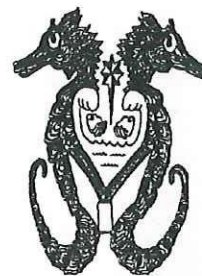
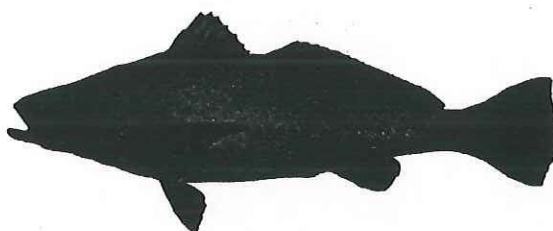


**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**



**METABOLISMO ACTIVO COMO INDICADOR DE LA
ACLIMATACIÓN AL EJERCICIO SOSTENIDO EN JUVENILES DE
*Totoaba macdonaldi.***



TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
PRESENTA:
MARIANA JÁCOME IBARRA.

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA. DICIEMBRE DEL 2000.

**METABOLISMO ACTIVO COMO INDICADOR DE LA
ACLIMATACIÓN AL EJERCICIO SOSTENIDO EN JUVENILES DE
*Totoaba macdonaldi.***

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARIANA JÁCOME IBARRA.

Aprobada por:



M. en C. Conal David True.

Presidente del Jurado.



Dr. Eugenio Carpizo Ituarte.

Sinodal Propietario

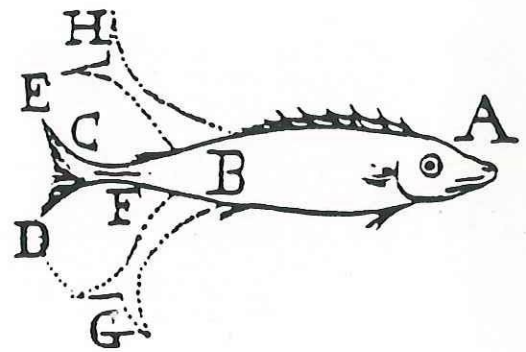


M. en C. Benjamin Barón Sevilla.

Sinodal Propietario.

RESUMEN.

Totoaba macdonaldi es un pez endémico del Golfo de California, México. Actualmente está en la lista de especies en peligro de extinción, y entre las medidas que se han establecido para protegerla, están la imposición de una veda permanente y el establecimiento de un programa de repoblamiento. La velocidad de la corriente es una de las variables que debe considerarse en el proceso de aclimatación de los juveniles de *T. macdonaldi* liberados, porque es la fuerza más importante en el movimiento del agua en el Alto Golfo de California. Por tal motivo, en esta tesis se evaluó el efecto del ejercicio sostenido bajo condiciones de cultivo en juveniles de totoaba, utilizando el consumo de oxígeno y el presupuesto energético como indicadores, también se evaluó el tipo de nado utilizado por *T. macdonaldi*. Se encontró que las tasas metabólicas se incrementaron con la velocidad de nado, pero estuvieron influenciadas por el tiempo de aclimatación. El metabolismo estándar fue de $0.4199 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco y las amplitudes metabólicas también se incrementaron con la velocidad de flujo. *T. macdonaldi* presentó todas las características del nado *carangiforme* y la velocidad de $0.67 \text{ long pez s}^{-1}$ le representó las mayores tasas de respiración y excreción, lo que limitó su campo de crecimiento. Por lo tanto, se recomienda aclimatar a los juveniles de *T. macdonaldi* de 1 año de edad a una velocidad de $1 \text{ long pez s}^{-1}$ para incrementar su probabilidad de sobrevivir en el medio natural.



*"Instrumentum, quo pisces
natant, est eorum cauda".*

*Borelli (1680).
De Motu Animalium.*

DEDICATORIA.

A mis amados padres:

José Jácome Hernández y María de la Luz Ibarra de Jácome por enseñarme a continuar mi camino, sin importar las caídas. Los quiero.

A mis queridos hermanos:

Óscar, Rita y Hugo por el simple hecho de ser como son, no obstante la distancia, siempre están conmigo.

A mis inigualables sobrinos:

Ángel, Jazmín y Cindy por tener siempre una sonrisa en los labios, una travesura en la mente y una mano en el corazón.

AGRADECIMIENTOS.

Esta tesis se realizó gracias al apoyo de la Universidad Autónoma de Baja California, a través de la Facultad de Ciencias Marinas y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por medio de la beca No. 96780.

Al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza por el apoyo al Convenio # A1-1-99/020: Programa piloto de repoblamiento de totoaba, "una especie en peligro de extinción".

Al M. en C. Conal David True por recibirme en el proyecto totoaba y recordarme lo fascinante y gratificante que es el trabajar con organismos (principalmente peces). También por la orientación, el impulso y la dirección de esta tesis. Mil gracias por ser un gran amigo y un súper jefe.

Al M. en C. Benjamín Barón Sevilla por sus innumerables consejos y comentarios críticos que ayudaron a la culminación de este trabajo.

Al Dr. Eugenio Carpizo Ituarte por el tiempo y las valiosas aportaciones que enriquecieron este trabajo.

A mi familia porque gracias a ustedes soy como soy y estoy donde estoy.

A los viejos y nuevos amigos: Aída, Carelia, Carlos, Gersain, Gissel, Ivone, Jesús, Juan, Lolita, Miguel, Ricardo, Rosy, Selene, Tatiana y Víctor (en estricto orden alfabético) por saber aquilatar, a pesar del tiempo o la distancia el verdadero significado de ser AMIGOS.

Al M. en C. Antonio Silva Loera por prestarme parte de su equipo de laboratorio, ya que sin los electrodos, sencillamente no existiría esta tesis.

Al Dr. Zaúl García Esquivel por su interés en ver terminado este trabajo y por prestarme parte de su equipo de laboratorio.

A la Dra. Lus López Acuña por su tiempo y consejos en el uso del calorímetro.

Un agradecimiento especial al Oc. Eduardo Talamás Rohana por tantos momentos compartidos durante el desarrollo de las mutuas tesis (¿compañeros del mismo dolor?).

A los chavos (y uno no tan chavo) del laboratorio: Gerardo, Iván, Abisaí, Samuel, Vanessa, Fidel, Miguel y Capitán por su ayuda antes, durante y al final del experimento. ¡¡Muchas gracias chicos!!... sin ustedes creo que no la libro.

ÍNDICE.

1. INTRODUCCIÓN.	1
1.1 Antecedentes.	3
2. OBJETIVOS.	11
3. MATERIALES Y MÉTODOS.	12
3.1 Origen de los organismos.	12
3.2 Aclimatación y mantenimiento de los organismos.	12
3.3 Metabolismo activo.	15
3.4 Metabolismo estándar, amplitudes metabólicas y velocidad óptima.	20
3.5 Presupuesto energético.	22
3.5.1 Consumo de alimento (<i>C</i>).	22
3.5.2 Producción de heces (<i>H</i>).	23
3.5.3 Excreción amoniacal (<i>U</i>).	23
3.5.4 Metabolismo de rutina (<i>R</i>).	24
3.5.5 Contenido de materia orgánica.	28
3.5.6 Calorimetría.	28
3.6 Costos de transporte.	30
3.7 Descripción del nado a diferentes velocidades.	31
3.8 Análisis estadístico.	31
4. RESULTADOS.	33
4.1 Metabolismo activo.	33
4.2 Metabolismo estándar y amplitudes metabólicas.	37
4.3 Metabolismo de rutina.	39
4.4 Balance bioenergético.	42
4.5 Costos de transporte.	47
4.6 Descripción del patrón de nado.	49
4.6.1 Velocidad 0.33 long pez s ⁻¹ .	49
4.6.2 Velocidad 0.67 long pez s ⁻¹ .	50

4.6.3 Velocidad 1 long pez s ⁻¹ .	51
5. DISCUSIÓN.	53
5.1 Metabolismo activo.	53
5.2 Metabolismo estándar y amplitudes metabólicas.	56
5.3 Metabolismo de rutina.	59
5.4 Costos de transporte.	60
5.5 Balance bioenergético y tipo de nado.	62
6. CONCLUSIONES.	65
7. LITERATURA CITADA.	66

LISTA DE FIGURAS.

- Figura 1. Sistema de estanques donde permanecieron los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (A) Vista de planta, (B) vista lateral del estanque, (1) entrada de agua, (2) aspersores para mantener la velocidad uniforme dentro del estanque y (3) desagüe. 13
- Figura 2. Canales de nado donde se midió el metabolismo activo en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (1) Baño de agua, (2) entrada de agua al baño, (3) bomba, (4) parrillas de tubos de plástico, (5) sección transparente destinada al pez, (6) termómetro, (7) electrodo polarográfico y (8) flujómetros. 17
- Figura 3. Sistema de agua recirculada para mantener la temperatura constante dentro de los canales de nado y las cámaras respirométricas. 18
- Figura 4. Cámaras respirométricas donde se midió el metabolismo de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (1) Depósitos con agua de mar saturada con oxígeno comprimido, (2) electrodo polarográfico para medir la concentración de oxígeno, (3) cámara respirométrica, (4) termómetro y (5) baño de agua recirculada. 26
- Figura 5. Metabolismo activo en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Cada punto representa el promedio en la tasa del metabolismo activo de 3 peces. EDE es el efecto dinámico específico y las líneas punteadas indican que esos días no se realizaron mediciones. 34
- Figura 6. Metabolismo activo y de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Las barras verticales representan la desviación estándar. 36
- Figura 7. Transformación semi logarítmica del metabolismo activo ■ y de rutina ○ de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a las diferentes velocidades de flujo, para obtener por extrapolación lineal el valor del metabolismo estándar. Las barras verticales representan la desviación estándar. 38

- Figura 8. Metabolismo de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Cada punto representa el promedio en la tasa metabólica de rutina de 3 peces. *EDE* es el efecto dinámico específico y las líneas punteadas indican que esos días no se realizaron mediciones. 41
- Figura 9. Eficiencia de utilización de la energía derivada a crecimiento (K_1) y eficiencia de utilización de la energía asimilada derivada a crecimiento (K_2) en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. 46
- Figura 10. Costos bruto ■ y neto Ⓢ de transporte en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo y los valores calculados para las velocidades óptimas ♠ de Weihs (1977) y ♦ Videler (1993) respectivamente. 48
- Figura 11. Diagrama de movimiento para cada velocidad de nado en juveniles de *Totoaba macdonaldi*. El eje x representa la longitud total del pez y el eje z la amplitud en las ondulaciones laterales. (F) es el punto pivote o *fulcrum* y (A) es la amplitud de la aleta caudal. 52

LISTA DE TABLAS.

Tabla I.	Características fisicoquímicas de los estanques donde se aclimataron a los juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> .	14
Tabla II.	Registro de las velocidades medidas en cm s^{-1} y en long pez s^{-1} en los estanques donde se aclimató a los juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> .	14
Tabla III.	Registro de los tiempos promedio de familiarización y de medición en el que los organismos consumieron el 30% del total de oxígeno en los canales de nado, donde se midió el metabolismo activo en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	19
Tabla IV.	Registro de los tiempos promedio de familiarización y de medición en el que los organismos consumieron el 30% del total de oxígeno en las cámaras respirométricas, donde se midió el metabolismo de rutina en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	27
Tabla V.	Prueba no paramétrica de Tukey con un $\alpha = 0.01$ para encontrar diferencias significativas entre los valores de metabolismo activo en cada velocidad de flujo.	35
Tabla VI.	Análisis de regresión con un $\alpha = 0.05$ para comprobar tanto la significancia del modelo lineal y del intercepto entre la velocidad de flujo y la tasa metabólica activa.	39
Tabla VII.	Cálculo de las diferentes amplitudes metabólicas en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	39
Tabla VIII.	Balance bioenergético en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	43
Tabla IX.	Porcentajes de la energía destinada a cada término del balance energético en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	44
Tabla X.	Cálculo del rango energético (<i>RE</i>), del costo bruto de transporte (<i>CBT</i>) y del costo neto de transporte (<i>CNT</i>) en juveniles de <i>Totoaba macdonaldi</i> aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.	49

1. INTRODUCCIÓN.

Actualmente, numerosas especies de peces marinos están en listas de asociaciones internacionales y dependencias gubernamentales, las cuales evalúan el riesgo de que las poblaciones naturales se vean disminuidas o desaparezcan en el corto plazo. Entre las medidas de protección que se han establecido para disminuir este riesgo, están la imposición de vedas temporales o permanentes, el establecimiento de una talla mínima de captura y los programas de repoblamiento. Es el caso de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*).

Dentro de estos programas se establece como prioridad, mantener las condiciones del laboratorio similares a las del ambiente, ya que esto puede significar producir organismos mejor acondicionados para la introducción en el medio natural. Sin embargo, se debe considerar que los peces realizan un proceso de familiarización a las condiciones artificiales impuestas en el laboratorio. Este proceso se conoce como aclimatación y en la literatura se encuentra asociado principalmente a los cambios térmicos (Prosser y Brown, 1968; Schmidt-Nielsen, 1997) pero poco se conoce de la aclimatación de los peces a la velocidad de la corriente.

La velocidad de la corriente es una de las condiciones ambientales que debe considerarse en el proceso de aclimatación, debido a que ésta influye sobre la capacidad que puedan desarrollar los peces liberados para realizar diversas actividades como: conseguir alimento, escapar de posibles depredadores, reproducirse y participar en movimientos migratorios.

T. macdonaldi, es un pez endémico del Golfo de California, México. Se distribuye en la región occidental del Golfo desde la desembocadura del Río Colorado hasta Mulegé, Baja California Sur y por el oriente hasta la desembocadura del Río Fuerte en Sinaloa (Ruiz-Durá, 1980). Es el miembro de mayor tamaño de la familia *Sciaenidae*, alcanza longitudes de 2 metros y pesos mayores a los 100 kilogramos (Flanagan y Hendrickson, 1976).

T. macdonaldi actualmente se encuentra en la lista de especies en peligro de extinción (Apéndice I de la "Convention on International Trade in Endangered Species" [CITES], 1976; Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059-94) y desde 1975 el Gobierno Mexicano prohibió su pesca indefinidamente (Diario Oficial de la Federación, 1975). Entre las razones mencionadas para declarar esta veda total están el cambio en las condiciones hidrográficas del Alto Golfo de California, considerado la zona de reproducción y crianza de esta y otras especies; así como a la sobrepesca de la que fue objeto durante los años 30's, 40's y 60's con capturas de hasta 2000 toneladas al año (Barrera-Guevara, 1990).

Entre las variables oceanográficas más relevantes del Alto Golfo de California están las velocidades de las corrientes ocasionadas por la marea, que van desde 1.5 m s^{-1} en las partes bajas hasta 3 m s^{-1} fuera de la boca del Río Colorado y se consideran las fuerzas más importantes en el movimiento del agua en esa zona (García-Silva, 1996). Los adultos de totoaba llegan a las zonas de reproducción cerca del delta del Río Colorado durante la primavera donde permanecen hasta la época de desove en verano, para después emigrar a principios del otoño hacia aguas más frías en el sur (Barrera-Guevara, 1990). Se cree que los juveniles permanecen en este lugar durante 2

años antes de emigrar hacia regiones más profundas (Cisneros-Mata, *et al.*, 1995). A pesar de ser una especie en peligro de extinción, es poca la información que se tiene sobre su fisiología, metabolismo y crecimiento durante cada una de las etapas de su desarrollo.

Actualmente se realizan esfuerzos en la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California para lograr su cultivo en cautiverio con miras al repoblamiento (Morales-Ortiz, 1999; Ortiz-Viveros, 1999; Sandoval-Garibaldi, [en revisión]; Talamás-Rohana, [escrito en proceso]; True *et al.*, 1997a y b). Debido a que se trata de una especie en peligro de extinción, es necesario conocer la respuesta a la aclimatación de *T. macdonaldi* a diferentes condiciones de la corriente, ya que esta aproximación permitirá establecer los niveles mínimos de mantenimiento en el laboratorio para obtener organismos capaces de sobrevivir a las condiciones del medio natural.

1.1 ANTECEDENTES.

La aclimatación se define como el cambio compensador en el desempeño fisiológico de un organismo en condiciones de laboratorio. Si la aclimatación del organismo es completa entonces su desempeño fisiológico se mantendrá sin cambios drásticos (Hoar, 1978; Prosser y Brown, 1968, Schmidt-Nielsen, 1997). Sin embargo, la medición de la aclimatación sólo se ha establecido en condiciones controladas, donde lo que se busca es la respuesta de los organismos ante una sola variable ambiental; pero en el medio natural es imposible que sólo un factor ambiental influya en los organismos, así como también es difícil que los animales se mantengan por mucho

tiempo en sitios donde las condiciones les sean adversas. Generalmente buscan lugares donde las condiciones les signifiquen el menor gasto energético. Al ajuste fisiológico que realizan los organismos a las condiciones del medio natural se conoce como aclimatización. Sobre este último punto, los estudios realizados en condiciones controladas en las cuales el pez es forzado a nadar a una velocidad constante contra corriente no explican la cantidad de energía utilizada por el pez en el medio ambiente, pero permiten hacer una aproximación (Jobling, 1994).

Existen por otra parte, diversas formas para medir las respuestas de los organismos ante los cambios ambientales. Los métodos más utilizados miden la producción de calor y pueden registrarse directamente midiendo la pérdida de calor, o indirectamente midiendo las tasas de consumo de oxígeno y la producción de CO_2 . El método indirecto involucra el cálculo del coeficiente de respiración (RQ) lo que permite estimar el sustrato metabólico utilizado durante el metabolismo (Jobling, 1994, Schmidt-Nielsen, 1997). Por otra parte, en estudios con peces es usual medir el consumo de oxígeno pero no la producción de CO_2 , así que la estimación de la producción de calor requiere que se hagan suposiciones sobre el tipo de sustrato metabólico utilizado (Jobling, 1994; Videler, 1993).

Entre las medidas de consumo de oxígeno se reconocen tres tipos de niveles metabólicos básicos: la tasa de metabolismo estándar o de reposo, la tasa de metabolismo ligada a la alimentación o post-absorción y la tasa de metabolismo activo o motor. Sin embargo, como los peces son organismos 100% móviles, las anteriores definiciones causan cierta confusión. Según Lucas (1996), la tasa de metabolismo estándar es el consumo de oxígeno cuando la velocidad del pez es igual a cero y no se

presentan efectos de la alimentación. Este concepto era definido antes como tasa de metabolismo basal, pero actualmente sólo se aplica para mediciones en aves y mamíferos. El efecto dinámico específico (*EDE*) es el incremento en la tasa de consumo de oxígeno como consecuencia de la ingestión de una ración alimenticia. Por último, la tasa de metabolismo activo corresponde al consumo de oxígeno producto de una actividad motora como el nado. Sin embargo, como es imposible mantener a un pez en completo reposo es difícil medir la tasa de metabolismo estándar; por lo que este valor se obtiene extrapolando la tasa de consumo de oxígeno medida a diferentes velocidades hasta alcanzar la velocidad cero (Jobling, 1994). Por la dificultad que implica medir la tasa estándar, surge la necesidad de formular un nuevo concepto: la tasa de metabolismo de rutina, que se define como la tasa de consumo de oxígeno de un organismo que está en un nivel mínimo de actividad (Lucas, 1996).

Existe por otra parte, una clara diferencia entre los niveles de actividad natatoria que pueden alcanzar los peces: el nado que se realiza a altas velocidades y que puede mantenerse sólo por periodos breves, y el nado efectuado a bajas velocidades que puede sostenerse por períodos más prolongados. En consecuencia, es usual clasificar la actividad natatoria como: sostenida, prolongada y extrema. Esta clasificación no sólo define la duración de la actividad, sino también indica los sustratos y los caminos metabólicos empleados para proveer la energía requerida (Hartwell y Otto, 1991; Jobling, 1994; Videler, 1993).

El término velocidad sostenida se aplica al ejercicio que puede mantenerse por períodos largos sin llegar a la fatiga por lo que, teóricamente, la velocidad sostenida puede mantenerse indefinidamente. Para fines prácticos las velocidades sostenidas son

aquellas que pueden mantenerse por períodos de 200 minutos o más (Davis *et al.*, 1963; Hartwell y Otto, 1991; He y Wardle, 1988; Jobling, 1994; Puckett y Dill, 1984; Rome *et al.*, 1990).

La velocidad prolongada es de menor duración que la velocidad sostenida (de 20 segundos a 200 minutos). La consecuencia a la exposición continua de esta velocidad es observar un agotamiento físico en el pez. Se dice que un pez está fatigado o agotado cuando no es capaz de mantener una velocidad sostenida por más tiempo (Davis *et al.*, 1963; Davison *et al.*, 1990; Hartwell y Otto, 1991; He y Wardle, 1988; Jobling, 1994; Jones, 1982; Kaufmann, 1990). En esta velocidad existe una subdivisión conocida como velocidad crítica, en la que se realizan incrementos pequeños y continuos en la velocidad hasta obtener que el pez se fatigue. La velocidad crítica se calcula entonces, a partir de los resultados obtenidos en la velocidad máxima alcanzada antes que el pez llegue al agotamiento (Beamish *et al.*, 1988; Bernatchez y Dodson, 1985; Hartwell y Otto, 1991; Jobling, 1994; Jones, 1982; Parsons y Sylvester, 1992; Webb, 1971b; Webb, 1993).

La velocidad extrema es aquella que puede mantenerse por periodos muy breves, generalmente menores a los 20 segundos. Esta velocidad se caracteriza en su fase inicial por un cambio en la velocidad (aceleración) seguida de un periodo en que la velocidad se mantiene constante en una dirección determinada. (Blake, 1983; Hartwell y Otto, 1991; Jobling, 1994; Jones, 1982; Puckett y Dill, 1984).

Otro término que se ha utilizado para comprender el desarrollo metabólico de los peces a diferentes grados de actividad es la velocidad óptima, definida como la velocidad donde la energía consumida por unidad de distancia es mínima. Weihs

(1977) desarrolló un modelo teórico para calcular la velocidad óptima y obtuvo predicciones muy exactas para diferentes especies de peces.

Existen en la literatura otros índices que han sido utilizados para estimar la capacidad aeróbica de los organismos. Entre los más importantes está la amplitud metabólica, que expresa la cantidad de energía que utilizan los peces para la locomoción y es definida por Fry (1947) como la diferencia entre las tasas metabólicas activa y estándar. Otros índices metabólicos propuestos son la amplitud relativa definida por Wieser *et al.* (1985) como la diferencia entre la tasa metabólica activa y la tasa de rutina y se refiere a la cantidad de energía que el pez utiliza sólo para nadar, así como la amplitud de rutina que se refiere a la energía empleada durante la actividad de rutina. Aunque muchos autores prefieren expresar el incremento de la respiración sobre la tasa metabólica estándar como la amplitud factorial (Kaufmann, 1990).

La tasa de energía necesaria gastada por los organismos para generar los movimientos y las fuerzas que interactúan con el agua constituyen los costos del nado. Los peces utilizan oxígeno para oxidar los sustratos ricos en energía obtenidos del alimento, y la energía liberada es utilizada para el mantenimiento, el crecimiento, la reproducción y otras actividades como la locomoción. (Videler, 1993).

Uno de los índices más importantes es el costo de transporte, que se define como el costo energético por unidad de masa en movimiento (natación) dividido por una unidad de distancia determinada (Lucas, 1996). Entre los trabajos realizados sobre este concepto, están el de Videler y Nolet (1990) quienes compararon los costos del nado de organismos pertenecientes a diversas taxa a una velocidad óptima y los

relacionaron con la masa corporal y el número de Reynolds. Este número expresa la razón entre la longitud y la velocidad de cualquier partícula ajena con respecto a la densidad y la viscosidad del fluido. El valor en el número de Reynolds varía de menos de la unidad en un protozoo hasta 10^8 para una ballena azul. Un número de Reynolds grande está relacionado con organismos de mayor tamaño, capaces de nadar independientemente del movimiento del agua. Las fuerzas dominantes que afectan a la velocidad del organismo son la resistencia al fluido y la fuerza horizontal. Los animales pequeños, como las larvas de los peces, son incapaces de nadar contra corriente por lo que las fuerzas más importantes que se consideran en el desarrollo de la velocidad son el peso del organismo y su flotabilidad. (Fuiman, 1986; Schmidt-Nielsen, 1997; Videler, 1993).

Una aproximación diferente en la estimación del costo de transporte la realizó Parsons (1990) quien calculó el costo de la velocidad óptima de nado y el costo de transporte a distintas velocidades en especímenes de la cornuda tiburo (*Sphyrna tiburo*). Encontró que las velocidades óptimas predichas utilizando el modelo de Weihs (1977) fueron similares a las velocidades óptimas observadas en esta especie. Bernatchez y Dodson (1985) por otra parte, estudiaron la influencia de la temperatura y la velocidad del agua en el desempeño locomotor de *Coregonus clupeaformis* y de *C. artedii* y hallaron que el costo neto de transporte fue el doble en *C. artedii* que en *C. clupeaformis* a cualquier velocidad de nado.

Continuando con los estudios sobre las estimaciones en el costo de nado de diferentes especies de peces, Belokopytin y Abolmasova (1988) midieron el metabolismo energético bajo diferentes velocidades de nado en 5 especies de peces

voladores del Atlántico tropical y encontraron que el gasto de energía es mayor a la velocidad óptima que el que se presenta durante el metabolismo de rutina. Webb (1971) por su parte, calculó la eficiencia aeróbica del nado en niveles de velocidad cercanos a la fatiga en ejemplares de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) y encontró que el metabolismo aeróbico es el que más contribuye al gasto total de energía conforme aumenta la velocidad del nado. Beamish (1978) revisó la capacidad del nado de varias especies de peces y comparó los costos de transporte obtenidos utilizando diferentes canales de nado y procedimientos experimentales. Schmidt-Nielsen (1972) expresó la eficiencia de la locomoción en términos del costo de transporte como la razón de la tasa metabólica en $\text{cal h}^{-1} \text{g}^{-1}$ a una velocidad dada en km h^{-1} . También hizo una comparación entre los costos energéticos que implican correr, volar o nadar y encontró que la actividad locomotora menos costosa de las tres estudiadas es el nado.

Es importante sin embargo, relacionar estas tasas metabólicas medidas en diferentes condiciones de actividad con la calidad y la cantidad de la dieta, porque cada biomolécula; lípidos, carbohidratos o proteínas, aportan un equivalente energético diferente al organismo (Lucas, 1996). Esto condiciona las diferentes respuestas de los peces a las distintas condiciones y velocidades de nado. A este respecto, Dabrowski, (1986) midió el contenido proteínico del alimento y lo relacionó con el metabolismo post-absorción en el salmón *Salmo salar*, para lo cual desarrolló una cámara respiratoria circular en la que midió las tasas de consumo de oxígeno y las tasas de excreción de amonio en el salmón recién alimentado y lo relacionó con la velocidad de nado. Pudo diferenciar claramente entre la energía utilizada durante el ejercicio, el incremento en la tasa de consumo de oxígeno como consecuencia de la ingestión de una ración

alimenticia (EDE) y el metabolismo estándar. Una aproximación diferente la realizaron Lauff y Wood (1997) y encontraron que los juveniles de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) utilizan a los lípidos como fuente metabólica durante el ejercicio aeróbico sostenido. Por otra parte, Muir y Niimi (1972) estudiaron las tasas metabólicas activa y estándar relacionadas con el consumo de alimento en ejemplares del aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) a diferentes velocidades y hallaron que el consumo de oxígeno se eleva después de la ingestión y éste aumento depende de la cantidad de la ración alimenticia.

Los estudios mencionados anteriormente demuestran la importancia que tiene conocer las diferentes respuestas fisiológicas de los peces a la velocidad de la corriente. *T. macdonaldi* es una especie en peligro de extinción, por lo que conocer su respuesta a las diferentes condiciones de nado, permitirá establecer las velocidades adecuadas de la corriente para mantener a los organismos en el laboratorio y obtener peces capaces de sobrevivir a las condiciones del medio natural.

2. OBJETIVOS.

* GENERAL:

Medir la respuesta fisiológica a la aclimatación del ejercicio sostenido en juveniles de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) utilizando el consumo de oxígeno como indicador.

* PARTICULARES:

- ◆ Medir el metabolismo activo en juveniles de *T. macdonaldi* aclimatados a cuatro distintas velocidades de corriente y a diferentes tiempos de aclimatación.
- ◆ Medir el metabolismo de rutina en juveniles de *T. macdonaldi* aclimatados a cuatro distintas velocidades de corriente y a diferentes tiempos de aclimatación.
- ◆ Inferir por extrapolación a partir del metabolismo activo, el metabolismo estándar en juveniles de *T. macdonaldi*.
- ◆ Conocer el presupuesto energético en la aclimatación de juveniles de *T. macdonaldi* en cada una de las cuatro velocidades de corriente.
- ◆ Evaluar el tipo de nado y los propulsores utilizados por juveniles de *T. macdonaldi* expuestos a cada una de las velocidades de corriente.

3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.1 ORIGEN DE LOS ORGANISMOS.

Los organismos utilizados se obtuvieron de un stock de reproductores, mantenidos en las instalaciones de la Unidad de Biotecnología en Piscicultura, de la Facultad de Ciencias Marinas, inducidos al desove por medio de hormonas. Los juveniles de *Totoaba macdonaldi* nacieron el 24 de agosto de 1999 y contaban con 11 meses de edad al inicio de los experimentos.

3.2 ACLIMATACIÓN Y MANTENIMIENTO DE LOS ORGANISMOS.

Cuatro grupos de 30 organismos se colocaron aleatoriamente en 4 estanques circulares de fibra de vidrio con fondo cónico y capacidad de 500 litros cada uno (Figura 1). En éstos estanques se mantuvieron 4 diferentes velocidades en el flujo de agua: 0, 10, 20 y 30 cm s^{-1} ; que fueron calculadas y registradas diariamente utilizando el método Lagrangeano. Este método consistió en soltar una boya a la deriva dentro del estanque y medir el tiempo en que recorrió el perímetro externo del estanque (382.0 cm). Se midió también el tiempo en que la boya recorrió una vuelta lo más cercana posible al centro del estanque (119.7 cm). Debido a la forma circular con fondo cónico de los estanques fue necesario diseñar un sistema en la entrada de agua para que la velocidad en cualquier punto dentro del estanque fuera la misma (Figura 1 y Tabla I). Asimismo, se registró diariamente la temperatura y se calculó el número de veces que se recambió el volumen total de cada estanque en un día, así como el gasto de agua por cada estanque (Tabla I). Las horas luz-oscuridad (12L-12O) y la salinidad

del agua de mar (33‰) se mantuvieron constantes durante todo el experimento.

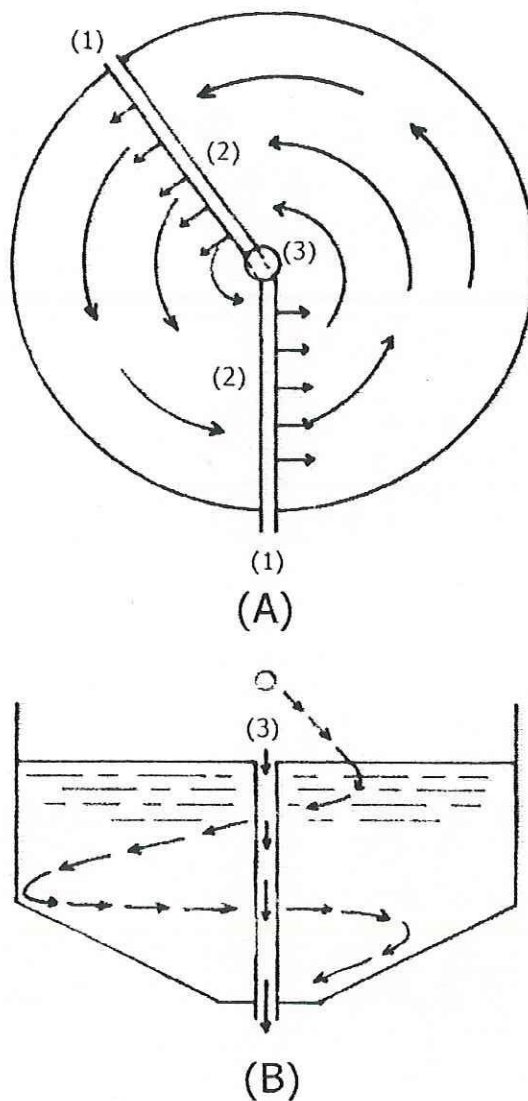


Figura 1. Sistema de estanques donde permanecieron los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (A) Vista de planta, (B) vista lateral del estanque. (1) entrada de agua, (2) aspersores para mantener la velocidad uniforme dentro del estanque y (3) desagüe.

Tabla I. Características fisicoquímicas de los estanques donde se aclimataron a los juveniles de *Totoaba macdonaldi*.

T (°C)	Gasto por estanque (l s ⁻¹)	Recambio (% día ⁻¹)	Cálculo velocidad Perímetro (cm s ⁻¹)	Cálculo velocidad Centro (cm s ⁻¹)
21.3 ± 0.75	0.047	812	0 ± 3.69	1.95 ± 2.51
21.4 ± 0.73	0.066	1140	10.86 ± 3.31	10.92 ± 3.14
21.3 ± 0.73	0.117	2021	21.53 ± 2.49	20.32 ± 2.55
21.4 ± 0.72	0.205	3542	31.32 ± 2.16	30.04 ± 3.97

Para realizar comparaciones entre peces de diferentes especies y/o tallas se acostumbra registrar las velocidades en longitudes de pez s⁻¹ (Beamish, 1970). La Tabla II resume las velocidades medidas en cm s⁻¹ y en long pez s⁻¹ en cada estanque de aclimatación, considerando una longitud total promedio de los organismos de 29.5±1.698 cm.

Tabla II. Registro de las velocidades medidas en cm s⁻¹ y en long pez s⁻¹ en los estanques donde se aclimató a los juveniles de *Totoaba macdonaldi*.

Velocidad de flujo (cm s ⁻¹)	Velocidad de flujo (long pez s ⁻¹)
0	0
10	0.33
20	0.67
30	1

Los organismos en todas las velocidades de corriente se mantuvieron durante 37 días dentro de los estanques de aclimatación con aireación constante y alimentación a saciedad.

3.3 METABOLISMO ACTIVO.

Las mediciones en el consumo de oxígeno se alternaron cada cuatro días, de tal manera que los organismos de cada condición presentaron al final del experimento el mismo tiempo de aclimatación. Así el día 6 de julio del 2000 comenzó el tiempo de aclimatación para los organismos a la velocidad cero, el día 7 los organismos a 0.33 long s^{-1} , el día 8 los organismos a 0.67 long s^{-1} y el día 9 los organismos a 1 long s^{-1} . Se utilizaron 3 organismos por cada día de medición que tenían 24 horas sin recibir alimento para evitar una sobreestimación en el consumo de oxígeno por el efecto dinámico específico (*EDE*) (Jobling, 1994).

Se construyeron dos canales de nado de PVC con capacidad de 6.6875 y 6.625 litros siguiendo las especificaciones descritas por Talamás-Rohana (1996) (Figura 2). El flujo de agua dentro de cada canal se estableció empleando una bomba con potencia de un octavo de caballo de fuerza (Little Gigant, modelo TE-5-MD-SC) y se utilizaron 2 parrillas de tubos de plástico para mantener el flujo laminar dentro de los canales de nado. A lo largo de cada canal se colocaron llaves de purga para eliminar las burbujas de aire que quedaban atrapadas al introducir a los organismos. La sección del canal destinada al pez era transparente con un diámetro de 8 cm y una longitud aproximada de 35 cm.

Para mantener la temperatura del agua constante dentro de ambos canales, éstos se hallaban dentro de un baño de agua recirculada con un sistema de bombeo conectado a un intercambiador de calor (Aquanetics modelo AHP-12) (Figura 3). Una vez dentro de los canales de nado, se dejó que los organismos se acostumbraran al espacio confinado durante aproximadamente una hora y 30 minutos (Tabla III). El tiempo de reposo se estableció al observar que el pez comenzó a nadar continuamente contra la corriente y que sus movimientos operculares no eran tan marcados. También se tomó como indicador el que las diferencias en las lecturas en el consumo de oxígeno presentaran un comportamiento uniforme a lo largo del tiempo. Esto se logró manteniendo baja la velocidad del agua dentro del canal con recambio constante de agua saturada con oxígeno comprimido, para evitar una sobreestimación en el consumo de oxígeno debido al estrés (Videler, 1993).

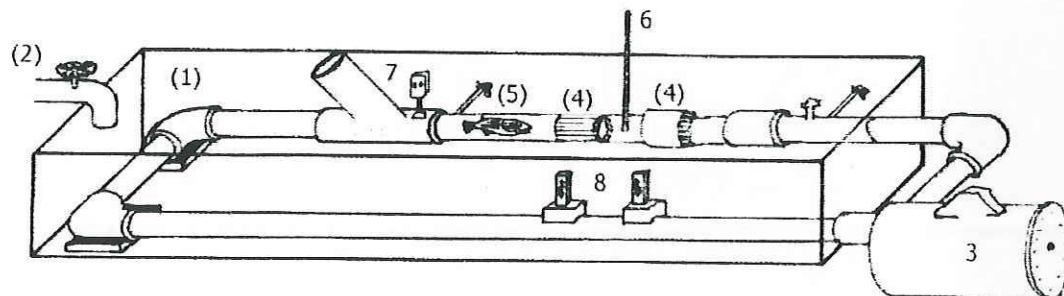


Figura 2. Canales de nado donde se midió el metabolismo activo en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (1) Baño de agua, (2) entrada de agua al baño, (3) bomba, (4) parrillas de tubos de plástico, (5) sección transparente destinada al pez, (6) termómetro, (7) electrodo polarográfico y (8) flujómetros.

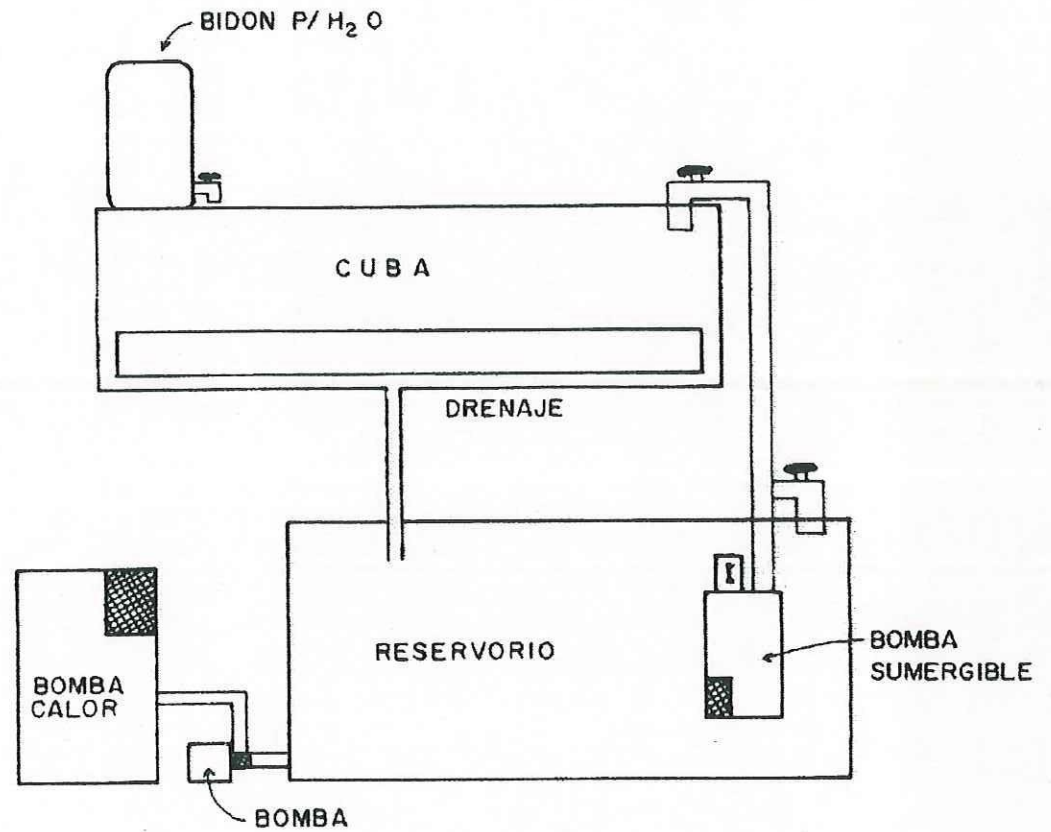


Figura 3. Sistema de agua recirculada para mantener la temperatura constante dentro de los canales de nado y las cámaras respirométricas.

Tabla III. Registro de los tiempos promedio de familiarización y de medición en el que los organismos consumieron el 30% del total de oxígeno en los canales de nado, donde se midió el metabolismo activo en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Velocidad (long pez s⁻¹)	Gasto flujómetro (gal min⁻¹)	tiempo promedio de familiarización canal (minutos)	Tiempo promedio medición 30% (minutos)
0.33	8	97	35
0.67	15	94	35
1	21	88	20

Transcurrido el tiempo de familiarización, se incrementó el flujo de agua dentro del canal hasta alcanzar la velocidad deseada, que fue visualizada en los flujómetros marca Blue White (modelos F-30100P y F-30100PR) colocados en serie sobre la tubería de retorno del canal. Se cerró el flujo de recambio de agua para medir la cantidad inicial de oxígeno utilizando electrodos polarográficos (ORION, modelo 97-08-99) conectados a un selector de canales (DIAMOND GENERAL, modelo RS-232) y a un multianalizador (ORION, modelo EA-940) y se continuó midiendo cada 5 minutos la disminución en el consumo de oxígeno hasta que la concentración final del gas llegó al 70% de la cantidad inicial. En ese momento, se suspendieron las lecturas y se reabrió el flujo para permitir un recambio de agua y evitar así un posible estrés respiratorio en los organismos de acuerdo con lo estipulado por Winberg (1956). Este procedimiento de medir cada 5 minutos hasta llegar al 70% de la concentración inicial de oxígeno, se repitió 3 veces en cada organismo que fue ejercitado dentro de los canales.

Con los valores de oxígeno disuelto y los tiempos de medición se calculó la tasa de consumo de oxígeno para cada organismo mediante la siguiente ecuación:

$$Q_{O_2} = \frac{O_2 * V * 60}{t * P}$$

Donde: Q_{O_2} = tasa de consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco).

O_2 = diferencia entre las lecturas inicial y final de oxígeno (mg/l).

V = diferencia de volumen entre el canal y el organismo (l).

60 = factor de conversión de minutos a horas.

P = peso seco del organismo (g).

t = tiempo (minutos).

3.4 METABOLISMO ESTÁNDAR, AMPLITUDES METABÓLICAS Y VELOCIDAD ÓPTIMA.

El valor de metabolismo estándar se obtuvo a partir de los valores transformados con logaritmos naturales, se calculó una función lineal para la velocidad de la corriente contra la tasa metabólica y se extrapoló a la velocidad cero para estimar la tasa metabólica estándar. Con los valores de las tasas metabólicas (activa, de rutina y estándar) se calcularon las amplitudes metabólica, de rutina, la relativa y la factorial; utilizando las siguientes fórmulas propuestas por Fry (1947) y Wieser *et al.* (1985).

$$a_{metabol} = \underline{QO_2act} - \underline{QO_2est}$$

$$a_{relat} = \underline{QO_2act} - \underline{QO_2rut}$$

$$a_{rut} = \underline{QO_2rut} - \underline{QO_2est}$$

$$a_{fact} = \frac{\underline{QO_2act}}{\underline{QO_2est}}$$

Donde:

$a_{metabol}$	=	amplitud metabólica (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
a_{relat}	=	amplitud relativa (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
a_{rut}	=	amplitud de rutina (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
a_{fact}	=	amplitud factorial (adimensional).
$QO_2 act$	=	tasa metabólica activa (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
$QO_2 rut$	=	tasa metabólica de rutina (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
$QO_2 est$	=	tasa metabólica estándar (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).

También se calcularon las velocidades óptimas utilizando dos modelos diferentes, uno propuesto por Weihs (1977) y el otro por Videler (1993):

$$v_{opt} = 0.503 * L^{0.45} \quad (\text{Weihs, 1977})$$

$$v_{opt} = \left[\frac{a}{(x-1)b} \right]^{\frac{1}{x}} \quad (\text{Videler, 1993})$$

Donde:

v_{opt}	=	velocidad óptima de nado (long pez s ⁻¹).
L	=	longitud total (long pez).
a	=	tasa metabólica estándar (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ peso seco).
x, b	=	coeficientes del modelo lineal (velocidad de la corriente vs. tasa metabólica).

3.5 PRESUPUESTO ENERGÉTICO.

Para estimar la distribución en el gasto de energía de los organismos una vez alcanzada la aclimatación, se utilizó el modelo bioenergético propuesto por Lucas (1996):

$$C = H + U + R + P$$

Donde: C = Consumo de alimento ($J h^{-1} g^{-1}$).

H = Producción de heces ($J h^{-1} g^{-1}$).

U = Excreción amoniacal ($J h^{-1} g^{-1}$).

R = Respiración ($J h^{-1} g^{-1}$).

P = Campo de crecimiento ($J h^{-1} g^{-1}$).

Para obtener los valores de cada uno de los términos del modelo bioenergético, se realizaron las siguientes mediciones:

3.5.1 CONSUMO DE ALIMENTO (C).

Todos los organismos fueron alimentados *ad libitum* durante el periodo experimental, pero sólo se utilizaron los datos de los últimos 4 días, una vez que los organismos alcanzaron la aclimatación. Transcurrido el periodo de alimentación, los restos de alimento fueron recogidos con un sifón, filtrados utilizando un tamiz con una luz de malla de $300\mu m$ y secados en una estufa a 60° . El alimento consumido se calculó como la diferencia en peso entre la cantidad de alimento inicial y la final.

Posteriormente se calculó la tasa de consumo de alimento por gramo de biomasa seca considerando el peso seco promedio de los organismos para cada velocidad de flujo.

3.5.2 PRODUCCIÓN DE HECES (*H*).

Para conocer la tasa de egestión para cada condición de nado, se colectaron las heces durante los últimos 4 días de aclimatación del fondo de los estanques, utilizando un sifón y un tamiz con una luz de malla de 100 μ m con el fin de evitar pérdidas durante la colecta. Las heces se colocaron dentro de una estufa a 60°C por 48 horas hasta obtener peso seco. Los resultados se dividieron entre la biomasa total de cada estanque expresada en peso seco que existía al momento de realizar la colecta de las heces.

3.5.3 EXCRECIÓN AMONIACAL (*U*).

Las lecturas de la concentración de los desechos nitrogenados se hicieron tanto en las cámaras respirométricas como en los canales de nado durante los últimos 19 días de aclimatación en cada velocidad de flujo. Se colectaron 2 muestras de agua, la muestra inicial se tomó al comenzar el experimento, inmediatamente después de eliminar el recambio de agua y antes de medir la concentración inicial de oxígeno. La muestra final se tomó al término de las lecturas de oxígeno. Las mediciones se hicieron utilizando un electrodo para medir amonio (ORION, modelo 95-12) conectado a un analizador de iones (ORION, modelo 1260).

Al finalizar todos los experimentos, se tomaron controles tanto en las cámaras respirométricas como en los canales de nado, para compensar las lecturas en la

concentración de los desechos nitrogenados debido a la actividad bacteriana. Esto se realizó siguiendo el mismo procedimiento en la medición de la excreción amoniacal, pero ahora con los canales y las cámaras sin organismos. Se calcularon las tasas de excreción de amonio para cada organismo mediante la siguiente ecuación:

$$Q_{NH_4} = \frac{NH_4 * V * 60}{t * P}$$

Donde: Q_{NH_4} = tasa de excreción de amonio ($mg\ NH_4\ h^{-1}\ g^{-1}$ peso seco).

NH_4 = diferencia entre las lecturas inicial y final de amonio (mg/l).

V = diferencia de volumen entre la cámara y el organismo (l).

60 = factor de conversión de minutos a horas.

P = peso seco del organismo (g).

t = tiempo (minutos).

3.5.4 METABOLISMO DE RUTINA (R).

Una vez finalizadas las mediciones del metabolismo activo, los organismos fueron colocados en las cámaras respirométricas para medir el metabolismo de rutina (Figura 4). Estas cámaras de sello hermético permitían mantener una temperatura constante que era controlada por el mismo sistema de agua recirculada que se utilizó para los canales de nado. Para asegurar que la temperatura del agua dentro de las cámaras permanecía constante, se midió la temperatura al inicio y al término de las mediciones de oxígeno, obteniéndose un promedio de $20.56 \pm 0.66^\circ C$.

Se dejó que los organismos se tranquilizaran dentro de las cámaras por aproximadamente 95 minutos (Tabla IV). Durante el tiempo de familiarización se

mantuvo un recambio constante de agua saturada con oxígeno comprimido y una vez que los organismos estaban tranquilos, se procedió a tomar la lectura inicial de oxígeno y se cerró el flujo de agua. Se registraron los tiempos de familiarización dentro de las cámaras y el tiempo en el que los organismos consumieron el 30% del oxígeno inicial (Tabla IV).

La utilización de oxígeno comprimido durante los experimentos se debe a la dependencia directa que existe entre la tasa metabólica y la concentración del gas en el agua, siempre y cuando la concentración del oxígeno en el medio sea baja; ya que a concentraciones mayores del gas, la tasa metabólica resulta independiente (Schmidt-Nielsen, 1997).

La cantidad inicial de oxígeno se midió utilizando electrodos polarográficos y se continuó midiendo cada 5 minutos el consumo de oxígeno hasta que la concentración del gas llegó al 70% de la cantidad inicial. En ese momento, se suspendieron las lecturas y se reabrió el flujo para permitir un recambio de agua. Este procedimiento de medir cada 5 minutos hasta llegar al 70% de la concentración inicial de oxígeno, se repitió 3 veces en cada organismo que fue medido dentro de las cámaras respirométricas.

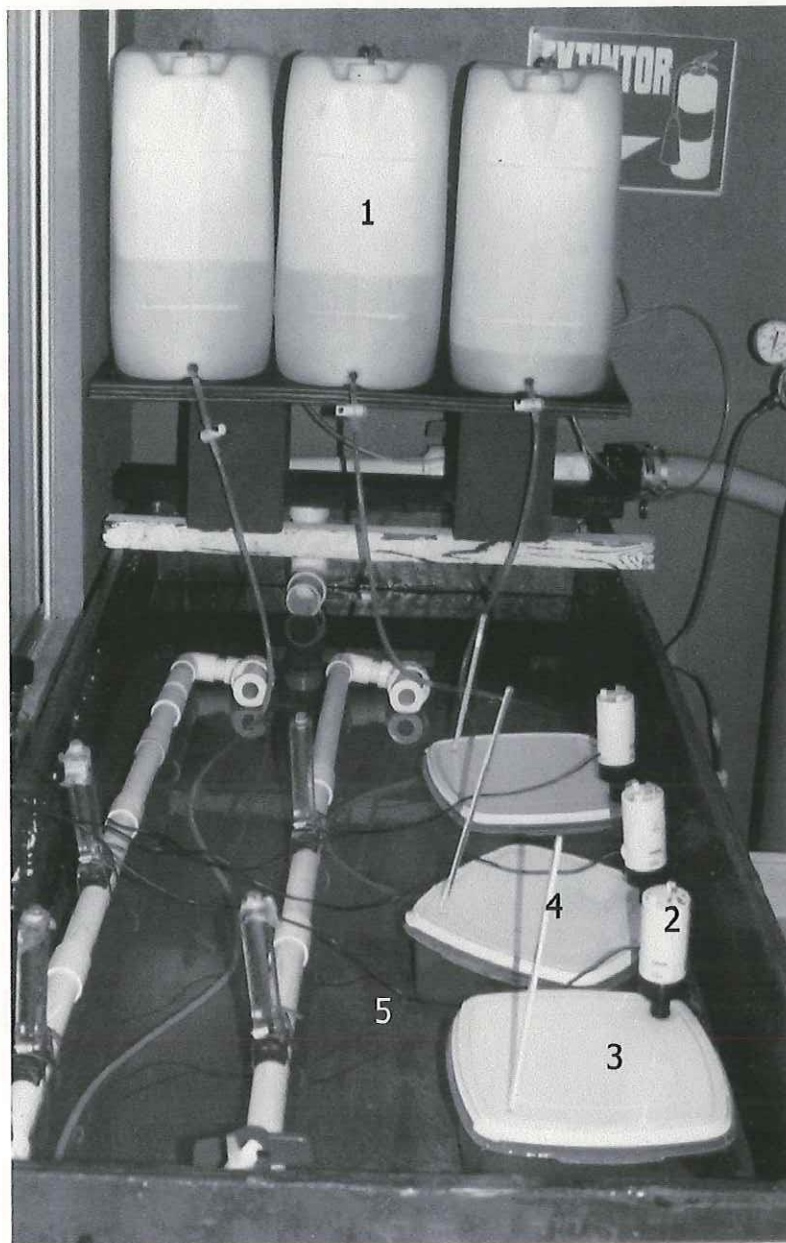


Figura 4. Cámaras respirométricas donde se midió el metabolismo de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. (1) Depósitos con agua de mar saturada con oxígeno comprimido, (2) electrodo polarográfico para medir la concentración de oxígeno, (3) cámara respirométrica, (4) termómetro y (5) baño de agua recirculada.

Tabla IV. Registro de los tiempos promedio de familiarización y de medición, en el que los organismos consumieron el 30% del total de oxígeno en las cámaras respirométricas, donde se midió el metabolismo de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Velocidad (long pez s⁻¹)	Tiempo promedio familiarización cámara (minutos)	tiempo promedio medición 30% (minutos)
0	95	30
0.33	95	37.5
0.67	90	42.5
1	72	40

Una vez finalizadas las medidas de consumo de oxígeno los organismos fueron sacrificados por enfriamiento, dejándolos por 30 minutos en un congelador a -20°C para evitar la pérdida de humedad y la degradación de los tejidos. Se les midió el volumen desplazado (ml), el peso húmedo (g) y la longitud total (cm). Posteriormente, fueron colocados dentro de una estufa a 60°C durante 48 horas para obtener peso seco y el porcentaje de humedad.

Al finalizar todos los experimentos, se tomaron controles tanto en las cámaras respirométricas como en los canales de nado para compensar las lecturas en el consumo de oxígeno debido a la actividad bacteriana. Esto se realizó siguiendo el mismo procedimiento en la medición del consumo de oxígeno, pero ahora con los canales y las cámaras sin organismos.

3.5.5 CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA.

Para conocer el contenido de materia orgánica libre de cenizas, se escogieron los 3 últimos organismos medidos y aclimatados de cada condición de flujo. Los organismos se hicieron harina gruesa utilizando un molino para carne y posteriormente se pasaron por un molino para café hasta hacer harina más fina. Para la incineración de las muestras por triplicado se utilizaron crisoles de porcelana, colocados previamente a peso seco por 4 horas en una mufla (VULCAN NEY, modelo 3-550) a 550°C para obtener su peso seco. Se tomó una muestra de aproximadamente 1 g de la harina obtenida y se incineró por 12 horas a 550°C. El contenido de materia orgánica y de cenizas se calcularon con las siguientes fórmulas:

$$\%cenizas = \frac{pini - pfinal}{pini} * 100$$

$$\%MO = 100 - \%cenizas$$

Donde: $pini$ = peso inicial de la muestra seca (g).

$pseco$ = peso final de la muestra (g).

MO = contenido de materia orgánica de la muestra (%).

3.5.6 CALORIMETRÍA.

Se realizó el cálculo del gasto energético de los organismos para cada condición de flujo una vez alcanzada la aclimatación. Con la harina de los peces y de las heces se hicieron pastillas por triplicado con un peso entre 0.5 y 0.2 g empleando una prensa (PARR) y se incineraron en un calorímetro (PARR, modelo 1281). Los valores calóricos del alimento, así como el porcentaje de cenizas de los mismos fueron proporcionados

por Talamás-Rohana (escrito en proceso). Para conocer el balance energético en cada condición de flujo, los valores fueron expresados en forma de tasas metabólicas estandarizadas por gramo de peso seco libre de cenizas h^{-1} y los valores calóricos convertidos a joules (1 caloría = 4.184 J). Para convertir la tasa de consumo de oxígeno (R) y la tasa de excreción amoniacal (U) a valores energéticos, se utilizaron los siguientes factores de conversión: 1 mg NH_4 = 20.5 J (Brafield, 1985) y 1 mg O_2 = 14.1 J (Videler y Nolet, 1990). Se utilizaron las siguientes ecuaciones propuestas por Lucas (1996):

$$Ab = C - H$$

Donde: Ab = tasa de absorción del alimento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

C = tasa de consumo de alimento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

H = tasa de producción de heces ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

$$As = Ab + U$$

Donde: As = tasa de asimilación del alimento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

Ab = tasa de absorción del alimento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

U = tasa de excreción amoniacal ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

$$As = P + R$$

Donde: As = tasa de asimilación del alimento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

P = energía disponible para crecimiento ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

R = tasa de consumo de oxígeno ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

$$K_1 = \frac{P}{C} * 100$$

Donde: K_1 = eficiencia de utilización de la energía derivada a crecimiento (adimensional).

P = energía disponible para crecimiento ($J g^{-1} h^{-1}$).

C = tasa de consumo de alimento ($J g^{-1} h^{-1}$).

$$K_2 = \frac{P}{As} * 100$$

Donde: K_2 = eficiencia de utilización de energía asimilada derivada a crecimiento (adimensional).

P = energía disponible para crecimiento ($J g^{-1} h^{-1}$).

As = tasa de asimilación del alimento ($J g^{-1} h^{-1}$).

3.6 COSTOS DE TRANSPORTE.

Con los datos de calorimetría y las tasas metabólicas para cada velocidad de flujo, se calcularon los costos de transporte para cada velocidad. Se calcularon el costo bruto de transporte (CBT) y el costo neto de transporte (CNT) propuestos por Kaufmann (1990) y el rango energético (RE) propuesto por Parsons y Sylvester (1992) para cada velocidad de flujo, utilizando las siguientes ecuaciones:

$$CBT = \frac{QO_2act}{v}$$

$$CNT = \frac{QO_2act - QO_2est}{v}$$

$$RE = \frac{E}{CBT * M}$$

Donde:	$CBT =$	costo bruto de transporte ($J g^{-1} km^{-1}$).
	$CNT =$	costo neto de transporte ($J g^{-1} km^{-1}$).
	$RE =$	rango energético (km).
	$QO_2 act =$	tasa metabólica activa ($J g^{-1} h^{-1}$).
	$QO_2 est =$	tasa metabólica estándar ($J g^{-1} h^{-1}$).
	$v =$	velocidad ($km h^{-1}$).
	$E =$	valor calórico de los peces (J).
	$M =$	masa del pez (g peso húmedo).

3.7 DESCRIPCIÓN DEL NADO A DIFERENTES VELOCIDADES.

Una vez finalizadas las mediciones en el consumo de oxígeno y antes de sacrificar a los animales, se hizo una descripción cualitativa a simple vista de la actividad natatoria de los peces y de los propulsores utilizados en cada una de las velocidades estudiadas.

3.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Se comprobó si todos los datos de consumo de oxígeno obtenidos tenían una distribución normal mediante una prueba $Q-Q$ (Tabla cuartil-cuartil). Se analizó la relación probable entre la velocidad del flujo de cada condición experimental y el metabolismo activo, mediante un análisis de varianza (ANOVA) no paramétrico de una vía para tratamientos independientes (Kruskall Wallis) con un $\alpha=0.05$. Se realizaron pruebas *a posteriori* de Tukey no paramétricas para encontrar las diferencias mínimas entre los tratamientos con un nivel de significancia de $\alpha=0.01$.

También se realizó un análisis de regresión para comprobar la significancia tanto del modelo lineal obtenido, a partir de la velocidad de la corriente contra la tasa metabólica activa, mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía con un $\alpha=0.05$, así como del intercepto mediante una prueba t con un $\alpha=0.05$. Todos los cálculos estadísticos se realizaron manualmente con ayuda del programa Microsoft Excel for Windows versión 97.

4. RESULTADOS.

4.1 METABOLISMO ACTIVO.

En la figura 5 se presenta el comportamiento de los valores de consumo de oxígeno durante el ejercicio aeróbico. Se observa que el consumo es mayor en las velocidades más altas y esta tendencia se conserva durante los 37 días de observación. En promedio el consumo fue 3.2, 2.6 y 1.6 veces mayor en la velocidad de 1 long s^{-1} que en las velocidades de 0, 0.33 y 0.67 long s^{-1} , respectivamente. Sin embargo, las diferencias significativas ($P < 0.01$) sólo se encontraron entre las velocidades de 0 y 1 long s^{-1} y 0.33 y 1 long s^{-1} respectivamente (Tabla V).

Durante los primeros días de medición, se presenta un comportamiento muy errático en las tasas de consumo, pero éste se estabiliza en los últimos días del experimento donde el proceso de aclimatación ha ocurrido. El efecto dinámico específico (*EDE*) medido en los días en que se alimentaron a los peces por error quedó enmascarado por el nivel de actividad. Cabe señalar que el consumo del día 37 sumado al *EDE* para la velocidad de 0 long s^{-1} ($0.68 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco) sobresale del resto de los valores para esta misma velocidad.

Debido a que no se tenían organismos suficientes en los estanques de aclimatación, se decidió suspender las lecturas en el consumo de oxígeno durante los días 25 y 29 para la velocidad 0.67 long s^{-1} y el día 29 para la velocidad 0 long s^{-1} . Por esto las curvas no son continuas en estos días y se presentan en la figura como líneas punteadas.

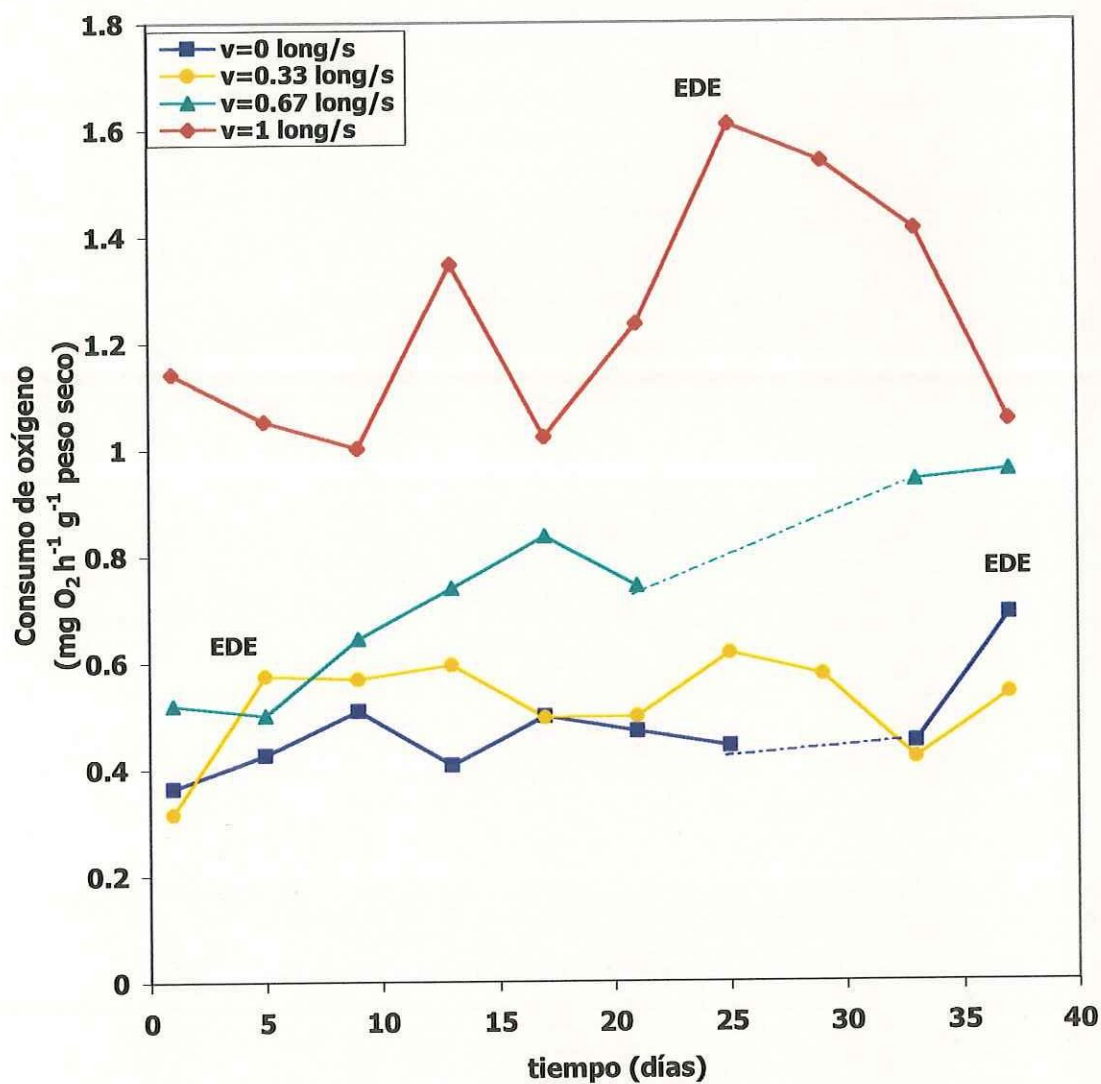


Figura 5. Metabolismo activo en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Cada punto representa el promedio en la tasa del metabolismo activo de 3 peces. *EDE* es el efecto dinámico específico y las líneas punteadas indican que esos días no se realizaron mediciones.

Tabla V. Prueba no paramétrica de Tukey con un $\alpha = 0.01$ para encontrar diferencias significativas entre los valores de metabolismo activo en cada velocidad de flujo.

Comparación	Q cal.	Q crit.	Decisión
v0 vs. v0.33	0.2660	3.144	b1 = b2
v0 vs. v0.67	2.3179	3.144	b1 = b3
v0 vs. v1	3.3775	3.144	b1 \neq b4
v0.33 vs. v0.67	2.2731	3.144	b2 = b3
v0.33 vs. v1	3.4339	3.144	b2 \neq b4
v0.67 vs. v1	1.0596	3.144	b3 = b4

En la figura 6 se presentan el metabolismo activo y el de rutina para las cuatro velocidades de nado durante los 37 días de medición. En todas las curvas se aprecia que el metabolismo de rutina se mantiene por debajo de $0.5 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco durante todo el experimento, mientras que los valores del metabolismo activo aumentan conforme se incrementa el nivel de actividad.

Por otra parte, las diferencias entre el metabolismo activo y el de rutina para cada velocidad son más grandes en las velocidades mayores, de 1.24 a 2.78 veces para la velocidad de 0.67 long s^{-1} y 1 long s^{-1} respectivamente. Lo cual concuerda con el patrón observado en la figura 5, donde a mayor velocidad se incrementa la tasa en el consumo de oxígeno en los juveniles de *T. macdonaldi*.

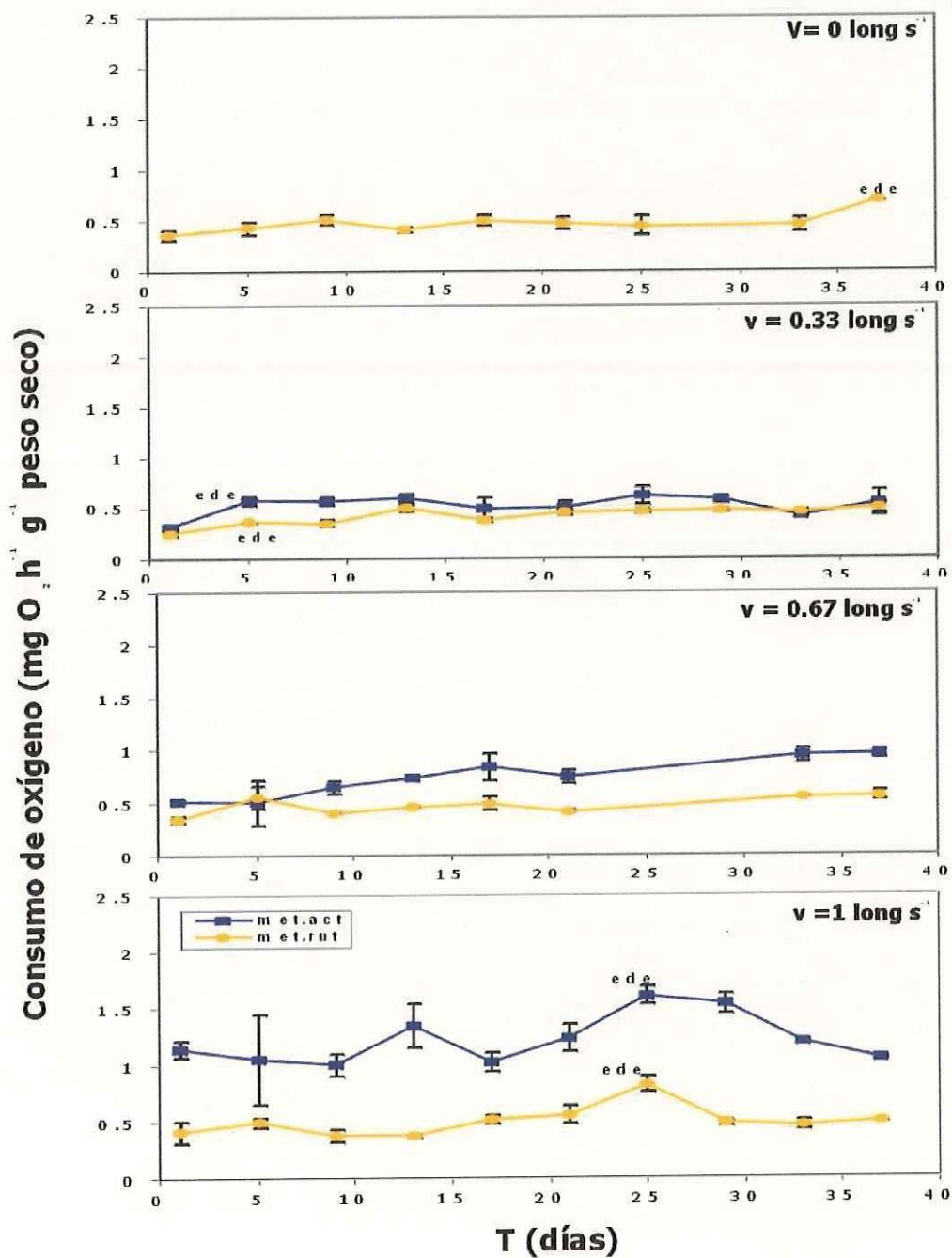


Figura 6. Metabolismo activo y de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Las barras verticales representan la desviación estándar.

4.2 METABOLISMO ESTÁNDAR Y AMPLITUDES METABÓLICAS

La figura 7 representa los valores del metabolismo activo y de rutina a cada velocidad de nado transformados con logaritmos naturales. Se observa una tendencia creciente en el consumo de oxígeno conforme aumenta la velocidad de la corriente; es decir, a mayor velocidad mayores son las tasas en el consumo de oxígeno, como también se apreció en el metabolismo activo de las figuras 5 y 6.

El valor del metabolismo estándar calculado para *T. macdonaldi* fue de 0.4199 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ peso seco. Este valor se obtuvo transformando el intercepto de la extrapolación lineal por medio de una función exponencial. La siguiente ecuación describe la relación entre la velocidad de la corriente y la tasa de consumo de oxígeno:

$$QO_2act = 0.4199e^{0.9982v}$$

Cabe señalar que se ajustó la mejor regresión a los datos de metabolismo, lo que se aprecia por el valor en el coeficiente de determinación ($R^2 = 0.8598$). Sin embargo, sólo el modelo lineal fue significativo ($P < 0.05$) (Tabla VI).

En la Tabla VII se observan los valores calculados para las amplitudes metabólicas que tienden a aumentar conforme aumenta la velocidad de la corriente; aunque en la amplitud de rutina ($QO_2rut - QO_2est$) este comportamiento es disímil, ya que el valor más alto se halla en la velocidad de 0.67 long s⁻¹. Esto puede atribuirse a que en esta velocidad se presentaron las mayores tasas en el metabolismo de rutina.

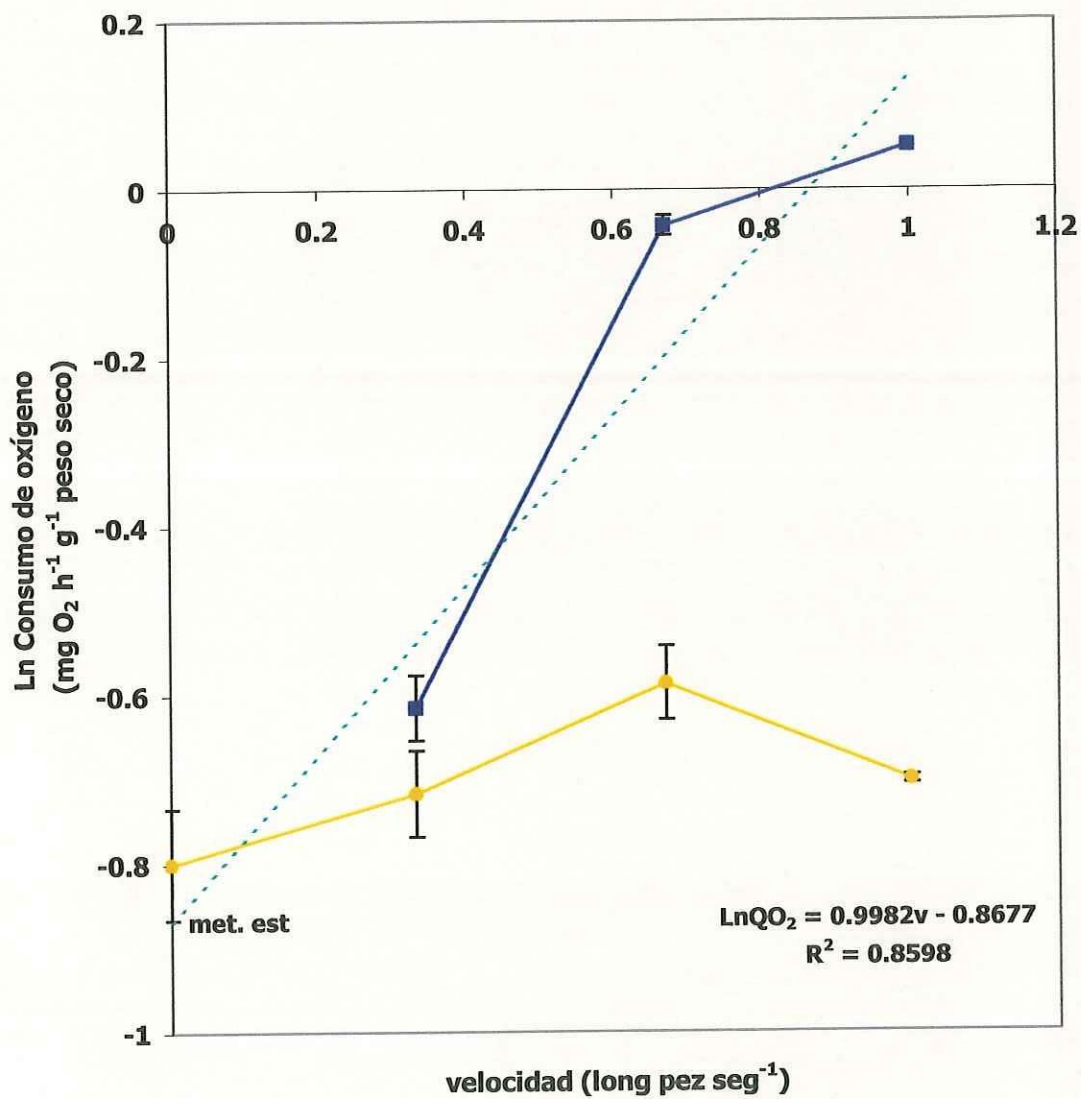


Figura 7. Transformación semi logarítmica del metabolismo activo ■ y de rutina ○ de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a las diferentes velocidades de flujo, para obtener por extrapolación lineal el valor del metabolismo estándar. Las barras verticales representan la desviación estándar.

Tabla VI. Análisis de regresión con un $\alpha = 0.05$ para comprobar tanto la significancia del modelo lineal y del intercepto entre la velocidad de flujo y la tasa metabólica activa.

Fuentes	g.l.	SS	MS	Fcalc.	Fcrit.	Decisión	tcalc.	tcrit.	Decisión
Regresión	1	0.5620	0.5620	30.8173	18.51	*	0.4114	4.303	**
Error	2	0.0364	0.01823						
Total	3	0.5985	0.1995						

* Diferencia significativa del modelo lineal, ** diferencia no significativa del intercepto.

Tabla VII. Cálculo de las diferentes amplitudes metabólicas en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Velocidad (long s ⁻¹)	ametabol (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	arelat (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	arut (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	afact (adimensional)
0	0.0293	0	0.0293	1.0699
0.33	0.1206	0.0523	0.0683	1.2874
0.67	0.5380	0.4013	0.1366	2.2813
1	0.6328	0.5566	0.0761	2.5070

ametabol = amplitud metabólica, *arelat* = amplitud relativa, *arut* = amplitud de rutina, *afact* = amplitud factorial.

4.3 METABOLISMO DE RUTINA.

En la figura 8 se observa la variación en las tasas del metabolismo de rutina para cada velocidad de nado. De forma general, el consumo de oxígeno es similar en todas las velocidades con valores de 0.2 a 0.6 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ peso seco. Sin embargo, el comportamiento en las curvas es más errático durante los primeros días de experimentación, mientras que el efecto de la aclimatación se aprecia más claramente

a partir del día 21 ya que los valores de consumo se comportan de manera más uniforme.

Los valores más altos observados en el día 25 para la velocidad 1 y el día 37 para la velocidad 0 (0.82 y $0.68 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco, respectivamente) se midieron en organismos previamente alimentados por error, y corresponde a la suma del metabolismo de rutina y el efecto dinámico específico (*EDE*) (Jobling, 1994). Aunque también se alimentó el día 4 a los organismos de la velocidad 0.33 long s^{-1} no se observa el efecto de la digestión del alimento en las lecturas de consumo de oxígeno.

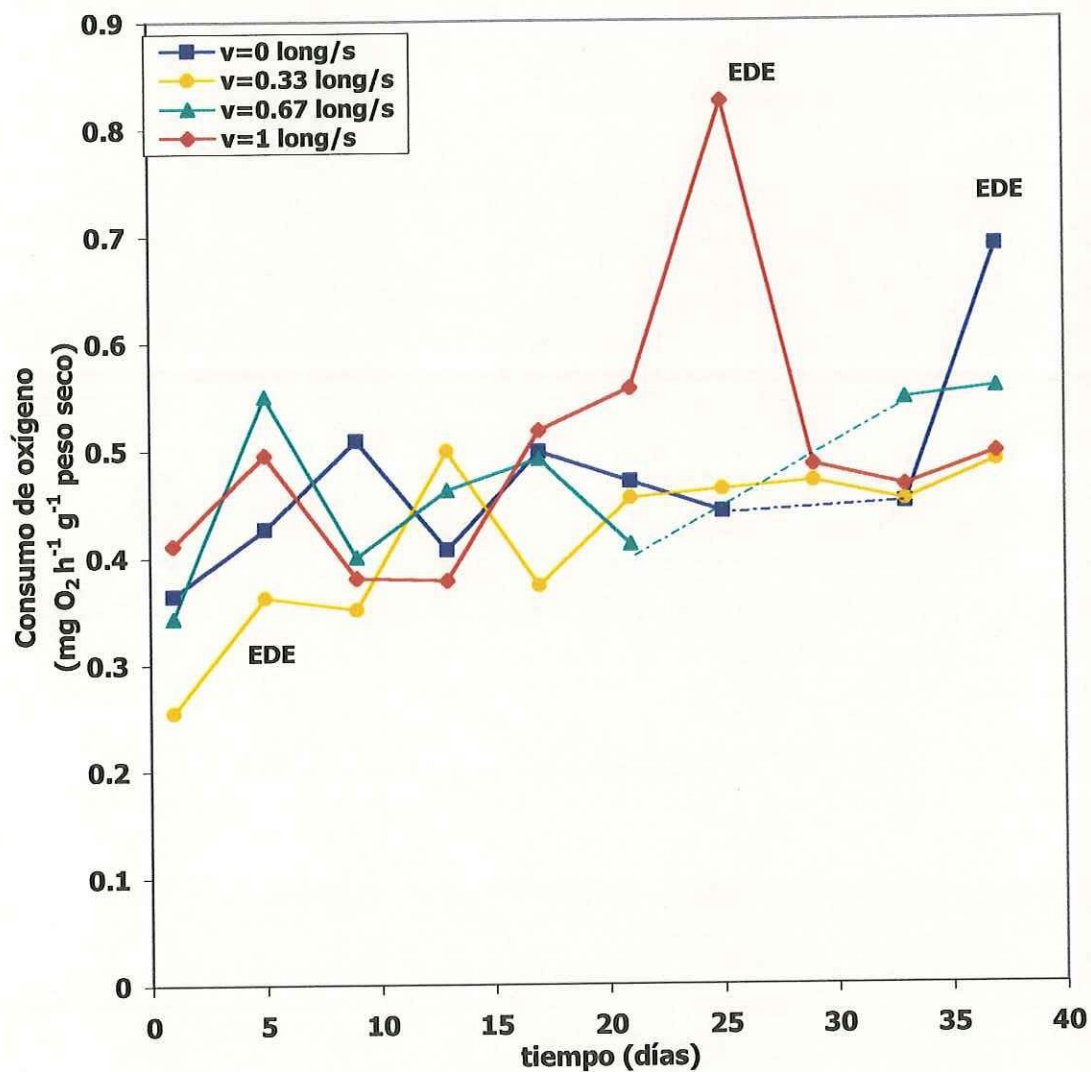


Figura 8. Metabolismo de rutina en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo. Cada punto representa el promedio en la tasa del metabolismo de rutina de 3 peces. *EDE* es el efecto dinámico específico y las líneas punteadas indican que esos días no se realizaron mediciones.

4.4 BALANCE BIOENERGÉTICO.

La Tabla VIII resume los valores calculados del balance bioenergético en los juveniles de *Totoaba macdonaldi* en todas las velocidades de aclimatación. Se aprecia una tendencia a aumentar el valor energético de la respiración (R) conforme aumenta la velocidad, aunque el valor mayor se encuentra en la velocidad de 0.67 long s^{-1} . Sin embargo, no sucede lo mismo con los demás términos del balance, tanto en el consumo (C) como en la absorción y asimilación del alimento (Ab y As) los valores resultaron mayores en la velocidad de 1 long s^{-1} mientras que los valores menores se presentan en la velocidad de 0 long s^{-1} .

Tanto en la producción de heces (H) como en la excreción ($E=H+U$) se observa que los valores menores están en la velocidad de 0.33 long s^{-1} y los mayores en la velocidad de 0.67 long s^{-1} respectivamente.

El valor más alto en energía disponible para crecimiento (P) se observa en la velocidad de 1 long s^{-1} y el menor en 0.67 long s^{-1} .

Tabla VIII. Balance bioenergético en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Vel (long s ⁻¹)	C (J g ⁻¹ h ⁻¹)	H (J g ⁻¹ h ⁻¹)	Ab (J g ⁻¹ h ⁻¹)	U (J g ⁻¹ h ⁻¹)	As (J g ⁻¹ h ⁻¹)	E=H+U (J g ⁻¹ h ⁻¹)	R (J g ⁻¹ h ⁻¹)	P (J g ⁻¹ h ⁻¹)
0	62.7886	1.7891	60.9995	0.0454	60.9540	1.8346	7.3355	53.6184
0.33	72.1539	1.4605	70.6934	0.0141	70.6793	1.4746	7.9956	62.6836
0.67	63.9860	2.4365	61.5494	0.0152	61.5341	2.4518	9.1113	52.4228
1	100.2937	2.1534	98.1402	0.0275	98.1127	2.1810	8.1607	89.9520

C = energía del alimento consumido, H = energía perdida por excreción de heces fecales, Ab = energía absorbida ($Ab = C - H$), U = energía perdida por excreción de productos nitrogenados, As = energía asimilada ($As = Ab - U$), E = suma total de la energía perdida por excreciones, R = metabolismo como consumo de oxígeno, P = campo de crecimiento.

La tabla IX resume la forma como se reparte la energía suministrada por el alimento en los juveniles de *T. macdonaldi* aclimatados a las diferentes velocidades de nado. Los resultados están expresados en forma de razones entre la energía de cada uno de los términos del balance y la energía ingerida por medio del alimento (C) por 100.

Tabla IX. Porcentajes de la energía destinada a cada término del balance energético en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Velocidad (long pez s ⁻¹)	C (%)	H/C (%)	U/C (%)	E=H+U/C (%)	Ab/C (%)	As/C (%)	R/C (%)	P/C (%)
0	100	2.84	0.072	2.92	97.15	97.07	11.68	85.39
0.33	100	2.02	0.019	2.04	97.97	97.95	11.08	86.87
0.67	100	3.80	0.023	3.83	96.19	96.16	14.23	81.92
1	100	2.14	0.027	2.17	97.85	97.82	8.13	89.68

C = energía consumida vía alimento, *H/C* = % de la energía consumida destinada a la producción de heces fecales, *U/C* = % de la energía consumida destinada a la producción de desechos nitrogenados, *E=H+U/C* = % de la energía consumida perdida en forma de excreciones, *Ab/C* = % de la energía consumida que es absorbida, *As/C* = % de la energía consumida que es asimilada, *R/C* = % de la energía consumida destinada a la respiración, *P/C* = % de la energía consumida disponible para el crecimiento.

En la Tabla IX se observa que las tendencias en los valores de energía contenida en las heces fecales (*H/C*) y en la excreción total (*E=H+U/C*) son similares, aunque son mayores para la velocidad de 0.67 long s⁻¹ y menores para 0.33 long s⁻¹. Sin embargo, el valor de la energía destinada a la excreción de productos nitrogenados (*U/C*) es inverso a los valores expresados anteriormente, ya que el máximo se presenta para la velocidad de 0. long s⁻¹. Las tendencias encontradas en *H/C* y *E=H+U/C* concuerdan con los valores expresados en la Tabla VIII.

Los porcentajes de la energía consumida que es absorbida y asimilada (*Ab/C* y *As/C*) tienen su punto más bajo en la misma velocidad (0.67 long s⁻¹) y los valores más altos en 0.33 long s⁻¹. Estas razones difieren mucho de los valores encontrados para

los mismos términos en la Tabla VIII, ya que se encontró que los valores mayores se relacionaban con la velocidad de 1 long s^{-1} y los menores con la velocidad de 0 long s^{-1} .

Lo que más resalta, son los porcentajes de la energía destinada a la respiración (R/C). El valor más grande se encuentra en la velocidad de 0.67 long s^{-1} y el menor en la velocidad de 1 long s^{-1} . Esto es diferente a lo expresado en la Tabla VIII donde la energía destinada a la respiración (R) es menor en la velocidad de 0 long s^{-1} . El porcentaje de la energía consumida que puede estar disponible para el crecimiento (P/C), tiene su valor más alto en la velocidad de 1 long s^{-1} y el menor en 0.67 long s^{-1} . Un comportamiento similar se observa en la Tabla VIII en el campo de crecimiento, con el valor máximo en la velocidad de 1 long s^{-1} y el mínimo en la velocidad de 0.67 long s^{-1} .

En la figura 9 se presenta la variación en la eficiencia de utilización de energía derivada a crecimiento y la eficiencia de utilización de energía asimilada derivada a crecimiento, K_1 y K_2 respectivamente. Se observa que los valores mínimos están en la velocidad de 0.67 long s^{-1} y los máximos en la velocidad de 1 long s^{-1} en ambas eficiencias.

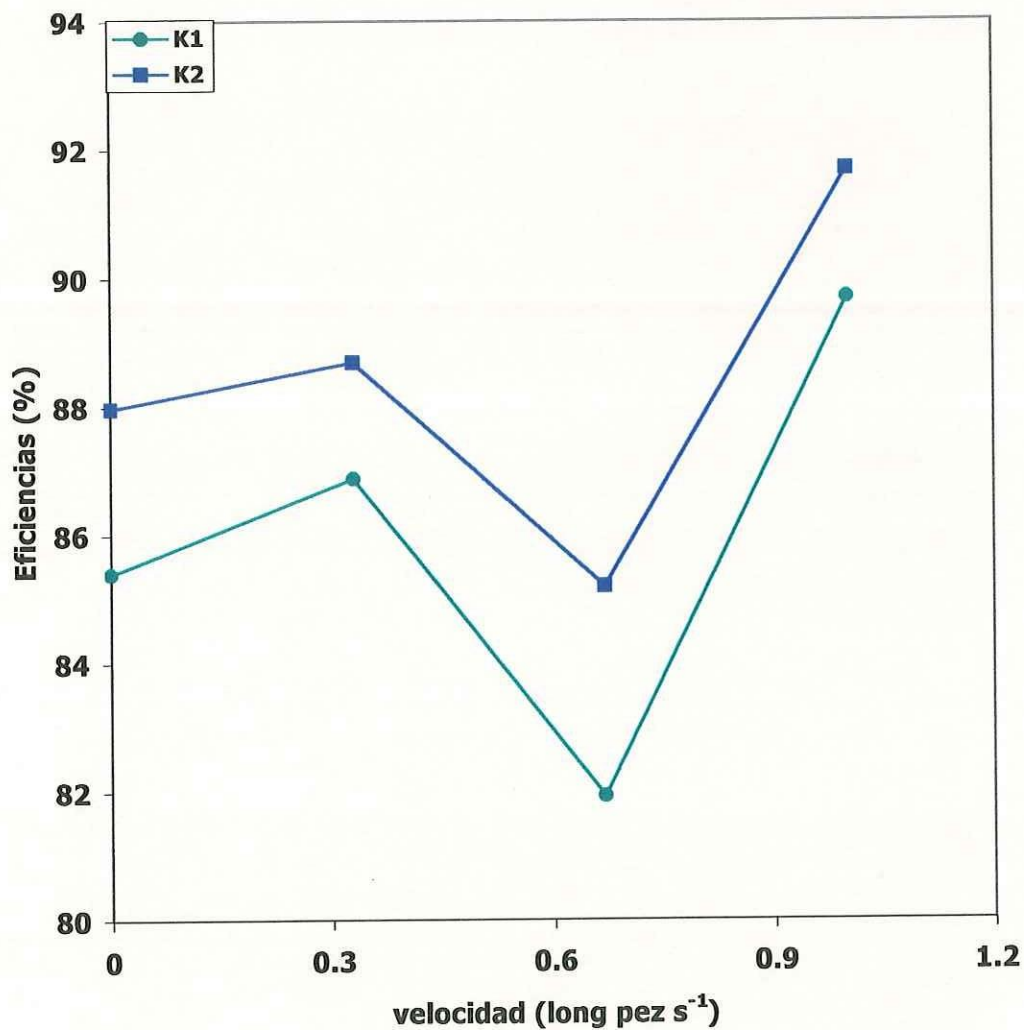


Figura 9. Eficiencia de utilización de la energía derivada a crecimiento (K_1) y eficiencia de utilización de la energía asimilada derivada a crecimiento (K_2) en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

4.5 COSTOS DE TRANSPORTE.

La figura 10 y la Tabla X representan los valores calculados del costo de transporte para cada velocidad; así como para las velocidades óptimas obtenidas mediante los modelos de Weihs (1977) y Videler (1993). Los valores obtenidos para las velocidades óptimas fueron de $0.503 \text{ long s}^{-1}$ y de 0.63 long s^{-1} para el modelo de Weihs (1977) y de Videler (1993) respectivamente. Se observa que el valor mínimo en el costo bruto de transporte (*CBT*) corresponde a la velocidad de 1 long s^{-1} , mientras que el máximo se presenta en la velocidad más baja de 0.33 long s^{-1} . Sin embargo, el valor mayor en los costos netos de transporte (*CNT*) se halla en la velocidad de 0.67 long s^{-1} y tiende a disminuir conforme aumenta la velocidad. La diferencia entre ambos costos es aproximadamente del doble.

Los valores obtenidos en el *CBT* para las velocidades óptimas fueron de $18.11 \text{ J g}^{-1} \text{ km}^{-1}$ y de $16.37 \text{ J g}^{-1} \text{ km}^{-1}$ para 0.503 y 0.63 long s^{-1} respectivamente, mientras que los valores de *CNT* fueron de $7.15 \text{ J g}^{-1} \text{ km}^{-1}$ y $7.71 \text{ J g}^{-1} \text{ km}^{-1}$ para las velocidades de 0.503 y 0.63 long s^{-1} respectivamente.

En la Tabla X se observan los valores calculados para el rango energético (*RE*) en cada velocidad de flujo. Conforme aumenta la velocidad de nado, los valores en el *RE* también aumentan. Si se comparan los valores del *RE* con el *CBT* se presenta una relación inversa; es decir, a medida que se incrementa la velocidad de nado el valor del *CBT* disminuye y el *RE* aumenta.

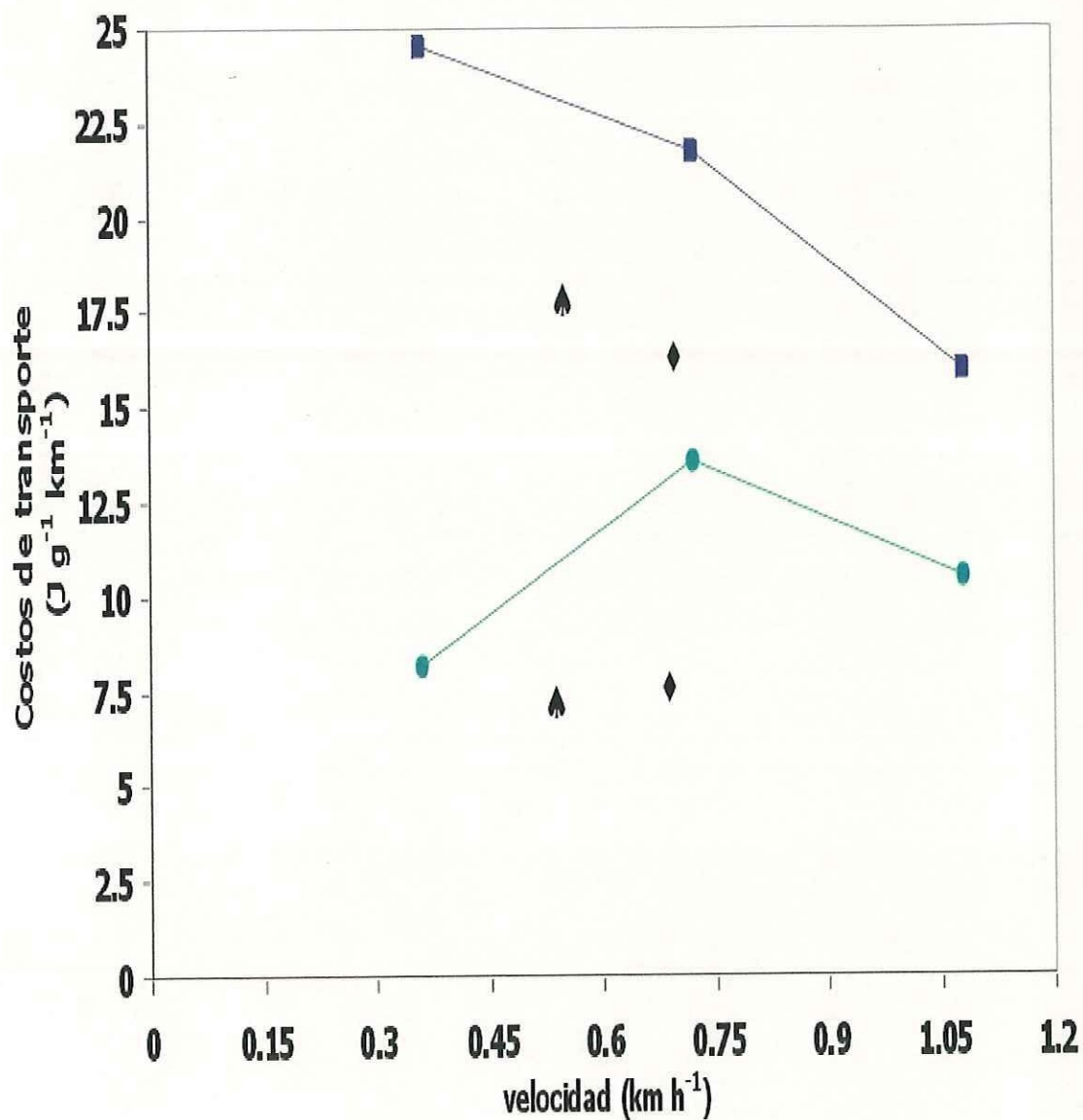


Figura 10. Costos bruto \blacksquare y neto \bullet de transporte en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo y los valores calculados para las velocidades óptimas \blacktriangledown de Weih's (1977) y \blacklozenge Videler (1993) respectivamente.

Tabla X. Cálculo del rango energético (*RE*), del costo bruto de transporte (*CBT*) y del costo neto de transporte (*CNT*) en juveniles de *Totoaba macdonaldi* aclimatados a cuatro diferentes velocidades de flujo.

Vel (long s ⁻¹)	vel (km h ⁻¹)	Energía/pez (J)	Peso húmedo (g)	RE (km)	CBT (J g ⁻¹ km ⁻¹)	CNT (J g ⁻¹ km ⁻¹)
0	0	25774 ± 243	251.33	-----	-----	-----
0.33	0.36	25567 ± 435	239	4.3498	24.5930	8.1469
0.67	0.72	24963 ± 857	229	5.0046	21.7816	13.5585
1	1.08	24842 ± 94	185.4	8.3560	16.0352	10.5532

4.6 DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN DE NADO.

Como complemento del estudio del metabolismo y de la bioenergética de los juveniles de *T. macdonaldi*, se realizaron descripciones cualitativas de la forma del nado de los peces a las diferentes velocidades, donde se registró qué tipo de propulsores emplearon y la forma en que los utilizaron durante el ejercicio aeróbico en cada velocidad de nado. También se describió la forma que tomó el cuerpo del animal durante el movimiento.

4.6.1 VELOCIDAD 0.33 LONG PEZ S⁻¹.

En la figura 11 se observa de forma esquemática la forma del nado de *T. macdonaldi* a las diferentes velocidades. El organismo utiliza las aletas pectorales activamente en esta velocidad. Las despega constantemente del cuerpo durante 3-4 segundos aproximadamente para después volverlas a retraer hacia el cuerpo. Realiza

ondulaciones laterales del cuerpo del tipo sinusoidal que nacen aproximadamente a la mitad del cuerpo en un punto conocido como pivote o *fulcrum* y terminan en la punta de la aleta caudal. Estas ondulaciones aumentan en amplitud con dirección hacia la cola y tienen su punto máximo en la punta de la aleta caudal. El pez comienza el movimiento ondulatorio de su cuerpo moviendo la cabeza de derecha a izquierda lo que genera el movimiento del agua en dirección a la cola.

4.6.2. VELOCIDAD 0.67 LONG PEZ S⁻¹.

T. macdonaldi no emplea sus aletas pectorales en esta velocidad, las cuales mantiene pegadas al cuerpo durante el nado y las utiliza únicamente para estabilizar su posición dentro del canal de nado. La amplitud de las ondulaciones corporales es menor que en la velocidad de 0.33 long s⁻¹ y también nacen aproximadamente a la mitad del cuerpo y terminan en la punta de la aleta caudal (Figura 11). Las ondulaciones corporales también tienen una forma sinusoidal aumentando la amplitud de las mismas en dirección a la punta de la aleta caudal, con un desplazamiento corporal de derecha a izquierda en dirección a la cola.

En esta velocidad, los organismos mantuvieron un patrón intermedio de nado entre la velocidad baja (0.33 long s⁻¹) con aleteos intermitentes de las aletas pectorales y el patrón mostrado a altas velocidades (1 long s⁻¹) donde las aletas pectorales se mantuvieron pegadas completamente al cuerpo. Hay que señalar que esta velocidad de 0.67 long s⁻¹ está muy cercana a las velocidades óptimas calculadas de 0.503 long s⁻¹ y 0.63 long s⁻¹ mediante los modelos de Weihs (1977) y Videler (1993) respectivamente.

También se observó que en esta velocidad los peces presentaron dificultades para mantener el tipo de nado, ya que en repetidas ocasiones se encontró que los organismos se hallaban al final del canal y se incrementó la velocidad del flujo para obligarlos nuevamente a nadar.

4.6.3 VELOCIDAD 1 LONG PEZ S⁻¹.

En esta velocidad los juveniles de *Totoaba macdonaldi* mantienen la cabeza fija sobre una línea imaginaria que corre a lo largo del cuerpo y que pasa por la mitad del mismo. Se observó que el movimiento inicia en la tercera parte posterior del cuerpo y el organismo mantiene tanto las aletas pectorales como las pélvicas completamente pegadas al cuerpo durante todo el movimiento (Figura 11). El movimiento termina en la punta de la aleta caudal y la amplitud de las ondulaciones corporales es corta y continua. La ondulación se realiza de forma lateral de derecha a izquierda y tiene una forma sinusoidal, con una amplitud que crece en dirección a la aleta caudal. El organismo utiliza únicamente las aletas pectorales en forma de aleteos instantáneos para mantener la estabilidad dentro del canal de nado.

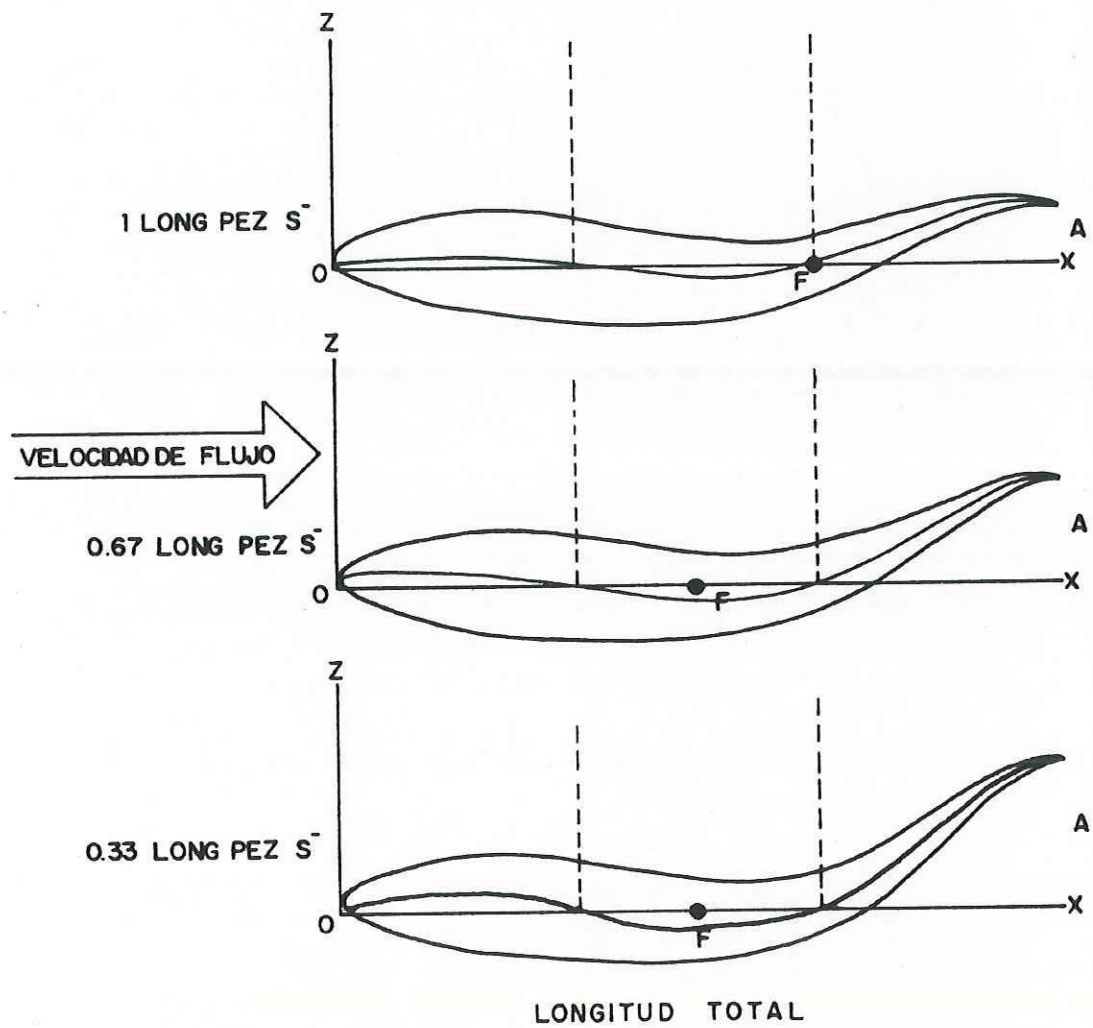


Figura 11. Diagrama de movimiento para cada velocidad de nado en juveniles de *Totoaba macdonaldi*. El eje x representa la longitud total del pez y el eje z la amplitud en las ondulaciones laterales. (F) es el punto pivote o *fulcrum* y (A) es la amplitud de la aleta caudal.

5. DISCUSIÓN.

5.1 METABOLISMO ACTIVO.

El incremento en las tasas de consumo de oxígeno de 0.44 a 1.05 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ conforme aumenta la velocidad de flujo de 0 a 30 cm s⁻¹, en juveniles de *Totoaba macdonaldi* (figuras 5 y 6), concuerdan con los resultados obtenidos por Khakimullin (1988) para el esturión siberiano (*Acipenser baeri*) quien observó un incremento en la tasa de consumo de oxígeno de 0.7 a 1.3 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ cuando la velocidad aumentó de 5 a 21 cm s⁻¹. Aunque hace comparaciones entre esturiones de diferente peso, no menciona la talla de los organismos.

En este experimento con *T. macdonaldi*, los valores de 0.44 a 1.05 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ se obtuvieron utilizando canales de nado rectos, cuyo funcionamiento y recambios de agua no interferían con el desempeño del organismo durante el nado. Kutty (1969) obtuvo para la lisa (*Liza macrolepis*) un incremento de 0.237 a 0.368 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ cuando la velocidad aumentó de 10.1 a 22.4 cm s⁻¹. A diferencia de este trabajo, Kutty (1969) midió los valores del metabolismo activo utilizando un tanque circular como canal de nado y tuvo que detener el nado del pez para poder hacer los recambios de agua. Esta interferencia durante el nado de *L. macrolepis* puede manifestarse en las lecturas de oxígeno obtenidas y en este experimento con *T. macdonaldi* no se presentó dicha situación.

Comparando el incremento de *T. macdonaldi* en las tasas metabólicas activas conforme aumentó la velocidad de la corriente, Parsons y Sylvester (1992) observaron un comportamiento similar para la carpa blanca (*Pomoxis annularis*) con un incremento

en el metabolismo activo de 0.143 a 0.329 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ cuando la velocidad aumentó de 0.29 a 1.76 long s⁻¹. La diferencia en los valores de consumo entre *T. macdonaldi* y *P. annularis* refleja principalmente la mayor capacidad natatoria que tiene la totoaba, ya que a pesar que en la carpa blanca los incrementos en la velocidad son mayores que los experimentados en *T. macdonaldi*, el aumento en las tasas de consumo de oxígeno fue significativamente menor en *P. annularis*. Hay que señalar también que los valores de velocidad señalados se transformaron a long s⁻¹, considerando una longitud estándar de 17 cm en *P. annularis*. Por otra parte, Talamás-Rohana (1996) midió un incremento en el metabolismo activo de la curvina blanca (*Atractoscion nobilis*) de 6 meses de edad de 0.53 a 0.64 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ cuando la velocidad de flujo aumentó de 0 a 1.5 long s⁻¹. La diferencia en los consumos de oxígeno entre *T. macdonaldi* y *A. nobilis*, se debe principalmente a la diferencia de edades y por consiguiente, de tamaños entre ambas especies. Por último, Webb (1971b) reportó un aumento del consumo de oxígeno a 15°C en truchas arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) de 30 cm de longitud de 0.147 a 0.954 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹ cuando la velocidad de flujo aumentó de 0.34 a 2.19 long s⁻¹. La diferencia en las tasas metabólicas activas entre *T. macdonaldi* y *O. mykiss* se debe principalmente a la temperatura de experimentación, ya que es conocido que la temperatura afecta la respuesta metabólica de los organismos.

Sin embargo, sólo se hallaron diferencias significativas en las tasas metabólicas activas de *T. macdonaldi* entre las velocidades de 0 y 1 long s⁻¹ y las de 0.33 y 1 long s⁻¹ (P<0.01) (Tabla V). Esto puede atribuirse al aumento en el intercambio gaseoso o a la demanda de energía que existe en los tejidos debido al incremento en la velocidad (Tabla X). En *T. macdonaldi* hay en promedio, un incremento en el consumo de oxígeno

3.2 veces mayor en la velocidad de 1 long s^{-1} que a 0 long s^{-1} y de 2.6 veces en 1 long s^{-1} que a 0.33 long s^{-1} . Estos valores concuerdan con el intervalo expresado por Khakimullin (1988) para *A. baeri* de 1.8 a 2 veces más en el consumo de oxígeno cuando la velocidad aumentó de 5 a 21 cm s^{-1} y de 9 a 25 cm s^{-1} respectivamente. Aunque los incrementos en el consumo pueden ser todavía mayores para especies consideradas buenas nadadoras.

El factor con mayor influencia sobre la tasa activa debe ser la demanda de energía, ya que es clara la disminución de la energía corporal en *T. macdonaldi* conforme aumenta la velocidad de nado (Tabla X). Esto concuerda con los datos reportados por Bernatchez y Dodson (1985), Kaufmann (1990), Parsons (1990) y Parsons y Sylvester (1992) donde la cantidad de energía disponible por los organismos disminuye visiblemente cuando se incrementa la velocidad de flujo.

El comportamiento estable del metabolismo activo al final del experimento (figura 5) indica que los organismos se aclimataron al ejercicio al término del periodo de experimentación. Un comportamiento similar reportó Kutty (1969) para *L. macrolepis*, quien observó valores altos en el consumo de oxígeno al inicio del ejercicio y posteriormente disminuyeron a un nivel constante conforme aumentó la duración del experimento. Los valores altos en el consumo de oxígeno medidos por error en organismos recién alimentados en las velocidades de 0 y 1 long s^{-1} los días 37 y 25 respectivamente, representan el efecto acumulado entre el metabolismo activo y el efecto dinámico específico (*EDE*) (Jobling, 1994). Sin embargo, este efecto se minimiza debido al ejercicio en la velocidad de 1 long s^{-1} y es más sobresaliente en la velocidad de 0 long s^{-1} donde el nivel de actividad de los peces fue significativamente menor.

En *T. macdonaldi* las tasas de consumo activo se incrementan en promedio 2.78 veces para la máxima velocidad de 1 long s^{-1} en comparación a las tasas del metabolismo de rutina (Figura 6). Khakimullin (1988) encontró un incremento de 1.6 veces en el esturión siberiano cuando la velocidad fue de 25 cm s^{-1} . Estas diferencias reflejan las capacidades metabólicas de ambas especies para mantenerse en sus respectivos ambientes, ya que mientras *T. macdonaldi* es una especie pelágica, sujeta a cambios en la velocidad de la corriente en el Alto Golfo de California, el esturión es una especie bentónica de hábitos más sedentarios.

5.2 METABOLISMO ESTÁNDAR Y AMPLITUDES METABÓLICAS.

T. macdonaldi tiene un valor de metabolismo estándar de $0.4199 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (Figura 7) que se obtuvo por medio de una transformación semi logarítmica. Se utilizó este tipo de transformación debido a que sólo se experimentaron 4 velocidades de flujo y no se necesitó reducir la escala del eje de las abscisas. En contraste, Parsons y Sylvester (1992) obtuvieron un valor de $0.121 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ para la carpa blanca (*Pomoxis annularis*) y Beamish *et al.* (1988) de $0.06 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ para la trucha de lago (*Salvelinus namaycush*). Estos autores obtuvieron los valores de metabolismo estándar empleando transformaciones log-log debido a que experimentaron una gran cantidad de velocidades y era necesario reducir la escala de las abscisas. Las diferencias observadas se atribuyen principalmente al manejo de diferentes especies, escalas y metodologías, ya que como lo mencionan Videler y Nolet (1990) la utilización de transformaciones log-log representan tendencias generales y señalan relaciones

significativas, pero debido a que las escalas son muy grandes es difícil juzgar adecuadamente los modelos.

El modelo de la figura 7 es el que mejor representa el comportamiento de las tasas metabólicas, lo que se confirmó por la significancia del modelo ($P < 0.05$) (Tabla VI) y el valor de $R^2 = 0.8598$, aunque el intercepto a partir del cual se calculó el valor del metabolismo estándar no fue significativo ($P < 0.05$) (Tabla VI). Sin embargo, Kutty (1969) y Webb (1971b) validaron la aplicación del método y el cálculo del QO_2 estándar para *L. macrolepis* y *O. mykiss* respectivamente, con los valores de correlación obtenidos y por la cercanía entre las QO_2 a bajas velocidades y el valor del metabolismo estándar calculado, por lo que considerando las valuaciones propuestas y la significancia del modelo para obtener el metabolismo estándar de *T. macdonaldi*, se afirma que el valor del metabolismo estándar calculado es válido para juveniles de *T. macdonaldi* de 1 año de edad.

El valor en la amplitud metabólica de *T. macdonaldi* en la velocidad de 1 long s^{-1} (Tabla VII) es mayor que los medidos por Bernatchez y Dodson (1985) para *Coregonus clupeaformis* y *C. artedii* de 0.287 y $0.309 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ respectivamente. Esta discrepancia en los valores puede atribuirse a que relacionaron las amplitudes calculadas con los cambios en la temperatura y no con la velocidad de la corriente, ya que la temperatura el factor ambiental que mayor influencia tiene sobre el metabolismo de los organismos.

El aumento en la amplitud relativa conforme se incrementa la velocidad del nado (Tabla VII), concuerda con lo expresado por Kaufmann (1990), ya que esta amplitud se refiere a la energía disponible para el desarrollo del nado, mientras que la

amplitud de rutina sólo expresa la energía utilizada por el pez para las funciones "rutinarias". Sin embargo, éstos índices están gobernados por el valor calculado en la tasa metabólica estándar, por lo que dicen poco sobre la cantidad de energía consumida durante el nado.

La amplitud factorial en contraste, es informativa ya que indica el incremento en el costo de energía. En *T.macdonaldi* la amplitud factorial aumenta conforme se incrementa la velocidad (Tabla VII) y concuerda con lo expresado por Kaufmann (1990) para larvas de *C.chalcoides* y *R.rutilus* con valores cercanos a 2. Esto significa que *T.macdonaldi* aumenta su gasto de energía conforme se incrementa la velocidad, ya que los valores cambiantes de la tasa activa son los que otorgan la variación en el valor de la amplitud factorial debido a que el valor de la tasa estándar es constante en todas las velocidades medidas. Es importante señalar que aunque se trata de especies y edades diferentes, no existe en la literatura información sobre valores en la amplitud factorial en peces de edades similares a la totoaba.

Sin embargo, llegará un momento en que el pez ya no sea capaz de seguir aumentando el valor en la amplitud factorial porque los gastos en energía serán muy grandes, se habrá llegado a la velocidad crítica, y la razón de la tasa activa entre la tasa estándar se mantendrá estable, no importando que la velocidad del flujo siga aumentando. Al llegar a este punto, la capacidad aeróbica del organismo será máxima lo mismo que el gasto en energía (Webb, 1971b).

5.3 METABOLISMO DE RUTINA.

El comportamiento errático de las tasas del metabolismo de rutina que se observaron en *T.macdonaldi* al inicio del periodo de aclimatación y que se presentan en todas las velocidades (figura 8), puede atribuirse al estrés que les significó el cambio en la velocidad de nado, ya que como lo reporta Dabrowski (1986) los consumos de oxígeno de rutina pueden ser hasta 300 y 500% más altos que los registrados a bajas velocidades, cuando los organismos se encuentran tranquilos. Sobre este punto, se estableció el estado de estrés en los organismos como la alteración en las capacidades fisiológicas de los peces como consecuencia de un disturbio en las características ambientales, en este caso el cambio en la velocidad de flujo, considerando la definición propuesta por Barton y Schreck (1987).

T.macdonaldi presenta un valor promedio en el metabolismo de rutina de $0.5 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ en todas las velocidades de flujo (figura 8). Comparando este valor con el valor calculado por Talamás-Rohana (1996) para *A. nobilis* de $0.55 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ para organismos de 23 cm de longitud y aclimatados a 19°C son valores muy similares, ya que se trata de organismos de la misma familia *Sciaenidae*. Sin embargo, estos resultados sólo son comparables considerando la variación en la temperatura experimental y el tamaño de los organismos.

El comportamiento estable del metabolismo de rutina al final del experimento indica que los organismos se aclimataron a la velocidad de flujo al término del periodo de experimentación. Aunque existen puntos altos en los valores del consumo de oxígeno en las velocidades de 0 y 1 long s^{-1} los días 37 y 25 respectivamente, éstos se atribuyen a que se utilizaron organismos alimentados por error y representan el efecto

acumulado entre el metabolismo de rutina y el efecto dinámico específico (*EDE*) (Jobling, 1994).

5.4 COSTOS DE TRANSPORTE.

El valor mínimo en el costo bruto de transporte (*CBT*) de *T. macdonaldi* en la velocidad de 1 long s^{-1} (figura 10 y Tabla X) representa que a esta velocidad el gasto energético para recorrer una distancia de un kilómetro es menor que a bajas velocidades; sin embargo, también se hallaron valores mínimos en el *CBT* utilizando las velocidades óptimas calculadas por los modelos de Weihs (1977) y Videler (1993). A este respecto, la mayoría de los autores han encontrado que los valores mínimos observados en el *CBT* se obtienen en la velocidad óptima (Beamish, 1978; Kaufmann, 1990; Parsons, 1990; Parsons y Sylvester, 1992; Videler y Nolet, 1990). Esto puede indicar que la velocidad óptima de *T. macdonaldi* en condiciones de laboratorio se encuentra más cercana al valor de 1 long s^{-1} que a las de 0.503 y 0.63 long s^{-1} calculadas a partir de los modelos de Weihs (1977) y Videler (1993) respectivamente, ya que éstos valores generalmente son producto del modelaje matemático obtenido a partir de las mediciones en el consumo de oxígeno.

La tendencia del costo neto de transporte (*CNT*) a incrementarse en la velocidad de 0.67 long s^{-1} (Tabla X) indica que en esta velocidad el gasto energético es mayor, ya que a 0.67 long s^{-1} *T. macdonaldi* exhibe un patrón de nado intermedio entre el uso activo de las aletas pectorales, movimiento típico del nado a bajas velocidades y el patrón mostrado a altas velocidades donde las aletas pectorales se mantienen pegadas completamente al cuerpo. Esta tendencia de incrementarse el *CNT* a la velocidad de

0.67 long s⁻¹, concuerda con lo expresado por Kaufmann (1990) quien midió valores altos en el *CNT* cuando cambió el tipo de nado durante el desarrollo en larvas de ciprínidos. En general, puede decirse que hay un incremento en la eficiencia del nado en *T.macdonaldi* cuando se aumentó la velocidad del flujo y esta tendencia se ha observado en otras especies (Parsons y Sylvester, 1992).

Al comparar los valores mínimos obtenidos para *T.macdonaldi* en el *CBT* de 16.03 J g⁻¹ km⁻¹ y de 10.55 J g⁻¹ km⁻¹ para el *CNT* a la velocidad de 1 long s⁻¹, con los datos obtenidos por Parsons y Sylvester (1992) para *P. annularis* de 3.012 J g⁻¹ km⁻¹ y 0.96 J g⁻¹ km⁻¹ en el *CBT* y en el *CNT* respectivamente a una velocidad de 1.5 long s⁻¹; se refleja el diferente hábitat que ocupan estos peces, ya que la totoaba es un pez marino de zonas pelágicas y la carpa blanca es una especie lacustre donde el nivel de energía de las corrientes es casi nulo por lo tanto, es normal que existan diferencias entre los valores medidos.

El aumento en el rango energético (*RE*) conforme aumenta la velocidad del nado (Tabla X) indica la eficiencia de transporte de *T.macdonaldi* para recorrer una distancia determinada. Lo anterior es indicativo de una mayor capacidad de resistencia para recorrer grandes distancias, aunque la cantidad de energía que acumulan es menor, debido al gasto realizado para soportar el incremento en la velocidad. Si se comparan éstos datos con los valores de *CBT* analizados en la figura 10, se observa que al incrementarse la velocidad de nado disminuye el *CBT* y aumenta el valor de *RE*. Esta observación concuerda con lo analizado por Parsons y Sylvester (1992) para la carpa blanca, *P. annularis*.

Suponiendo que se libere un juvenil de *T. macdonaldi* aclimatado a la velocidad de 1 long s^{-1} y considerando que consumió una ración alimenticia con el mismo valor calórico que el medido en este experimento, la energía suministrada por el alimento le permitirá recorrer una distancia de 10 km en 9.5 horas manteniendo una velocidad constante de 1 long s^{-1} , sin requerir consumir otra ración alimenticia. Esto es indicativo del poder de dispersión que podría tener un juvenil de totoaba liberado en el medio natural.

Estas suposiciones se hacen de manera continua en la literatura para conocer la capacidad migratoria de los peces organismos en condiciones naturales; aunque debe señalarse que deben asumirse ciertas condiciones ideales como que la velocidad de nado se mantenga constante durante todo el recorrido, la distancia recorrida sea en línea recta y no exista ningún efecto de la velocidad de las corrientes en el desempeño de los peces (Parsons, 1990).

5.5 BALANCE ENERGÉTICO Y TIPO DE NADO.

Los valores de la energía disponible para crecimiento (P) obtenidos en la velocidad de 1 long s^{-1} (Tabla VIII) indican que a esta velocidad los organismos asimilan mejor los nutrientes y por lo tanto les queda energía suficiente para crecer. Lo cual concuerda con lo encontrado por Brett y Groves, (1979) quienes afirman que existen 2 factores que influyen profundamente la cantidad de la energía disponible para el crecimiento: la energía perdida por respiración y por excreción. Aunque los valores en estos parámetros del balance son altos para la velocidad de 1 long s^{-1} , son menores que los medidos para la velocidad de 0.67 long s^{-1} (Tabla VIII).

Esto se confirma con las tendencias obtenidas en los porcentajes de energía (Tabla IX) donde los organismos en la velocidad de 0.67 long s^{-1} pierden una buena parte de la energía en excreción y en respiración. Brett y Groves, (1979) afirman que en los peces adultos se pierde aproximadamente el 20% de la energía consumida en forma de heces fecales. Asimismo, los valores en las razones R/C y P/C indican que los organismos más eficientes son los aclimatados a la velocidad de 1 long s^{-1} mientras que los organismos aclimatados a 0.67 long s^{-1} son los menos eficientes. Esta aseveración concuerda con lo expresado por Webb, (1971b) quien menciona que los peces no nadan a bajas velocidades porque la eficiencia en el nado es muy baja y por lo tanto los costos son muy altos.

Por otra parte, *T. macdonaldi* mostró todas las características del nado *carangiforme* en todas las velocidades medidas (figura 11), de acuerdo a lo mencionado por Lagler *et al.* (1977); Lucas (1996) y Videler (1993). Este tipo de nado está en un punto intermedio entre la forma como nadan las anguilas (*anguiliforme*) y los caballitos de mar (*ostraciforme*). El nado *carangiforme* se caracteriza por ondulaciones que nacen en el tercio posterior del cuerpo donde se encuentra el punto pivote o *fulcrum*, la utilización de las aletas pectorales y pélvicas como estabilizadores del nado y el empleo de la aleta caudal como principal generador del movimiento. (Lagler *et al.*, 1977; Lucas, 1996; Videler, 1993). Sin embargo, a bajas velocidades la utilización de las aletas pectorales principalmente, se hace más notoria mientras que a altas velocidades el organismo pega sus aletas al cuerpo para disminuir la resistencia al agua. A la velocidad de 0.67 long s^{-1} *T. macdonaldi* exhibe un patrón de nado intermedio entre el uso activo de las aletas pectorales, movimiento típico del nado a bajas velocidades y el

patrón mostrado a altas velocidades donde las aletas pectorales se mantienen pegadas completamente al cuerpo (figura 11). Esta aseveración concuerda con lo observado por Talamás-Rohana (1996) para *A. nobilis* para las velocidades entre 0.45 y 0.8 long s⁻¹.

La aclimatación de *T. macdonaldi* a la velocidad de 1 long s⁻¹ le significó el mayor campo de crecimiento (Tabla VIII y IX), es decir, existe una mayor probabilidad de que en esta velocidad *T. macdonaldi* aumente su tamaño y biomasa. Lo anterior es indicativo que se trata de organismos mejor adaptados para la introducción en las condiciones del medio natural, ya que aunque el crecimiento no fue un parámetro establecido en esta investigación, pudo obtenerse una buena aproximación para hallar las mejores condiciones de cultivo que permitan obtener organismos aptos para ser liberados en el medio natural. Sucede lo contrario con la aclimatación a la velocidad de 0.67 long s⁻¹ donde el campo de crecimiento es menor debido a los altos costos que le significan a *T. macdonaldi* mantener un patrón de nado intermedio entre las bajas y las altas velocidades, así como el alto porcentaje de energía destinado a las tasas metabólicas activa y de excreción. Sin embargo, para corroborar esta aseveración será necesario realizar una mayor investigación con respecto a las tasas de crecimiento que puedan obtenerse en juveniles de *T. macdonaldi* aclimatados a las velocidades de 0.67 y 1 long s⁻¹.

6. CONCLUSIONES.

- ◆ Las tasas metabólicas de *T. macdonaldi* se incrementaron con la velocidad de nado.
- ◆ El desempeño metabólico de *T. macdonaldi* estuvo influenciado por el tiempo de aclimatación a las diferentes velocidades.
- ◆ El metabolismo activo fue casi el doble que el metabolismo de rutina al incrementarse la velocidad de flujo a 1 long s^{-1} .
- ◆ El valor del metabolismo estándar para los juveniles de *T. macdonaldi* a 21°C fue de $0.4199 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco.
- ◆ La amplitud metabólica, la amplitud relativa y la amplitud factorial se incrementaron con la velocidad de nado.
- ◆ *T. macdonaldi* presenta un estilo de nado del tipo *carangiforme* en todas las velocidades medidas.
- ◆ La velocidad de $0.67 \text{ long pez s}^{-1}$ representa para *T. macdonaldi* los mayores gastos energéticos en respiración y excreción, lo que disminuye su campo de crecimiento.
- ◆ Se recomienda que en el laboratorio se aclimate a los juveniles de *T. macdonaldi* de 1 año de edad a una velocidad de $1 \text{ long pez s}^{-1}$, para incrementar su probabilidad de supervivencia en el medio natural.

7. LITERATURA CITADA.

- ◆ Barrera-Guevara, J.C. (1990) The conservation of *Totoaba macdonaldi* (Gilbert) (*Pisces Sciaenidae*), in Gulf of California, Mexico. **J. of fish Biology**. 37(A):201-202.
- ◆ Barton, B.A. & Schreck, C.B. (1987) Metabolic cost of acute physical stress in juvenile steelhead. **Trans-am fish. Soc.** 116:257-263.
- ◆ Beamish, F.W.H. (1970) Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature. **Can. J. Zool.** 48:1221-1228.
- ◆ Beamish, F.W.H. (1978) Swimming capacity. In Fish Physiology, vol. 7 Hoar, Randall & Brett (eds.) Academic Press, London. 101-187 pp.
- ◆ Beamish, F.W.H., Howlett, J.C. & Medland, T.E. (1988) Impact of diet on metabolism and swimming performance in juvenile lake trout, *Salvelinus namaycush*. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 46:384-388.
- ◆ Belokopytin, Y.S. & Abolmasova, G.A. (1988) Energetics of metabolism of flying fishes of the tropical Atlantic at various rates of swimming. **Voprosy Ikhtiologii**. 2:334-337.
- ◆ Bernatchez, L. & Dodson, J.J. (1985) Influence of temperature and current speed on the swimming capacity of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and cisco (*C. artedii*). **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 42:1522-1529.
- ◆ Blake, R.W. (1983) Functional design and burst-and-coast swimming in fishes. **Can. J. Zool.** 61:2491-2494.

-
- ◆ Brafield, A.E. (1985) Laboratory studies of energy budgets. In fish energetics. New perspectives. Tytler & Calow (eds.), Croom Helm, London: 257-281 pp.
 - ◆ Brett, J.R. & Groves, T.D.D. (1979) Physiological energetic. In fish physiology, vol. 8. Hoar, Randall & Brett (eds.) Academic Press, London. 279-352 pp.
 - ◆ **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.
 - ◆ Cisneros-Mata, M.A., Montemayor-López, G. & Román-Rodríguez M.J. (1995) Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. **Conservation Biology**. 9(4):806-814.
 - ◆ Dabrowski, K.R. (1986) A new type of metabolism chamber for the determination of active and postprandial metabolism of fish and consideration of results for the coregonid and salmon juveniles. **J. of fish Biology**. 28:105-117.
 - ◆ Davis, G.E., Foster, J., Warren, C.E. & Doudoroff, P. (1963) The influence of oxygen concentration on the swimming performance of juvenile pacific salmon at various temperatures. **Trans-am fish. Soc.** 92:111-124.
 - ◆ Davison, W., Baldwin, J., Davie, P.S., Forster, M.E. & Satchell, G.H. (1990) Exhausting exercise in the hagfish, *Eptatretus cirrhatus*: the anaerobic potential and the appearance of lactic acid in the blood. **Comp. Biochem. Physiol.** 95A(4):585-589.
 - ◆ 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, BCS en la costa occidental. **Tomo CCCXXI, No. 24**, pp 31.

- ◆ Flanagan, C.A. & Hendrickson, J.R. (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.
- ◆ Fry, F.E.J. (1947) Effects of the environment on animal activity. **Univ. Toronto studs. biol. ser.** 55:1-62.
- ◆ Fuiman, L.A. (1986) Burst-swimming performance of larval zebra danios and the effects of diel temperature fluctuations. **Trans-am fish. Soc.** 115:143-148.
- ◆ García-Silva, G.M. (1996) Modelación de corrientes residuales en el Golfo de California mediante la utilización de diferentes tamaños de malla. Tesis de licenciatura, **Universidad Autónoma de Baja California**, Ensenada, B.C., México, 48 pp.
- ◆ Hartwell, S. I. & Otto, R.G. (1991) Critical swimming capacity of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* L. **Estuaries** 14(2):218-221.
- ◆ He, P. & Wardle, C.S. (1988) Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., herring, *Clupea harengus* L., and saithe, *Pollachius virens* L. **J. Fish. Biol.** 33:255-266.
- ◆ Hoar, W.S. (1978) Fisiología general y comparada. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España, 855 pp.
- ◆ Jobling, M. (1994) Fish bioenergetics. Chapman & Hall Printers. Great Britain, 309 pp.

- ◆ Jones, D.R. (1982) Anaerobic exercise in teleost fish. **Can. J. Zool.** 60:1131-1134.
- ◆ Kaufmann, R. (1990) Respiratory cost swimming in larval and juvenile cyprinids. **Journal exp. Biology.** 150:343:366.
- ◆ Khakimullin, A.A. (1988) Intensity of gas exchange of hatchery Siberian sturgeon, *Acipenser baeri*, under muscular load. **Voprosy Ikhtiologii.** 2:282-288.
- ◆ Kutty, M.N. (1969) Oxygen consumption in the mullet *Liza macrolepis* with special reference to swimming velocity. **Marine Biology.** 4:239-242.
- ◆ Lagler, K.F., Bardach, J.E., Miller, R.R. & Passino, D.R.M. (1977) Ictiología. Ed. AGT, S.A. México, D.F., 489 pp.
- ◆ Lauff, R. F. & Wood, C.M. (1997) Effects of training on respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion, and fuel usage during aerobic swimming in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 54:566-571.
- ◆ Lucas, A. (1996) Bioenergetics of aquatic animals. Taylor & Francis Publishers. Great Britain, 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.
- ◆ Muir, B.S. & Niimi, A.J. (1972) Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. **J. Fish. Res. Bd. Canada.** 29:67-77.
- ◆ 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, 67pp.
- ◆ Parsons, G.R. (1990) Metabolism and swimming efficiency of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*. **Marine Biology**. 104:363-367.
- ◆ Parsons, G.R. & Sylvester Jr. J.L. (1992) Swimming efficiency of the white crappie, *Pomoxis annularis*. **Copeia**. 4:1033-1038.
- ◆ Prosser, C.L. & Brown, Jr., F.A. (1968) Fisiología comparada. Ed. Interamericana. 2a edición, México, D.F., 728 pp.
- ◆ Puckett, K.J. & Dill, L.M. (1984) Cost of sustained and burst swimming to juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 41:1546-1551.
- ◆ Rome, L.C., Funke, R.P. & McNeill, A. (1990) The influence of temperature on muscle velocity and sustained performance in swimming carp. **J. exp. Biol.** 154:163-178.
- ◆ Ruiz-Durá, M.F. (1980) Recursos pesqueros de las costas de México. Ed. Limusa, 208 pp.
- ◆ Sandoval-Garibaldi, G. (en revisión) Desarrollo morfológico de la totoaba (*Totoaba macdonaldi* Gilbert 1890) durante su estadio larval en condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura (en revisión). **Universidad Autónoma de Baja California**.
- ◆ Schmidt-Nielsen, K. (1972) Locomotion: energy cost of swimming, flying and running. **Science** 177:222-228.

- ◆ Schmidt-Nielsen, K. (1997) Animal physiology. Adaptation and environment. Cambridge, University Press, 5a. ed., N.Y., USA, 612 pp.
- ◆ Talamás-Rohana, E. (1996) Metabolismo activo en juveniles de curvina blanca *Atractoscion nobilis* a distintas temperaturas y flujos. Tesis de Licenciatura. **Universidad Autónoma de Baja California**. 44 pp.
- ◆ Talamás-Rohana, E. (escrito en proceso) Efecto de la temperatura sobre la preferencia térmica y el metabolismo de juveniles de *Totoaba macdonaldi* (Gilbert 1890) (*Pisces: Sciaenidae*). Tesis de Maestría (en proceso). **Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada**.
- ◆ True, C.D., Silva Loera, A. & Castro Castro, N. (1997a) Is Aquaculture the answer for the endangered totoaba?. **World Aquaculture Magazine**, 27(4).
- ◆ True, C.D., Silva Loera, A. & Castro Castro, N. (1997b) Acquisition of *Totoaba macdonaldi* (*Sciaenidae*) broodstock: field handling, decompression and prophylaxis of an endangered species. **Progressive Fish-Culturist**. 59(3).
- ◆ Videler, J.J. (1993) Fish swimming. Fish and fisheries series. Vol. 10. Chapman & Hall Editors, London, U.K., 260 pp.
- ◆ Videler, J.J. & Nolet, B.A. (1990) Costs of swimming measured at optimum speed: scale effects, differences between swimming styles, taxonomic groups and submerged and surface swimming. Mini Review. **Comp. Biochem. Physiol.** 97A(2):91-99.
- ◆ Webb, P.W. (1971a) The swimming energetics of trout. Part I. Thrust and power output at cruising speeds. **Journal exp. Biology**. 55:489-520.

- ◆ Webb, P.W. (1971b) The swimming energetics of trout. Part II. Oxygen consumption and swimming efficiency. **Journal exp. Biology.** 55:521-540.
- ◆ Webb, P.W. (1993) The effect of solid and porous channel walls on steady swimming of steelhead trout *Oncorhynchus mykiss*. **Journal exp. Biology.** 178:97-108.
- ◆ Weihs, D. (1977) Effects of size on sustained swimming speeds of aquatic organisms. In: Pedley, T.J. (ed.) Scale effects in animal locomotion. Academic Press, N.Y., 333-338 pp.
- ◆ Wieser, W., Platzer, U. & Hinterleitner, S. (1985) Anaerobic and aerobic energy production of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and after burst of activity. **J. of Comp. Physiol. B.** 155:485-492.
- ◆ Winberg, G.G. (1956) Rate of metabolism and food requirements of fishes. Nauch. Trudy belorussk. Gos. Univ. V.I. Lenina, Minsk. 1-253 pp.