias cambian con el desarrollo, el estado fisiológico o las condiciones ambientales (Klekowski y Duncan, 1975).

La eficiencia de absorción es dependiente, entre otros factores, de la temperatura. En algunos estudios, se ha encontrado que la eficiencia de absorción se reduce a bajas temperaturas (Jobling, 1984). En la trucha arcoiris, no sólo el efecto de las bajas temperaturas del agua influye sobre la eficiencia de absorción, también depende del tamaño del pez, ya que los peces pequeños digieren y absorben el alimento de una manera menos eficiente que los peces grandes. Gran parte del aumento en el porcentaje de absorción de *Totoaba macdonaldi* se debe a que a los tres meses de edad el sistema digestivo de los organismos tiene un mayor grado de madurez para digerir el tipo de alimento suministrado durante todo el experimento.

Con frecuencia sucede que los cambios del crecimiento en longitud o masa de los peces no son evidentes después de varias semanas o meses, contados a partir del cambio en las condiciones ambientales; por lo tanto, es necesario referirse a los índices que complementen a los métodos convencionales (de pesar y medir) y que no sólo reflejen el crecimiento y el bienestar de los peces, sino que también sean indicadores rápidos de las respuestas a cambios en las condiciones ambientales (Adams y McLean, 1985). En los juveniles de *Totoaba macdonaldi* las diferencias en el crecimiento no fueron tan evidentes a los dos meses (Figs. 10 y 11) como lo fueron a los tres, sin embargo, el índice hepatosomático correspondiente al segundo mes de vida muestra una diferenciación en las respuestas de los organismos aclimatados a las distintas temperaturas (Fig. 16 a). La temperatura tiene un efecto significativo sobre la condición hepatosomática. Los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a temperaturas relativamente bajas (20 °C) tuvieron los más altos índices hepatosomáticos (Fig. 16 a y b) por otro lado los juveniles aclimatados a temperaturas relativamente altas (32 °C) presentaron los índices más bajos. Algo similar

reportan Adams y McLean, (1985) para *Micropterus salmoides*, después de estudiar la condición hepatosomática de este organismo a través de las estaciones del año, cuando las temperaturas invernales fueron menores a 25 °C, encontraron índices hepatosomáticos relativamente altos, aparentemente a esas temperaturas las demandas metabólicas no son suficientemente altas como para superar los aportes energéticos del alimento, lo que evita el consumo de las reservas de energía del hepatopáncreas. A temperaturas superiores a los 25 °C, los índices fueron bajos, aún cuando los consumos de alimento fueron relativamente altos.

El hecho que los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a 20 °C tuvieran los más altos índices de condición, no significa que se encontraban en las mejores condiciones de cultivo. Aunque un índice hepatosomático alto pueda significar una reserva energética, que puede ser usada en un tiempo relativamente corto en forma intensa, como por ejemplo en la reproducción o el cuidado de las crías, en el caso de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* esta reserva puede ayudar a resistir periodos de privación de alimento, este efecto es particularmente importante en un programa de repoblamiento del medio silvestre con organismos que se han sido criados en cautiverio. (Adams *et al.* 1982). El índice hepatosomático es sensible tanto a la temperatura como a la cantidad de energía obtenida del alimento ingerido; por lo tanto, la capacidad de este índice para estimar adecuadamente el crecimiento puede variar entre los distintos sistemas acuáticos, de acuerdo a los regímenes anuales de temperatura y disponibilidad de alimento (Adams y McLean 1985). Al utilizar los resultados de los índices junto con el resto de la información generada para evaluar el bienestar de los juveniles de *Totoaba macdonadi* la temperatura óptima de cultivo se encuentra en las temperaturas de 24 y 28 °C dependiendo de la edad.

En algunos estudios se ha visto que el índice viscerosomático (junto con algunos otros índices de condición) no tiene la resolución adecuada en la evaluación mensual del crecimiento, aparentemente, este índice es relativamente insensible a las variaciones temporales en el consumo de alimento, la temperatura y las variaciones estacionales de las demandas fisiológicas (Adams y McLean, 1985). Aunque los índices viscerosomáticos de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* en ambas edades, variaron relativamente poco entre las diferentes temperaturas de aclimatación (Fig. 17 a y b), los correspondientes a las temperaturas relativamente bajas (20 °C) fueron los más altos, por otro lado los índices medidos en organismos aclimatados a temperaturas relativamente altas (32 °C) fueron los más bajos, excepto a los dos meses de edad, en donde el valor más bajo correspondió a los organismos aclimatados a los 28 °C. En el pez *Micropterus salmoides* los índices siguen un comportamiento similar, porque fueron mayores durante el otoño y menores durante el verano. Los lípidos almacenados en las vísceras seguramente son utilizados a largo plazo, en procesos fisiológicos como el metabolismo basal durante el invierno, en comparación con los lípidos del hepatopáncreas, que generalmente son utilizados en el corto plazo por procesos fisiológicos de gran demanda energética Adams *et al.* (1982).

VI. CONCLUSIONES

Los juveniles de *Totoaba macdonaldi* presentaron un comportamiento termorregulador dependiente de la temperatura de aclimatación y de la edad. Las temperaturas preferidas y las temperaturas de evitación fueron distintas entre la mayoría de los tratamientos.

La temperatura preferida final a los dos meses fue de 26.3 °C; en cambio, a los tres meses fue de 25.2 °C. La temperatura óptima de cultivo para *Totoaba macdonaldi* a los dos y tres meses de edad fue 24 °C, temperatura que se correlaciona ampliamente con la temperatura preferida en ambas edades.

En ambas edades las eficiencias de crecimiento más bajas ocurrieron en los organismos aclimatados a los 20 °C. Las eficiencias de crecimiento más altas se presentaron a los dos meses de edad.

La temperatura de aclimatación influyó directamente sobre cada uno de los parámetros de la ecuación del balance de energía. De todos los parámetros, el campo de crecimiento abarcó la mayor proporción de la energía ingerida en el alimento.

Se recomienda un intervalo de temperaturas de cultivo para los juveniles de *Totoaba macdonaldi* de 24 a 26 °C, para obtener organismos con mayores probabilidades de sobrevivencia una vez liberados en el Golfo de California, gracias a su mayor tamaño y reservas energéticas. Además en estas temperaturas de cultivo los organismos podrán liberarse a los tres meses de edad, lo cual reducirá en 30 días su estancia en la Unidad de Biotecnología en Piscicultura.

LITERATURA CITADA

- Adams, S.M., McLean, R.B. y J.A. Parrota. 1982. Energy partitioning in largemouth bass under conditions of seasonally fluctuating prey availability. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111:549-558.
- Adams, S.M. y R.B. McLean. 1985. Estimation of largemouth *Micropterus salmoides* Lacépède, growth using the liver somatic index and physiological variables. *Journal of Fish Biology*. 26:111-126.
- Beitinger, T.L. 1977. Thermopreference behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*) subjected to restrictions in available temperature range. *Copeia*. 3:536-541.
- Beitinger, T.L. and L.C. Fitzpatrick. 1979. Physiological and Ecological Correlates of Preferred Temperature in Fish. *Amer. Zool.*, 19:319-329.
- Berdegúe, A.J. 1955. La pesquería de la totoaba (*Cynoscion macdonaldi*), en San Felipe, Baja California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 16(1-4):45-78.
- Berdegúe, A.J. 1956. Peces de importancia comercial en la costa noroccidental de México. Secretaría de Marina. Dirección General de Pesca e Industrias Conexas.
- Bryan, J.D., S.W. Kelsch y W.H. Neill. 1990. The maximum power principle in behavioral thermoregulation by fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119:611:621.
- Cannon, R. 1966. The Sea of Cortés. Lane Magazine and Book Co., Menlo Park, Calif.
- Casterlin, M.E. y W.W. Reynolds, 1980. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Canthigaster jactator* (Jenkins). *Hydrobiologia*. 70:269-279.
- Cisneros-Mata, M.A., Montemayor-López, G. y M.J. Román-Rodríguez. 1995. Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. *Conservation Biology*. 9(4):806-814.
- Conceição, L.E.C., Y. Dersjant-Li y J.A.J. Verreth. 1998. Cost of growth in larval and juvenile African catfish (*Clarias gariepinus*) in relation to growth rate, food intake and oxygen consumption. *Aquaculture*. 161:95-106.
- Convention on international trade in endangered species (CITES) 1976. The first meeting of the conference of the parties to the international trade in endangered species of the wild fauna and flora. Bern, Switzerland.

- Coppes, Z.L. y G.N. Somero. 1990. Temperature-adaptive differences between the M₄ lactate dehydrogenases of stenothermal and eurythermal sciaenid fishes. *The Journal of experimental zoology*. 254:127-131.
- 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.
- Cherry, D.S., K.L. Dickson., J. Cairns Jr., and J.R. Stauffer. 1977. Preferred, avoided, and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* 34:239-246.
- 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.
- Chipps, S.R., D.F. Clapp y D.H. Wahl. 2000. Variation in routine metabolism of juvenile muskellunge: evidence for seasonal metabolic compensation in fishes. *Journal of Fish Biology*. 56:311-318.
- Chute, G.R. 1928. The totuava fishery of the California Gulf. *Calif. Fish Game*. 14:275-281.
- Delahunty, G. y V.L. de Vlaming, 1980. Seasonal relationships of ovary weight, liver weight and fat stores with body weight in the goldfish, *Carassius auratus* (L.). *J. Fish Biol.* 16:5-13.
- Diario Oficial de la Federación. 1975. Decreto por el cual se establece veda total para la captura de la especie totoaba (*Cynoscion macdonaldi*) en aguas del Golfo de California, desde la desembocadura del Río Colorado hasta el Río Fuerte, Sinaloa, en la costa oriental; y del Río Colorado a Bahía Concepción, B.C.S. en la costa occidental. Tomo CCCXXXI, No. 24, pp 31.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. 3:1427-1518.
- Flanagan, C.A. y J.R. Hendrickson. 1976. Observations on the commercial fishery and reproductive biology of the totoaba, *Cynoscion macdonaldi*, in the northern Gulf of California. *Fishery Bulletin*. 74:531-544.
- Gélinneau, A., F. Médale y T. Boujard. 1998. Effect of feeding time on postprandial nitrogen excretion and energy expenditure in rainbow trout. *Journal of fish Biology*. 52:655-664.
- 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.

- Heidinger, R.C. y S.D. Crawford, 1977. Effect of temperature and feeding rate on the liver-somatic index of the largemouth bass, *Micropterus salmoides*. J. Fish Res. Bd Can. 34:633-638.
- Hernández-Rodríguez, M. 1998. Comportamiento termorregulador de *Poecilia sphenops* (Pisces: Poeciliidae) aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México. 136.
- 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.
- Hoof, G.R. y L.A. Fuiman. 1993. Morphometry and composition of red drum otoliths: changes associated with temperature, somatic growth rate, and age. Comp. Biochem. Physiol. 106A(2):209-219.
- Hutchison, V.H., and Maness J.D. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. Amer. Zool. 19:367-384.
- Huuskonen, H., J. Karjalainen, N. Medgyesy y W. Wieser. 1998. Energy allocation in larval and juvenile *Coregonus lavaretus*: validation of a bioenergetics model. Journal of Fish Biology. 52:962-972.
- Jobling, M. 1984. Fish bioenergetics. Chapman and Hall Printers. Great Britain, 309 pp.
- Jácome-Ibarra, M. 2000. Metabolismo activo como indicador de la aclimatación al ejercicio sostenido en juveniles de *Totoaba macdonaldi*. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C. México.
- Kellogg, R.L. y J.J. Gift. 1983. Relationship between optimum temperatures for growth and preferred temperatures for the young of four fish species. Transactions of the American Fisheries Society. 112:424-430.
- Kjørboe, T., P. Munk y K. Richardson. 1987. Respiration and growth of larval herring *Clupea harengus*: relation between specific dynamic action and growth efficiency. Mar. Ecol. Prog. Ser. 40:1-10.
- Klekowski, R.Z. y A. Duncan. 1975. Physiological approach to ecological energetics. In: Methods for Ecological Bioenergetics. IBP Handbook No. 24. Grodzinski Z.R. y Duncan A. (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. 15-64.
- Le Cren, E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J. Animal. Ecol. 20:201-219.

- Lavín, M.F. y S. Sánchez. 1999. On how the colorado river affected the hydrography of the upper Gulf of California. *Continental Shelf Research*. 19:1545-1560.
- Liao, Y.Y. y M.C. Lucas. 2000. Growth, diet and metabolism of common wolf-fish in the North Sea, a fast-growing population. *Journal of Fish Biology*. 56:810-825.
- Lucas, A. 1996. *Bioenergetics of aquatic animals*. Taylor & Francis Ltd. Londres, Inglaterra. 169 pp.
- Morales-Ortiz, C. 1999. Descripción del desarrollo embrionario de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) bajo condiciones de laboratorio. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México, 56 pp.
- Norma Oficial Mexicana (NOM-ECOL 059-94). Norma que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. Establece especificaciones para su protección. Instituto Nacional de Ecología (INE). Consulta en Internet: http://ine.gob.mx/dgra/normas/rec_nat/no_059.htm.
- Ortiz-Viveros, D. 1999. Regulación iónica y osmótica de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* ante cambios de salinidad. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México, 67 pp.
- Peterson, I. y J.S. Wroblewski. 1984. Mortality rate of fishes in pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:1117-1120.
- Phan, V.N., V. Gomes, D.M. de Moraes y M.J. de A.C.R. Passos. 1993. Estudo bioenergético de animais marinhos costeiros. I. *Paralichthys brasiliensis* (Perciformes, Sciaenidae). *Publicação esp. Inst. Oceanogr., S Paulo*. 10:199-215.
- Post, J.R. 1990. Metabolic allometry of larval and juvenile yellow perch (*Perca flavescens*): *in situ* estimates and bioenergetics models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:554-560.
- Reynolds, W.W. y M.E. Casterlin, 1979. Behavioral thermoregulation and the "Final Preferendum" paradigm. *Amer. Zool.* 19:211-224.
- Robel, G.L. y W.L. Fisher. 1999. Bioenergetics estimate of the effects of stocking density on hatchery production of smallmouth bass fingerlings. *North American Journal of Aquaculture*. 61:1-7.
- Rooker, J.R. y S.A. Holt. 1997. Utilization of subtropical seagrass meadows by newly settled red drum *Sciaenops ocellatus*: patterns of distribution and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 158:139-149.
- Ruiz-Durá, M.F. 1980. Recursos pesqueros de las costas de México. Ed. Limusa, 208 pp.

- Sandoval-Garibaldi, G. 2001. Desarrollo morfológico de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*)(Gilbert, 1890) durante su estadio larval en condiciones de laboratorio. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México.
- Sissenwine, M.P. 1984. Why do fish populations vary? p. 59-94. In R.M. May (ed.) Exploitation of marine communities. Springer-Verlag. New York, NY.
- Torres, J.J., R.I. Brightman, J. Donnelly y J. Harvey. 1996. Energetics of larval red drum, *Sciaenops ocellatus*. Part I: Oxygen consumption, specific dynamic action, and nitrogen excretion.
- True, C.D., A. Silva Loera y N. Castro Castro. 1997. Acquisition of *Totoaba macdonaldi* (Sciaenidae) broodstock: field handling, decompression and prophylaxis of an endangered species. *Progressive Fish-Culturist*. 59(3).
- Weatherly, A.H. y H.S. Gill. 1983. Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *J. Fish. Biol.* 23:653-673 p.
- Wieser, W. 1994. Cost of growth in cells and organisms: general rules and comparative aspects. *Biol. Rev.* 68:1-33.
- Wege, G.J. y R.O. Anderson. 1978. Relative weight (Wr): A new index of condition for largemouth bass. In *New approaches to the management of small impoundments* (G.D. Novinger & J.G. Dillard, eds), pp. 79-91. North Central Division, American Fisheries Society, Special Publication 5.

