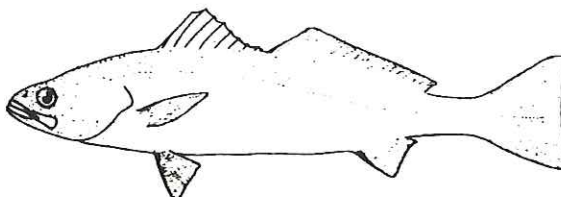
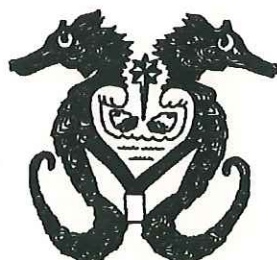




UNIVERSIDAD AUTONOMA
DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



“METABOLISMO ACTIVO EN JUVENILES DE
CURVINA BLANCA *Atractoscion nobilis*
A DISTINTAS TEMPERATURAS Y FLUJOS”



TESIS
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
OCEANOLOGO
PRESENTA:
EDUARDO TALAMAS ROHANA

Ensenada, Baja California, Octubre 1996.

METABOLISMO ACTIVO EN JUVENILES DE
CURVINA BLANCA *Atractoscion nobilis* A
DISTINTAS TEMPERATURAS Y FLUJOS

TESIS

QUE PRESENTA:

EDUARDO TALAMÁS ROHANA.

Aprobada por:


M.C. Conal David True.
Presidente del Jurado.


M.C. Antonio Silva Loera.
Sinodal Propietario.


M.C. Juan Antonio Fernández Apango.
Sinodal Propietario.

RESUMEN

Se construyó un respirómetro para ejercitar a los organismos de curvina blanca, *Atractoscion nobilis* a distintas temperaturas (15, 19, 23 y 27°C) y distintas velocidades de nado (0, 1 y 1.5 longitudes del pez por segundo). Se utilizaron juveniles, de 6 meses de edad, criados en cautiverio, de camadas emparentadas. Se determinó la variación en el consumo de oxígeno, la frecuencia de aleteo y la frecuencia de ventilación a las diferentes condiciones de prueba, con una parte de los organismos aclimatada a la temperatura media de invierno (15°C) y la otra a la temperatura media de verano (19°C). Además se hace una descripción cualitativa del patrón de locomoción. Tanto el consumo de oxígeno como la frecuencia de aleteo y la de ventilación fueron influenciadas directamente por la temperatura y la velocidad. En todos los casos la temperatura fue el factor con mayor influencia sobre el metabolismo de los organismos. No hubo diferencias significativas entre los organismos aclimatados a los 15°C y los aclimatados a los 19°C lo cual indica la capacidad de adaptación de *A. nobilis* ante cambios de temperatura a largo plazo. En velocidades de nado bajas, el patrón de locomoción se caracterizó por el uso de las aletas pectorales con ondulaciones lentas de la aleta caudal. En velocidades de nado altas se suspendió el uso de las aletas pectorales y se incrementó el uso de la aleta caudal. En las temperaturas extremas el metabolismo activo de los organismos se vió influenciado negativamente en relación a su desempeño locomotor.

INDICE

INTRODUCCION	1
OBJETIVO	5
METODOLOGIA	6
RESULTADOS	13
Demanda de oxígeno	13
Frecuencia de aleteo	18
Frecuencia de ventilación	23
DISCUSIONES	27
Demanda de oxígeno	27
Frecuencia de aleteo	33
Frecuencia de ventilación	37
CONCLUSIONES	39
LITERATURA CITADA	41

A
CARLOS Y CAROLINA
A
SUS HIJOS
Y
A SUS NIETOS.

AGRADECIMIENTOS :

En especial quiero agradecer a mi director de tesis M.C. Conal David True por la confianza y apoyo brindados durante la realización de este trabajo.

A mis sinodales M.C. Antonio Silva Loera y M.C. Juan Antonio Fernández Apango por su tiempo y sus comentarios.

Al Hubbs Sea World Research Institute que proporcionó los organismos utilizados en este trabajo.

Al equipo de trabajo del proyecto "Totoabas" en especial a Gerardo, Cecilia y Daniel.

Al personal docente y administrativo de la Facultad de Ciencias Marinas.

A Billy por su ayuda durante las distintas fases de este proyecto.

A mis padres, Carlos y Carolina por su gran apoyo pues gracias a ellos pude lograr esta meta.

A mis hermanos Patricia, Lorena, Carlos, Juan, Cristina, Alejandro, Mariza y Mauricio pues cada uno a su manera me ha enseñado a ser mejor.

A Clara, Valia, Aida, Cristina y Adolfo amigos para toda la vida.

A Mauricio, Manuel, Carlos, Miriam, Fernando, Yadira, Claudia, Juan Antonio, Erika y Billy por tantas cosas que compartimos antes, durante y después de la carrera.

LISTA DE TABLAS

Tabla I.- Análisis de varianza general de tres vías del efecto (Ef), de la aclimatación (A), la velocidad de nado (V) y la temperatura (T) así como sus combinaciones sobre la tasa metabólica de *Atractocision nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de flujo ($p < 0.05$).....17

Tabla II.- Análisis de varianza de tres vías del efecto (Ef), de la aclimatación (A), la velocidad de nado (V) y la temperatura (T) así como sus combinaciones sobre la frecuencia de aleteo de *Atractocision nobilis* a distintas temperturas y velocidades de flujo ($p < 0.05$).....22

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 a.-** Diagrama simplificado del respirómetro y control de temperaturas, indicando sus componentes principales. 7
- Figura 1 b.-** Fotografía del respirómetro en funcionamiento dentro del baño de agua. 7
- Figura 2.-** Sección del respirómetro destinada al pez. 9
- Figura 3.-** Sistema de cámaras herméticas para la determinación del metabolismo estándar.9
- Figura 4.-** Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado aclimatado a 15°C. 14
- Figura 5.-** Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado aclimatado a 19°C. 14
- Figura 6.-** Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, tanto aclimatado a 15 como a 19°C. Se muestra el efecto de la velocidad. 16
- Figura 7.-** Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado tanto a 15 como a 19°C. Se muestra el efecto de la temperatura. 16
- Figura 8.-** Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 15°C. Se muestra el efecto de la temperatura. 19
- Figura 9.-** Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 19°C. Se muestra el efecto de la temperatura. 19
- Figura 10.-** Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, tanto aclimatado a 15 como a 19°C. Se muestra el efecto de la velocidad. 21

Figura 11.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 15°C. Se muestra el efecto de la temperatura. 24

Figura 12.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 19°C. Se muestra el efecto de la temperatura. 24

Figura 13.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado tanto a 15 como a 19°C. Se muestra el efecto de la velocidad. 26

INTRODUCCION

Actualmente existen numerosas especies de peces marinos que se encuentran bajo algún tipo de protección, o se realizan investigaciones con ese fin, ya sea en su medio natural o en cautiverio, para asegurar que su explotación comercial o deportiva permanezca económicamente rentable y sobre todo que queden fuera del peligro de extinción. Las medidas de protección y las investigaciones en que se trabaja, abarcan desde épocas de veda, determinación de talla mínima de pesca, conservación genética, implementación de las técnicas específicas de cultivo y programas de repoblamiento entre otros (Meffe, 1986). La presente investigación se encuentra íntimamente relacionada con las dos últimas actividades y en particular se enfocó a la especie *Atractoscion nobilis*, comúnmente conocida como curvina blanca.

A. nobilis, es una especie con importancia comercial y deportiva en el sur de California, EE. UU., así como en Baja California, México, y ya desde 1930 la población natural presenta un decremento constante (Vojkovich y Reed, 1983). El centro de investigaciones "Hubbs Sea-World Research Institute" en San Diego, California, dentro de su programa de repoblamiento de recursos oceánicos lleva varios años desarrollando una tecnología apropiada para el cultivo de esta especie, con la finalidad de lograr un aumento en el "stock" pues se considera que ya existe una

sobreexplotación de estos organismos en las costas de California. En general, se sabe que los juveniles de curvina blanca se asocian a fondos arenosos en aguas no muy profundas cercanas a la línea de rompiente y la mayoría de las veces con vegetación acuática sumergida u objetos terrestres a la deriva (Donohoe, 1990; Allen y Franklin, 1992). Debido a que la información sobre los requerimientos biológicos y ecológicos de esta especie es muy limitada (Bong, 1987), se plantea la generación de conocimientos complementarios para el cultivo de los juveniles, ya sea mediante el uso de "race ways" y jaulas en el medio. Además, de su liberación con fines de repoblamiento, y profundizar un poco en aspectos de ecofisiología, para entender que sucede al introducir juveniles en distintas condiciones ambientales.

Para la determinación del metabolismo activo de *A. nobilis* fue necesario diseñar y construir un respirómetro. A la fecha existen varios modelos y básicamente están constituidos por unos túneles recirculadores de agua, con aditamentos especiales como rejillas o campos magnéticos que aseguran el correcto desempeño del organismo. Por lo general, los respirómetros pueden utilizarse ya sea en circuito abierto, esto es, con renovación de agua y por lo tanto de oxígeno; o cerrado, cuando se trabaja en base a una concentración inicial de oxígeno (Brett, 1972; Belokopytin y Abolmasova, 1988; Khakimullin, 1988; Beamish, 1990; Parsons y Sylvester, 1992).

Inicialmente las primeras determinaciones metabólicas sólo se centraban en las tasas correspondientes a metabolismo estándar o de rutina (particularmente en relación al tamaño), donde sólo se requería una cámara hermética. Para el estudio del metabolismo activo se requirió del desarrollo de aparatos de ejercicio y fue hasta entonces que se pudo determinar la relación existente entre la tasa sostenida de consumo de oxígeno y la velocidad de nado (Brett, 1972).

Mediante la determinación del metabolismo activo de los organismos a diferentes temperaturas y flujos es posible hacer inferencias sobre su comportamiento, ocurrencia y distribución (Schaefer, 1986), su éxito ecológico (Fry, 1947; citado por McClanahan *et al.* 1986), sus pérdidas energéticas bajo condiciones naturales (Khakimullin, 1988) y el resultado de los esfuerzos realizados en repoblamiento (McClanahan *et al.*, 1986). Por otro lado, es de importancia relevante conocer el efecto de la temperatura sobre los mecanismos de escape, en relación a los depredadores, considerando los cambios climáticos a largo plazo (Batty y Blaxter 1992). Para consideraciones de balance energético dentro de la acuicultura de los organismos, el conocer su fisiología nos permite evitar incrementos innecesarios en la tasa metabólica causados por excitación o estrés, los cuales probablemente resulten ya sea en un incremento en el consumo de

alimento, reducción somática o reproductiva o incluso en ambas (Winberg, 1956).

En este trabajo se tomó al consumo de oxígeno como indicador de la actividad metabólica de los organismos, ante diferentes condiciones de aclimatación (correspondientes a las temperaturas medias de invierno y de verano) a diferentes velocidades y temperaturas. Otros aspectos que nos permitieron evaluar el nivel de actividad, fueron la frecuencia de aleteos de la aleta caudal y la frecuencia de ventilación de los opérculos. Además se realizó una evaluación cualitativa del patrón de locomoción de *A. nobilis* a las diferentes velocidades de nado y temperaturas.

OBJETIVO:

Evaluar la influencia conjunta de la variación de la velocidad de nado y la temperatura, sobre el metabolismo activo de los juveniles de curvina blanca, *Atractoscion nobilis*, aclimatados a 15 y a 19°C, sobre la tasa de consumo de oxígeno, la frecuencia de aleteos y la de ventilación.

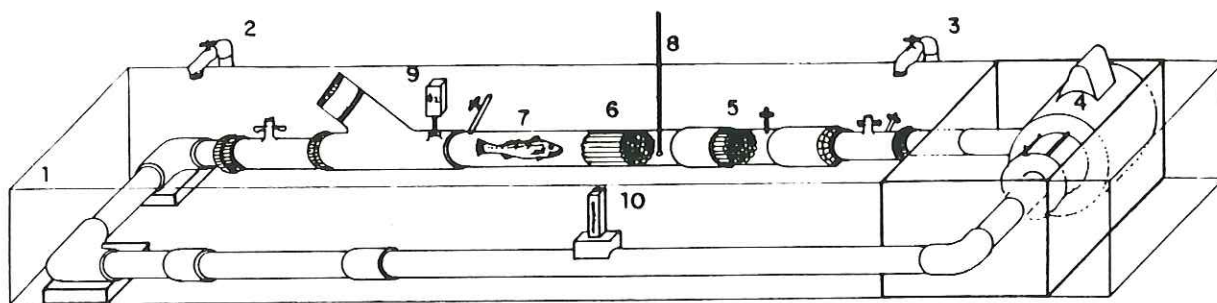
METODOLOGIA

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de fisiología de la Facultad de Ciencias Marinas, de la Universidad Autónoma de Baja California en la unidad Ensenada.

Los organismos utilizados fueron transportados desde San Diego, California y una vez en sus estanques definitivos se les aclimató por 15 días alimentándolos diariamente a saciedad. En los estanques se contaba con un flujo de agua abierto y aireación, el estado de salud se monitoreó constantemente con la finalidad de descartar posibles organismos enfermos.

Los organismos fueron criados en cautiverio y de camadas emparentadas, proporcionados por "Hubbs Sea-World Research Institute" de San Diego, California, de seis meses de edad, longitud promedio de 23 cm y un peso de alrededor de 115 g.

Se diseñó un respirómetro construido principalmente de PVC de un volumen de 6.376 l (fig. 1, a y b). El flujo de agua se creó con una bomba de un octavo de caballo de fuerza, Little Gigant modelo T E-5-M D-S C. Las velocidades de nado utilizadas se determinaron mediante el uso de un flujómetro marca Blue White F-30100P, el flujo se mantuvo en forma laminar mediante el uso de dos parrillas de tubos de plástico (Khakimullin, 1988).



- | | |
|----------------------------------|--|
| 1.- Cuba o baño de agua. | 6.- Rejilla de tubos de plástico. |
| 2.- Entrada de agua a la cuba. | 7.- Sección transparente destinada al pez. |
| 3.- Salida de agua de la cuba. | 8.- Termómetro. |
| 4.- Sistema de bombeo de agua. | 9.- Electrodo de oxígeno. |
| 5.- Rejilla de tubos de plástico | 10.-Flujómetro. |

Figura 1 a.- Diagrama simplificado del respirómetro y control de temperaturas, indicando sus componentes principales.



Figura 1 b.- Fotografía del respirómetro en funcionamiento dentro del baño de agua.

Para la eliminación de las burbujas de aire que quedaban atrapadas al introducir el organismo al respirómetro, se contaba con llaves de purga a lo largo del mismo. El consumo de oxígeno se determinó mediante el uso de un electrodo polarográfico (Orion modelo 97-08) conectado a un multianalizador (Orion modelo EA-940), ambos aparatos fueron calibrados antes de cada medición. Para el registro de las temperaturas del agua dentro del respirómetro se contaba con un termómetro con una precisión de 0.1°C . La sección del respirómetro destinada al pez era transparente (fig. 2), con un diámetro de 8 cm y una longitud de 35 cm, por encima de ella se colocó un espejo inclinado a 45° que permitió determinar la frecuencia de aleteos y la de ventilación y observar el comportamiento del organismo durante la medición, evitando todo posible estrés causado por la presencia del observador.

Para mantener la temperatura del agua constante dentro del respirómetro, éste se introducía a un baño de agua recirculada mediante un sistema de bombeo a través de un intercambiador de calor (Aquanetics AHP-4).

La determinación del efecto de la temperatura se hizo aclimatando a una parte de los organismos a 15°C (temperatura media de invierno) y la otra a 19°C (temperatura media de verano), por un período de 6 semanas en cada caso.



Figura 2.- Sección del respirómetro destinada al pez.

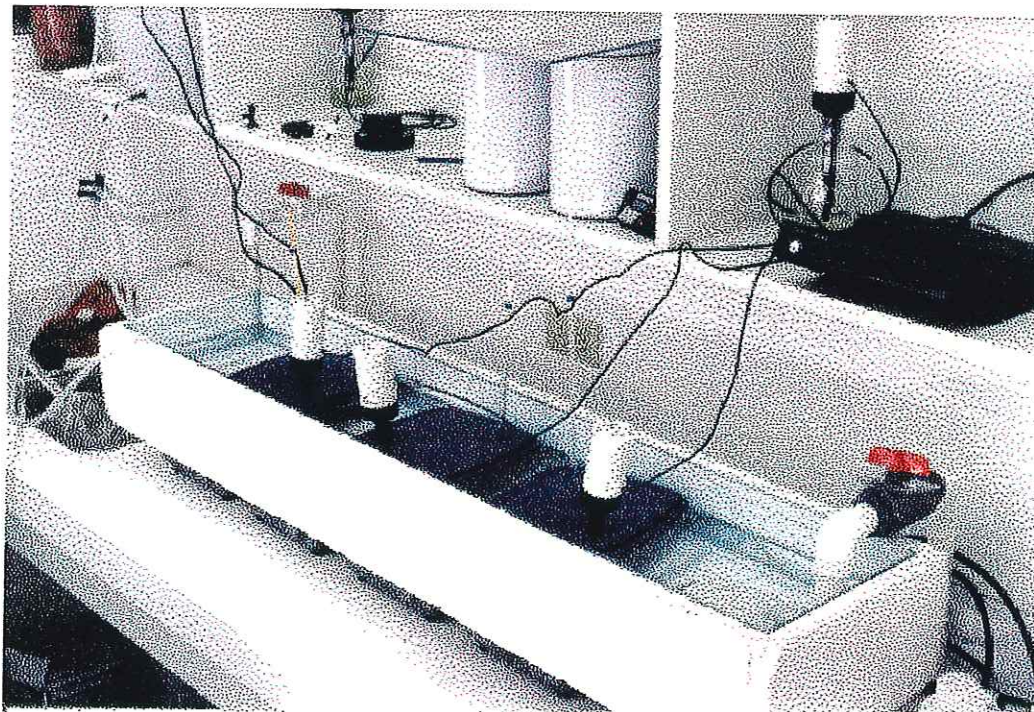


Figura 3.- Sistema de cámaras herméticas para la determinación del metabolismo estándar.

Las velocidades de nado que se probaron fueron equivalentes a una longitud del pez por segundo (23 cm/s) y a 1.5 longitudes del pez por segundo (34 cm/s). El registrar la velocidad en longitudes del pez por segundo estandariza los resultados y facilita la comparación entre organismos de diferente tamaño y especie (Beamish, 1970).

Como complemento también se realizaron determinaciones del metabolismo estándar mediante el uso de cámaras herméticas que restringían hasta cierto punto el movimiento de los organismos. Cada cámara contaba con un electrodo y un termómetro como los utilizados en el respirómetro de metabolismo activo, de igual manera se controló la temperatura mediante el baño de agua, antes de realizar la medición las cámaras contaban con un flujo para la renovación de agua que mantenía las concentraciones de oxígeno adecuadas durante el período de familiarización que se daba a los organismos (fig. 3).

Las temperaturas a las cuales se trabajó, tanto en el respirómetro como en las cámaras, fueron a 15, 19, 23 y 27°C, evitando las temperaturas de 11 y 31°C, que corresponden a los límites letales de esta especie ante variaciones a corto plazo (True 1994).

Los peces dejaron de recibir alimento 24 h antes de la medición para evitar subestimaciones por procesos catabólicos. Se les permitió nadar dentro del respirómetro con flujo abierto durante un período de familiarización de 2.5 h durante el cual el agua suministrada estaba saturada de oxígeno con burbujeo del gas comprimido, de tal manera que siempre hubiera concentraciones suficientes de dicho elemento disponibles para la respiración del pez. El período de familiarización inició con velocidades muy bajas, (0.45 y 0.8 long./s) al tiempo el flujo se incrementó hasta llegar a la velocidad deseada (1 ó 1.5 long./s), en la cual el organismo fue inducido a nadar durante 20 minutos antes de efectuarse la medición. Para realizar la medición, se cerró el flujo de agua saturada de oxígeno, se tomó la concentración inicial y se registró el tiempo que requirió el organismo en consumir el 30%, porcentaje que evita que el organismo se estrese por disminución del gas (Winberg, 1956).

Realizada la determinación del consumo de oxígeno los organismos fueron pesados (0.01 g) y medidos (1 mm) en húmedo, posteriormente se determinó el peso constante en una estufa a una temperatura de 60°C durante 48 h.

Todas las muestras se corrieron por triplicado y el análisis estadístico realizado consistió en comprobar la normalidad y la

homogeneidad de varianzas de los datos, se realizaron análisis de varianza de tres vías (ANOVA), y posteriormente se aplicaron pruebas de Tukey para diferenciar las combinaciones que resultaron significativas estadísticamente. Los análisis se realizaron utilizando el programa Statistica 4.5 (STAT-SOFT).

RESULTADOS

DEMANDA DE OXIGENO

Comparando las tres velocidades de nado: 0, 1 y 1.5 long./s (longitudes del pez por segundo), a las cuatro temperaturas de prueba: 15, 19, 23 y 27°C, tanto a los 15 como a los 19°C (figs. 4 y 5), se observó un efecto combinado de la velocidad de nado y la temperatura sobre los organismos, pues éstos presentaron una tendencia, a incrementar su consumo de oxígeno conforme aumentaban la velocidad de nado y la temperatura, en todos los casos. Los valores máximos de metabolismo se obtuvieron en la combinación que presentaba la más alta velocidad y la más alta temperatura, esto fue a 1.5 long./s y 27°C, el valor mínimo de metabolismo que se registró para los organismos aclimatados a 15°C, correspondió a la combinación que presentaba la más baja velocidad y la más baja temperatura, es decir 0 long./s y 15°C; para los aclimatados a 19°C el valor mínimo de metabolismo se obtuvo en 1 long./s y 15°C.

Al mantener constante una determinada temperatura (fig. 6) e incrementar las velocidades, estadísticamente no se encontraron diferencias significativas, ($p < 0.05$) pero existió un patrón que mostró como los organismos consumieron más oxígeno conforme se incrementó la velocidad de nado. Lo mismo sucedió en todas las

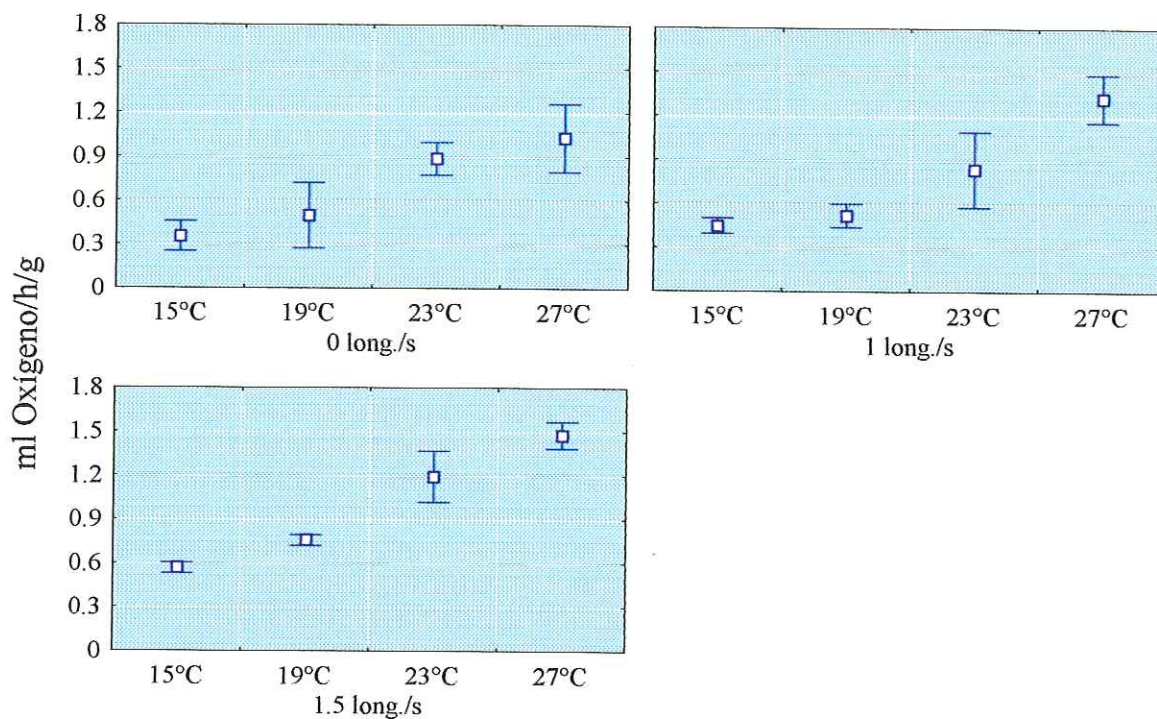


Figura 4.- Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado aclimatado a 15 °C.

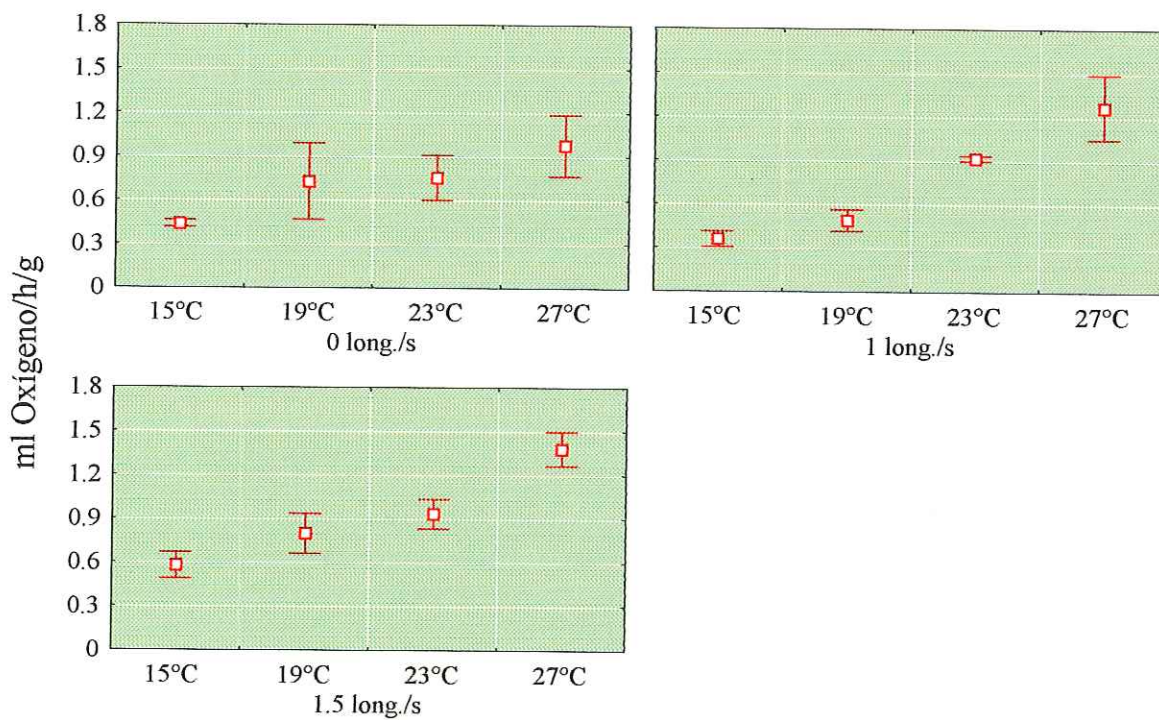


Figura 5.- Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado aclimatado a 19 °C.

temperaturas de prueba. En general, los máximos de metabolismo siempre correspondieron a 1.5 long./s y los mínimos a 0 long./s. En la misma figura 6 se muestra que el consumo de oxígeno, tanto en los aclimatados a 15°C, como a los 19°C, fue prácticamente el mismo, pues no se encontró diferencia significativa alguna.

Por otro lado, al mantener la velocidad de nado constante y variar las temperaturas de prueba (figs. 4 y 5), se observó que los organismos presentaron un incremento paulatino en el consumo de oxígeno. Según la prueba *a posteriori* de Tukey, en la mayoría de los tratamientos existieron diferencias significativas. Los valores máximos de consumo de oxígeno siempre se obtuvieron a los 27°C y los mínimos a 15, al comparar los valores obtenidos en los aclimatados a 15°C con los obtenidos para los aclimatados a 19°C (fig. 7), no se encontró diferencia significativa alguna, pues en ambos casos el consumo de oxígeno para los diferentes tratamientos fue prácticamente el mismo.

Durante las determinaciones se observó como los organismos estuvieron influenciados en su patrón de locomoción por la temperatura. A 15°C, el movimiento ondulatorio de los organismos presentaba una coordinación deficiente, a 19 y 23°C los organismos se comportaron de una manera más coordinada. En 27°C el efecto fue contrario a lo observado a 15°C, pues los organismos presentaban

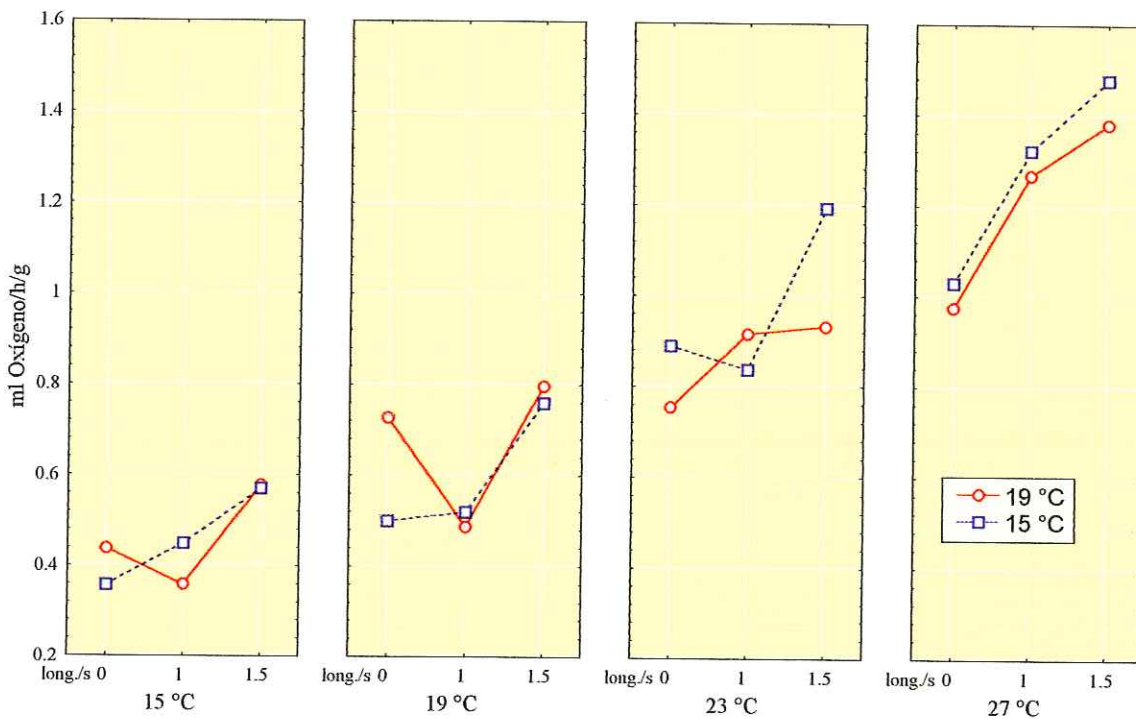


Figura 6.- Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, tanto aclimatado a 15 como a 19 °C. Se muestra efecto de la velocidad.

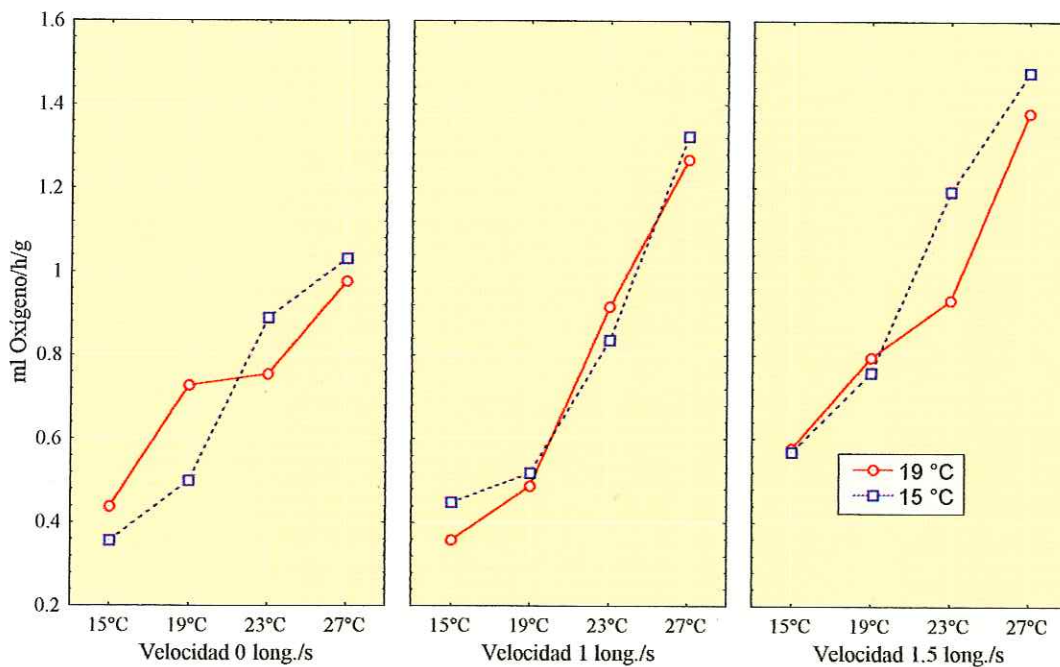


Figura 7.- Variación del metabolismo expresado en ml de oxígeno/h/g de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado tanto a 15 como a 19 °C. Se muestra el efecto de la temperatura.

movimientos ágiles y muy vigorosos. Al finalizar las mediciones los organismos ejercitados a bajas temperaturas terminaban aletargados, en cambio los ejercitados a las altas temperaturas terminaban agitados.

En el análisis de varianza de tres vías que se realizó para el consumo de oxígeno, sólo la velocidad de nado y la temperatura resultaron significativos ($p < 0.05$). (Tabla I).

TABLA I.- Análisis de varianza general de tres vías del efecto (Ef) de la aclimatación (A), la velocidad de nado (V), la temperatura (T) y sus combinaciones sobre la tasa metabólica de *Atractocision nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de flujo ($p < 0.05$).

Ef	df Ef	MS Ef	df Error	MS Error	F	p
A	1	.010900	47	.020760	.52507	.472278
V	2*	.400920*	47*	.020760*	19.31254*	.000001*
T	3*	1.999424*	47*	.020760*	96.31338*	.000000*
AV	2	.016779	47	.020760	.80827	.451724
AT	3	.029059	47	.020760	1.39977	.254603
VT	6	.042528	47	.020760	2.04860	.077637
AVT	6	.021911	47	.020760	1.05547	.402492

* significativo.

FRECUENCIA DE ALETEO

Para el registro de la frecuencia de aleteo, únicamente se tomaron en cuenta las velocidades de 1 y 1.5 long./s pues se consideró que a 0 long./s los organismos se encontraban en reposo, aunque no siempre sucedió así.

La figura 8, corresponde al registro de la frecuencia de aleteo de la curvina aclimatada a 15°C, en ambas velocidades, aumentó la frecuencia de aleteo conforme aumentó la temperatura. Sólo a 1 long./s y 23°C hubo un ligero decremento de la frecuencia de aleteo en relación a los 19°C. En la velocidad de nado de 1.5 long./s, existió un cambio notorio en el patrón de la frecuencia de aleteo, pues a los 27°C, hubo un decremento de éstos en relación a las demás temperaturas. Para 1 long./s la frecuencia máxima de aleteo se obtuvo a los 27°C en cambio para 1.5 long./s el máximo ocurrió a los 23°C, en ambas velocidades de nado los mínimos ocurrieron a los 15°C.

En los registros de la frecuencia de aleteo para los aclimatados a 19°C (fig. 9), el comportamiento fue muy similar al obtenido en los aclimatados a 15°C (fig. 8), nuevamente conforme se incrementó la temperatura se incrementó la frecuencia de aleteo; este incremento es mucho más notorio para 1 long./s que para 1.5

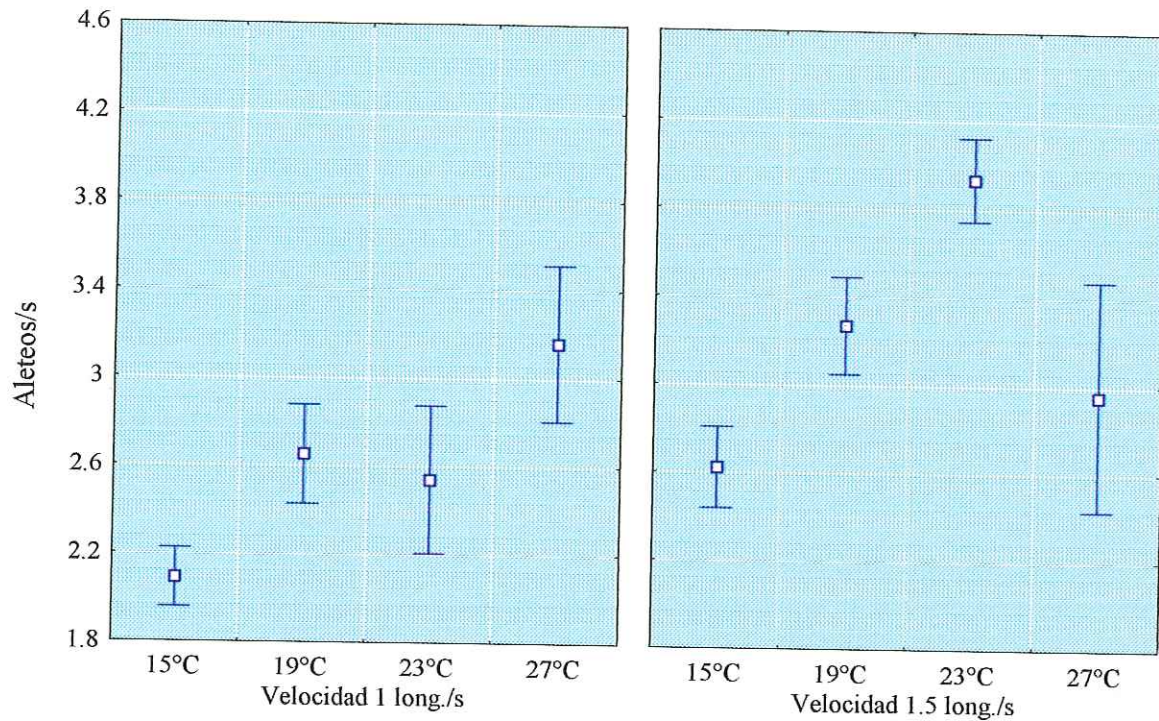


Figura 8.- Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 15 °C. Se muestra el efecto de la temperatura.

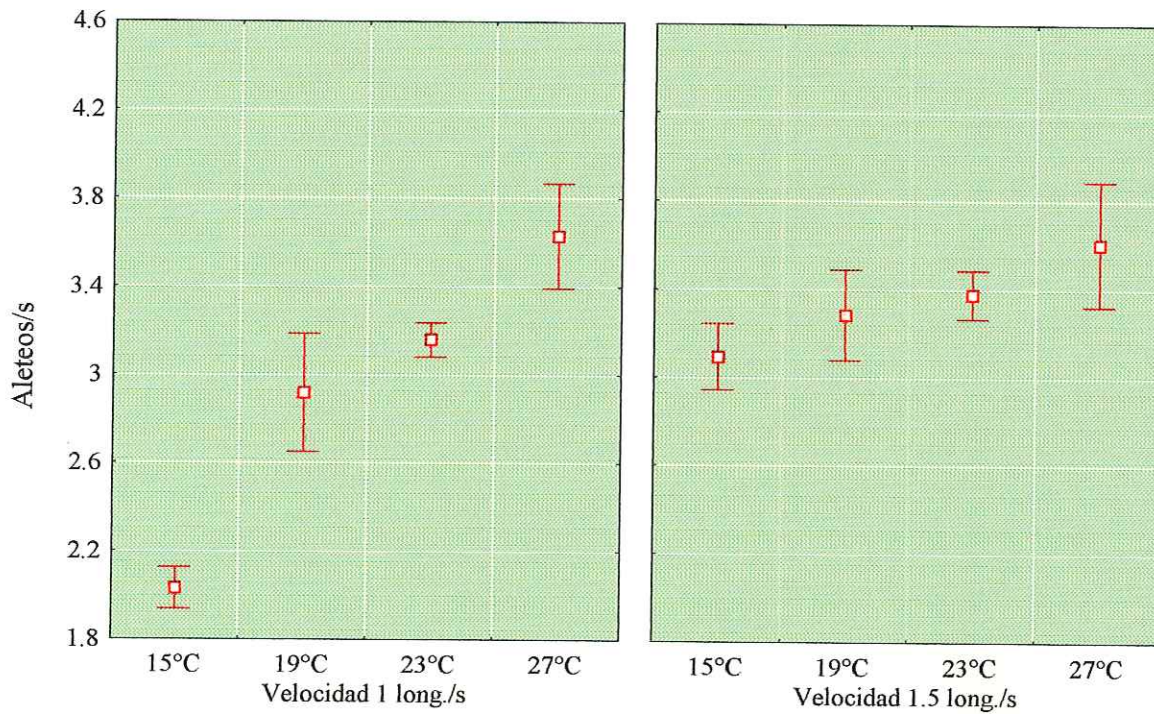


Figura 9.- Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 19 °C. Se muestra el efecto de la temperatura.

long./s, donde el incremento es menor. Los máximos del metabolismo se obtuvieron a los 27°C y como en el caso de los aclimatados a 15°C los valores mínimos se dieron a los 15°C.

Respecto a la comparación entre velocidades de nado (tanto en los aclimatados a 15 como a 19°C), a una misma temperatura (fig. 10), se encontró que conforme aumentó la velocidad aumentó la frecuencia de aleteo, excepto a los 27°C pues al aumentar la velocidad disminuyó la frecuencia de aleteo. Las diferencias encontradas a los 15, 19 y 23°C resultaron ser significativas tanto en los aclimatados a 15 como a 19°C.

Al realizar comparaciones entre los aclimatados a 15 y a 19°C se encontraron algunas diferencias significativas, a 1 long./s, a los 23 y a los 27°C, a 1.5 long./s a los 15, 23 y 27°C.

Durante el período de familiarización que cada organismo pasó dentro del respirómetro nadando a velocidades muy bajas, entre 0.45 y 0.8 long./s, se observó que los movimientos de locomoción se diferenciaban de aquellos realizados a 1 y 1.5 long./s pues dichos movimientos estaban constituidos por ondulaciones amplias del cuerpo y aleteos amplios de la aleta caudal acompañados del uso de las aletas pectorales. Los movimientos registrados en 1 y 1.5

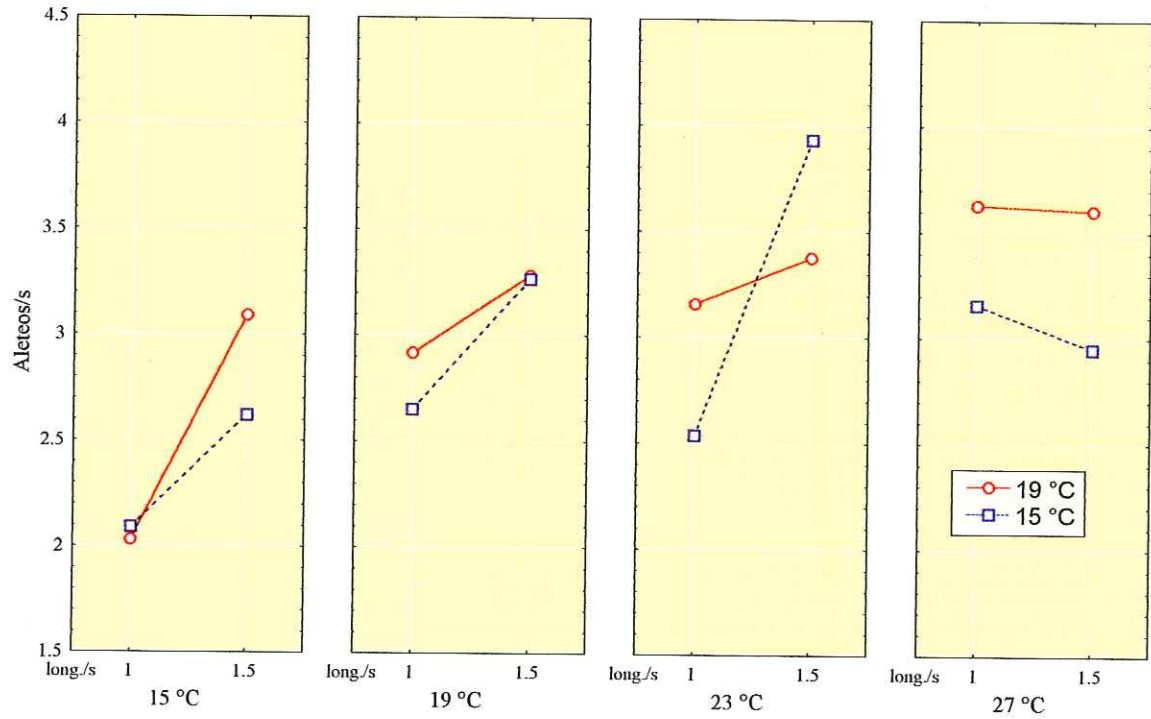


Figura 10.- Frecuencia de aleteo de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, tanto aclimatado a 15 como a 19 °C. Se muestra el efecto de la velocidad.

long./s no estaban acompañados del uso de las aletas pectorales, pues éstas siempre se presentaban alineadas con el cuerpo. La amplitud de los aleteos caudales era menor, así como la amplitud de la ondulación del cuerpo (el registro de estas observaciones se realizó sólo en forma cualitativa).

El análisis de varianza de tres vías que se realizó para la frecuencia de aleteo, tanto la aclimatación como la velocidad y la temperatura resultaron ser significativas ($p < 0.05$) (tabla II).

TABLA II.- Análisis de varianza de tres vías del efecto (Ef) de la aclimatación (A), de la velocidad (V), la temperatura (T) y de sus combinaciones sobre la frecuencia de aleteo de *Atractocision nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de flujo ($p < 0.05$).

Ef	df Ef	MS Ef	df Error	MS Error	F	p
A	1*	1.683292*	124*	.056210*	29.9464*	.000000*
V	1*	7.556859*	124*	.056210*	134.4393*	.000000*
T	3*	5.299034*	124*	.056210*	94.2718*	.000000*
AV	1*	.245261*	124*	.056210*	4.3633*	.038767*
AT	3*	.435532*	124*	.056210*	7.7483*	.000087*
VT	3*	1.563462*	124*	.056210*	27.8146*	.000000*
AVT	3*	1.192870*	124*	.056210*	21.2216*	.000000*

* significativo

FRECUENCIA DE VENTILACION

La frecuencia de ventilación a 0 long./s no se registró. El patrón seguido por la frecuencia de ventilación en los organismos aclimatados a 15°C en las diferentes velocidades y temperaturas (fig. 11), fue muy similar entre las velocidades de nado (1 y 1.5 long./s); en general, en ambas se observó un claro incremento de la frecuencia de ventilación conforme aumentaba la temperatura. Se encontró que las diferencias entre temperaturas fueron significativas. Los máximos de metabolismo en ambas velocidades se registraron a los 27°C y los mínimos a los 15°C.

Para los organismos aclimatados a 19°C (fig. 12), no fue posible registrar la frecuencia de ventilación para 1 long./s a los 15 y a los 19°C.

La frecuencia de ventilación se incrementó conforme aumentó la temperatura, aunque se registró un decremento a 1.5 long./s a los 19°C que no concordó con el patrón general. Para ambas velocidades de nado las frecuencias de ventilación máximas se registraron a los 27°C, para determinar la frecuencia mínima de ventilación (para los aclimatados a 19°C), sólo se tomaron en cuenta los datos correspondientes a 1.5 long./s y ésta se dió a los 19°C.

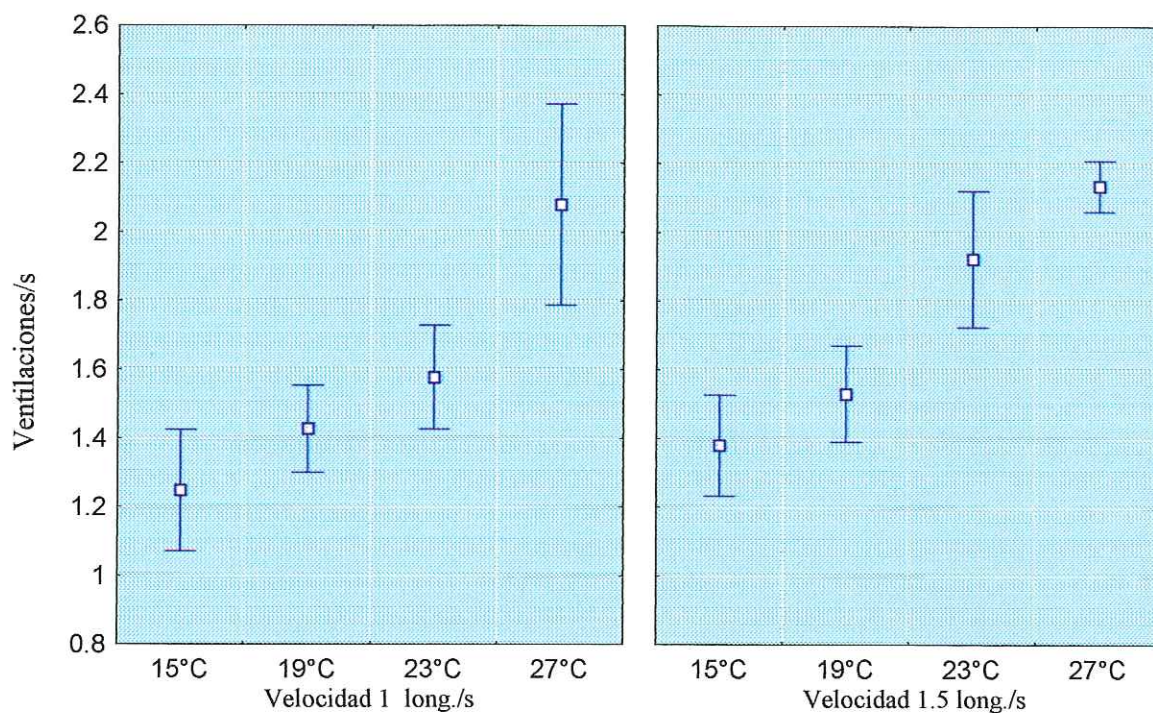


Figura 11.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 15 °C. Se muestra el efecto de la temperatura.

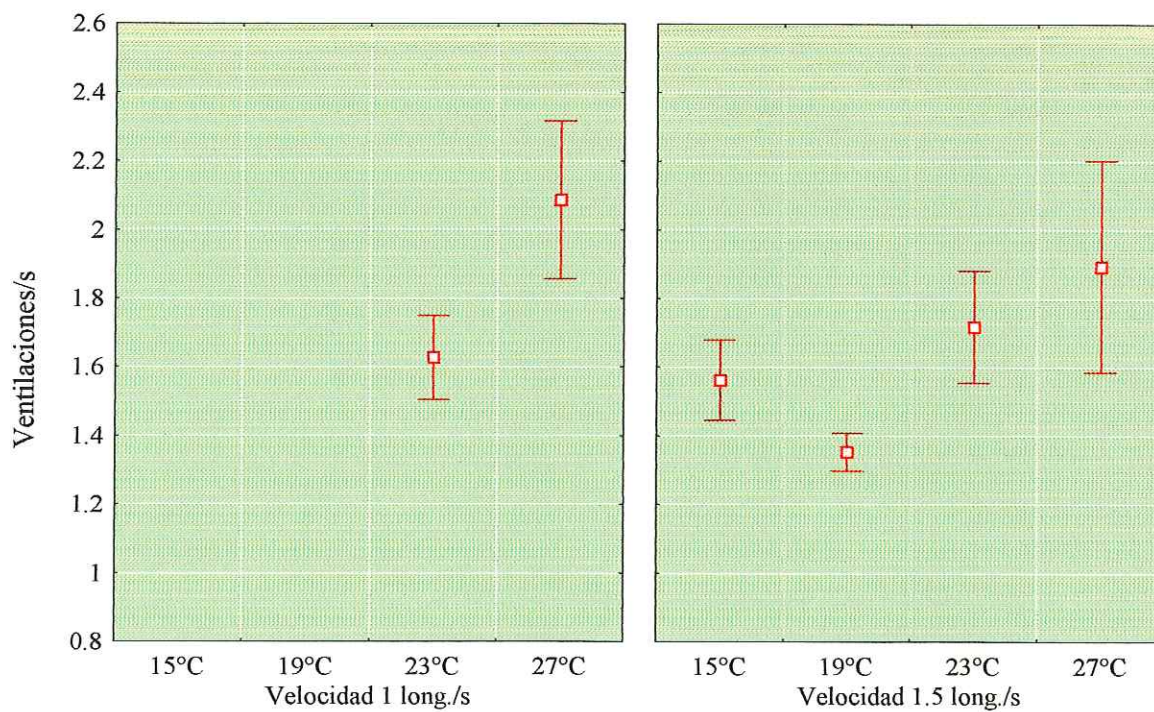


Figura 12.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado a 19 °C. Se muestra el efecto de la temperatura.

Al realizar las comparaciones entre velocidades de nado en una misma temperatura, en los organismos aclimatados a 15°C, sólo se encontraron diferencias en 23°C, pero es claro que hay un patrón de incremento, al aumentar la velocidad de nado (fig.13). En el caso de los aclimatados a 19°C, sólo fue posible comparar entre velocidades a dos temperaturas (fig.13), esto es a 23 y a 27°C; para 23°C hubo un incremento en la frecuencia de ventilación, pero para 27°C resultó un decremento. Respecto a la comparación entre frecuencias de ventilación entre los organismos aclimatados a 15°C y los aclimatados a 19°C, no se registró diferencia significativa alguna.

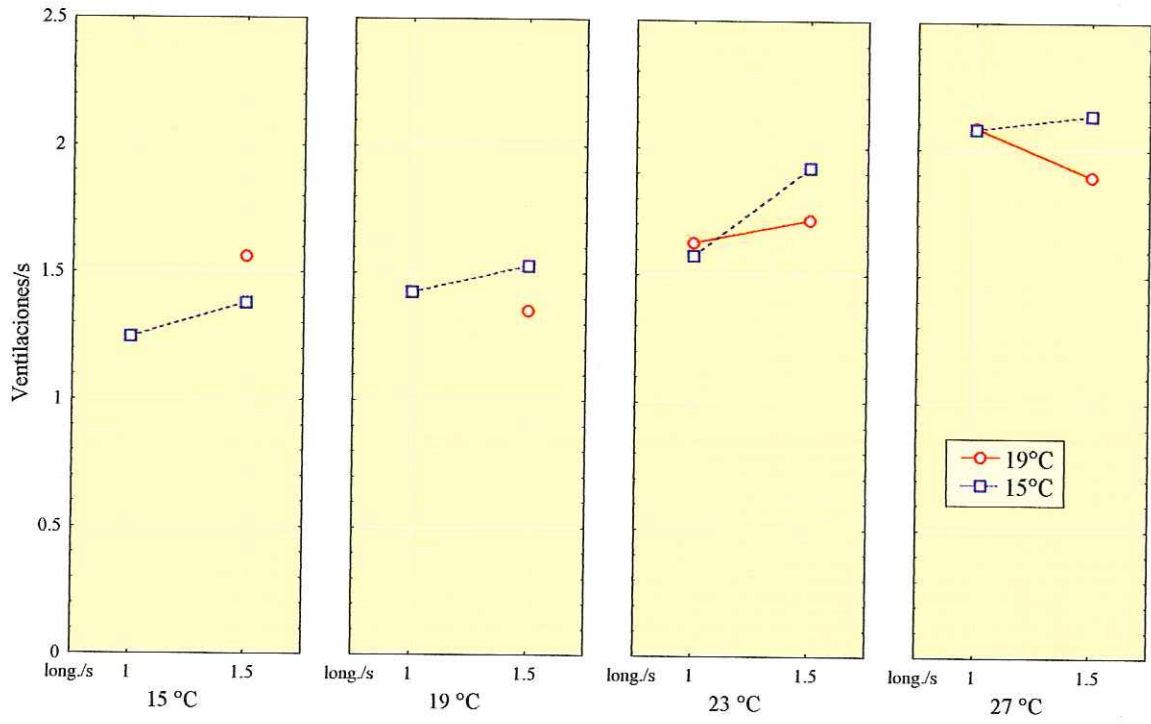


Figura 13.- Frecuencia de ventilación de *A. nobilis* a distintas temperaturas y velocidades de nado, aclimatado tanto a 15 como a 19 °C. Se muestra el efecto de la velocidad.

DISCUSIONES

DEMANDA DE OXIGENO

Actualmente existen trabajos sobre demanda de oxígeno en peces marinos y se ha encontrado que hay variaciones debido a la especie, la temperatura, el tamaño corporal, la alimentación y el nivel de actividad; no obstante, esta variabilidad es reducible y pueden hacerse comparaciones significativas (Parsons y Sylvester, 1992). La demanda de oxígeno que presentó *Atractocision nobilis* ejercitada a distintas velocidades de nado y temperaturas (figs. 4 y 5), tuvo una tendencia a incrementarse, conforme aumentaron la velocidad de nado y la temperatura (tanto los organismos aclimatados a 15 como a 19°C). Fue clara la influencia de ambas fuentes de estrés (velocidad de nado y temperatura) sobre la tasa de consumo de oxígeno de *A. nobilis*. Conforme aumentó la velocidad de nado, la tasa de consumo de oxígeno fue mayor, producto del esfuerzo energético de los organismos para permanecer nadando a la velocidad de prueba. Por otra parte, el papel de la temperatura fue sumamente marcado, pues ésta tiene una influencia directa sobre la velocidad de las reacciones enzimáticas, y por lo tanto, sobre el desempeño fisiológico de los organismos. Cuando se trabajó con las velocidades de nado y temperaturas más bajas (1 long./s y 15°C), el consumo de oxígeno fue menor a causa de una velocidad de nado que

no requirió de un esfuerzo extremo y de una temperatura que al reducir la velocidad de las reacciones enzimáticas aletarga a los organismos. Resultados similares encontró Beamish (1970), para *Micropterus salmoides* al combinar los efectos de la velocidad de nado y la temperatura. En *Atractoccion nobilis* solamente se encontraron diferencias significativas entre las diferentes temperaturas de prueba y no entre las velocidades de nado, lo cual demostró lo determinante que fue la temperatura en el desempeño de estos organismos. Esta fuerte influencia de la temperatura en comparación a la de la velocidad de nado, también la reportan Bernatchez y Dodson (1985), para *Coregonus clupeaformis* y Schaefer (1986), para *Scomber japonicus*. Por otro lado, Beamish (1990), afirma que aunque es clara la influencia de la temperatura en el consumo de oxígeno en organismos ectotermos, no puede haber un sólo patrón que describa esta relación para todas las especies.

Al comparar las velocidades de nado para *Atractoccion nobilis* manteniendo la temperatura constante (fig. 6), aunque no se encontraron diferencias estadísticas en la tasa de consumo de oxígeno, sí existió un claro patrón que mostró como los organismos consumieron más oxígeno conforme aumentó la velocidad de nado. Este incremento en el consumo de oxígeno (aunque pequeño) fue independiente de la temperatura. Podemos decir que hubo un incremento en el consumo de oxígeno conforme aumentó la velocidad

de nado, pero por más alta que ésta haya sido, cuando se elevó la temperatura 4°C, su efecto se opacó. Esto fue más notorio conforme más baja fue la velocidad de nado, Bernatchez y Dodson (1985), reportaron un patrón similar para *Corgonus clupearformis*. El hecho de no haber encontrado diferencias significativas entre los consumos de oxígeno en las distintas velocidades de nado y de que su incremento haya sido tan leve, indica la capacidad de *A. nobilis* y de los peces en general, para aprovechar las condiciones físicas del medio y optimizar su forma de nado (Triantafyllou y Triantafyllou, 1995), recorriendo la mayor distancia posible con un menor costo energético. Así como en *A. nobilis* no se encontraron diferencias significativas en el consumo de oxígeno a velocidades de nado diferentes y una misma temperatura, tampoco las encontró Beamish (1970), para *Micropterus salmoides* y Kutty (1969), solamente encontró una ligera tendencia en *Liza macrolepis* de incremento del consumo de oxígeno en condiciones de prueba similares.

Al comparar el consumo de oxígeno de *A. nobilis* entre los organismos aclimatados a 15°C y los aclimatados a 19°C, (figs. 6 y 7), no se encontró diferencia significativa alguna, de hecho, en algunos casos estos consumos fueron prácticamente iguales y las pocas diferencias que se observaron en las gráficas pueden ser atribuidas a las diferencias de tamaño de los organismos. Existe un

proceso de adaptación por el que pasan los organismos aclimatados a diferentes condiciones de temperatura, éste debe ser tanto físico como fisiológico, pues Johnson y Johnston (1991), al trabajar con el rendimiento energético de las fibras musculares aisladas de *Myoxocephalus scorpius*, aclimatado a condiciones de invierno y de verano, no encontraron diferencia significativa entre ambas condiciones y agregan que después de varias semanas de aclimatación, existen mecanismos que reordenan la disposición entre músculos y esqueleto, lo cual mejora el rendimiento locomotor de los organismos. Aunque no se cuenta con los medios para demostrar que el proceso anteriormente descrito se hubiese presentado en los organismos de *A. nobilis*, los resultados sustentan en gran medida esta posibilidad. La capacidad de adaptación a cambios de temperatura a largo plazo, debe estar presente durante toda la vida de los organismos, pues en el caso de los estadios larvales del arenque y la platija, Batty y Blaxter (1992), mencionan que el desempeño locomotor de dichos organismos aclimatados a distintas temperaturas, no presentatron diferencia significativa entre una temperatura y otra. Gordon et al., (1989), tampoco encontraron diferencias al trabajar con organismos subadultos de *Cymatogaster*

aggregata y *Oxyjulis californica*, en condiciones de invierno y de verano. Rome et al., (1985), mencionan la existencia de mecanismos de adaptación para organismos aclimatados a bajas temperaturas, lo cual les permitió mejorar su rendimiento al obtener más energía por medios aeróbicos, pero indican que esta adaptación no es universal. Al parecer, *A. nobilis* presentó gran capacidad de adaptación, pues no hubo diferencias en el gasto energético entre los organismos aclimatados a 15 y a 19°C.

La influencia de la temperatura sobre el patrón de locomoción fue más marcada en 15 y 27°C, pues a los 15°C, el movimiento ondulatorio presentó una coordinación deficiente, carente de estabilidad y aparentemente con déficit de energía. Por otro lado, en 27°C, se observó que los organismos nadaron activamente con movimientos rápidos y vigorosos. Bernatchez y Dodson (1985), encontraron claras evidencias de que las bajas temperaturas inducen a una capacidad de nado pobre, al disminuir, tanto el máximo de consumo de oxígeno como el alcance metabólico activo, lo cual concuerda con lo obtenido para *A. nobilis*, a los 15°C. Al trabajar a 19 y 23°C el patrón de locomoción fue más estable y coordinado, aparentemente *A. nobilis* se encuentra en mejores condiciones en

dichas temperaturas, pues en éstas no hubo comportamientos que nos hicieran pensar en la existencia de un déficit energético producto de un aletargamiento, o por otro lado, la presencia de un desplante exagerado de energía causado por una temperatura alta.

Dadas las condiciones del experimento (algunas temperaturas altas, volumen pequeño de agua dentro del respirómetro y actividad metabólica alta), fue necesario utilizar oxígeno puro para asegurar concentraciones adecuadas para los organismos durante toda la medición, aunque las concentraciones utilizadas variaron un poco, no se encontró ningún tipo de influencia sobre el desempeño de los mismos. Lo cual concuerda con lo reportado por Beamish (1970), quien no encontró diferencia significativa en el consumo de oxígeno entre dos concentraciones de prueba del mismo, a una velocidad dada, además señala que la concentración de oxígeno más alta, en ningún momento representó ventaja alguna para los organismos.

FRECUENCIA DE ALETEO

En general la frecuencia de aleteo, de la curvina acondicionada a 15 y a 19°C (figs. 8 y 10), fue muy similar, aumentando conforme se incrementa la temperatura. La influencia de la temperatura fue tal, que durante las más altas llegaba a dar a los organismos una cierta capacidad para sobrepasar a las velocidades de prueba, dado que los organismos permanecían nadando durante toda la medición contra la rejilla contenedora (fig. 1, a y b), además, en la mayoría de esos casos se registraron las más altas frecuencias de aleteo. En las temperaturas bajas el efecto fue contrario, dando como resultado organismos aletargados incapaces, en algunos casos, de nadar adecuadamente respecto a la velocidad. Registros similares de la influencia de la temperatura sobre la frecuencia de aleteo se han obtenido para *Salmo gairdneri* y *Micropterus salmoides*, (Stevens, 1979) y para *Morone saxatilis*, (Sisson y Sidell, 1987).

La frecuencia de aleteo registrada en los organismos ejercitados a una misma temperatura, pero distintas velocidades (fig. 10), en la mayoría de los casos, tendió a incrementarse conforme aumentó la velocidad, tanto en los organismos aclimatados a 15 como a 19°C. La aleta caudal es la principal estructura de locomoción de los peces (una vez que sobrepasan las velocidades más

bajas), y como lo mencionan Triantafyllou y Triantafyllou (1995), está altamente especializada. Es de esperarse por lo tanto, que al aumentar la velocidad aumente la frecuencia de aleteo. Es notorio que aunque la frecuencia de aleteo en la mayoría de los casos resultó ser significativamente diferente a las distintas velocidades de nado a una misma temperatura, no hubo una diferencia significativa en la tasa de consumo de oxígeno a esas mismas velocidades, lo cual nos habla de la gran adaptación de los peces para nadar y de la gran eficiencia de la aleta caudal. Respecto al hecho de que la frecuencia de aleteo de *A. nobilis*, aumentó conforme se incrementó la velocidad, Hunter y Zweifel (1971), encontraron lo mismo para *Trachurus symmetricus* y Brett (1972) y Rome et al., (1990), para *Cyprinus carpio*.

En la mayoría de los casos, al aplicar una misma temperatura pero incrementando la velocidad, la frecuencia de aleteos aumentó (fig.10). Sólo en los casos correspondientes a los 27°C (tanto en los aclimatados a 15 como a 19°C), los organismos redujeron la frecuencia de aleteos. Llama la atención el hecho de que los organismos utilizados para estas determinaciones sufrieron espasmos e incluso algunos se impactaron contra la rejilla contenedora y la mayoría presentaron dificultades para nadar, pues a menudo eran ligeramente arrastrados por la corriente. Todo lo anterior fueron muestras claras del efecto del cambio de temperatura sufrido por *A.*

nobilis, en especial los acondicionados a 15°C. Entonces, podemos decir que la velocidad de 1.5 l/s, en combinación con una temperatura de 27°C, representaron condiciones de alto estrés para *A. nobilis* y en consecuencia su desempeño fisiológico y locomotor fue deficiente. Algo muy similar, aunque para larvas, encontró Fuiman (1986), al trabajar con *Danio rerio* y señala que las deficiencias fisiológicas y locomotoras ante cambios rápidos de temperatura, pueden ser causadas por una aclimatación incompleta o porque dichas temperaturas (27 - 30°C), representan cierto nivel de estrés.

Durante el período de familiarización, en el cual los organismos nadaban a velocidades bajas (0.45 y 0.8 long./s), se observó que el movimiento ondulatorio del cuerpo, estaba acompañado del uso de las aletas pectorales y amplios aletas caudales. Al inducir a los organismos a nadar a velocidades más altas (1 y 1.5 long./s), este comportamiento cambiaba completamente, pues los organismos dejaban de utilizar activamente sus aletas pectorales alineándolas perfectamente al cuerpo, lo cual coincide con Videler (1993), quien señala lo especializado que están algunos peces, pues en muchos casos las aletas pectorales quedan perfectamente acomodadas en hendeduras o ranuras, que evitan que éstas interfieran con el flujo. Por otro lado, la amplitud de los aleteos caudales se redujo notablemente y en consecuencia, su frecuencia

aumentó. Aunque no se tomaron registros cuantitativos del comportamiento anteriormente descrito, algunos autores reportan comportamientos sumamente similares. Parsons y Sylvester (1992), mencionan que *Pomoxis annularis* a bajas velocidades, utiliza una combinación locomotora de las aletas pectorales y la caudal, pero al aumentar la velocidad hay un cambio en el modo de locomoción, pues al sobrepasar los 20 cm/s hay un rápido decremento en la actividad de las aletas pectorales, la cual llega a ser nula al pasar los 30 cm/s, contrariamente, a bajas velocidades la aleta caudal está prácticamente inmóvil, pero a partir de los 15 cm/s su frecuencia se incrementa rápidamente, hasta que el movimiento de locomoción es exclusivamente caudal. Es importante mencionar que el patrón de locomoción y las velocidades (cm/s) mencionadas por dichos autores coinciden en gran medida con lo encontrado en las observaciones realizadas para *A. nobilis*.

FRECUENCIA DE VENTILACION

En general, *A. nobilis* respondió a los incrementos de temperatura y velocidad de nado con un incremento en la frecuencia de ventilaciones, sin que se registrara diferencia significativa entre los organismos acondicionados a 15 y a 19°C.

Es evidente que los mecanismos de ventilación empleados por los peces al nadar, varían de una especie a otra (Sutterlin, 1969), pero en general, existe un patrón similar cuando se incrementa la temperatura (Randall y Cameron, 1973), o la velocidad (Kiceniuk and Jones, 1977; Jones y Randall, 1978; Freadman, 1979), pues hay un aumento en la frecuencia y en la amplitud de las ventilaciones, como sucedió con *A. nobilis*, en donde la temperatura resultó ser el factor de mayor influencia sobre el patrón de ventilación. Es importante aclarar que después de cierta velocidad algunos organismos, especialmente aquellos que por sus hábitos de vida, requieren de un nado más constante como en el caso del atún, modifican su patrón de ventilación, pues de ventilar en forma activa a bajas velocidades de nado, cambian a una ventilación de tipo pasivo a velocidades más altas, lo cual representa un ahorro energético de hasta un 30% en algunas especies, en lo que a ventilaciones se refiere (Muir y Buckley, 1967; Roberts, 1975; Freadman, 1979). Para el caso de *A. nobilis*, durante las

observaciones experimentales los organismos siempre presentaron un patrón de ventilación activa; en base a las características del pez y los hábitos de vida reportados por Bong (1987), se cree que no presenta la capacidad de ventilar en forma pasiva.

CONCLUSIONES

* El metabolismo activo de *Atractoccion nobilis*, estuvo directamente influenciado por la variación en la velocidad de nado y la temperatura, sin que haya existido diferencia significativa entre los organismos aclimatados a 15°C y los aclimatados a 19°C.

* En todos los casos, la temperatura fue el factor de mayor influencia sobre el metabolismo activo de los organismos.

* El patrón de locomoción de *A. nobilis* a velocidades bajas, se caracterizó por el uso en forma activa de las aletas pectorales, acompañadas del uso de la aleta caudal en forma pasiva (ondulaciones amplias y lentas). En velocidades mayores, las aletas pectorales permanecieron alineadas al cuerpo, mientras que la aleta caudal fue utilizada activamente, con ondulaciones estrechas pero muy rápidas.

* Bajo la influencia de las temperaturas extremas, el patrón de locomoción de *A. nobilis* es notoriamente modificado. A los 15°C, los movimientos presentaron una coordinación deficiente, carentes de estabilidad y con déficits de energía. A 27°C los movimientos son sumamente rápidos, a causa del estrés térmico que incrementó su metabolismo.

* *A. nobilis* mostró mejor capacidad para nadar entre los 19 y los 23°C.

* La frecuencia de aleteo aumentó significativamente ($p < 0.5$) al aumentar la velocidad de nado, en tanto, la variación en el consumo de oxígeno no presentó diferencia significativa ($p < 0.5$).

* Un flujo equivalente a 1.5 longitudes del pez por segundo en combinación con una temperatura de 27°C representaron condiciones de alto estrés para *A. nobilis* pues indujeron a un desempeño fisiológico deficiente.

LITERATURA CITADA

- Allen, L.G. and Franklin, M.P. (1992). Abundance, distribution, and settlement of young of the year white seabass, *Atractocision nobilis*, in southern California Bight 1988-1989. Fishery Bulletin U.S., 90: 633-641.
- Batty, R.S. and Blaxter, J.H.S. (1992). The effect of temperature on the burst swimming performance of fish larvae. J. exp. Biol., 170: 187-201.
- 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. (1990). Swimming metabolism and temperature in juvenile walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. Environmental Biology of Fishes., 27: 309-314.
- Belokopytin, Y.S. and Abolmasova, G.A. (1988). Energetics of metabolism of flying-fishes of the Tropical Atlantic. J. Ichthyol., 28(1): 148-151.
- Bernatchez, L. and 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.
- Brett, J.R. (1972). The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. Respiration Physiology., 14: 151-170.
- Bong, G.K. (1987). Effects of stocking density and food concentration on survival and growth of larval white seabass, *Atractocision nobilis*. Tesis de maestría, Calif. S t a t e University, San Diego.
- Donahoe, C. (1990). The distribution, abundance, food habits, age and growth of late larval and early juvenile white seabass *Atractocision nobilis* of San Diego County California. Tesis de maesrtría, San Diego State University, California. 95 pp.
- Freadman, M.A. (1979). Swimming energetics of striped bass *Morone saxatilis* and bluefish *Pomatomus saltatrix*: Gill ventilation and swimming metabolism. J. Exp. Biol., 83: 217-230.

- Fuiman, L.A. (1986). Burst-swimming performance of larval zebra danios and the effects of diel temperature fluctuations. Transactions of the American Fisheries Society., 115: 143-148.
- Gordon, M.S., Chin, H.G. and Vojkovich, M. (1989). Energetics of swimming in fishes using different methods of locomotion:I. Labriform swimmers. Fish Physiology and Biochemistry., 6(6): 341-352.
- Hunter, J.R. and Zweifel, J. (1971). Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude and size in jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes. Fishery Bulletin., 69(2).
- Johnson, T.P. and Johnston, I.A. (1991). Power output of fish muscle fibres performing oscillatory work: effects of acute and seasonal temperature change. J. exp. Biol., 157: 409-423.
- Jones, D.R. and Randall, D.J. (1978). The respiratory and circulatory systems. pp. 425-501. En : Hoar, W.S. and Randall, D.J. (ed.) Fish Physiology, vol. 7, Academic Press, New York.
- Khakimullin, A.A. (1988). Intensity of gas exchange of hatchery siberian sturgeon, *Acipenser baeri*, under muscular load. Voprosy Ikhtiologii., 2: 282-288.
- Kiceniuk, J.W. and Jones, D.R. (1977). The oxygen transport system in trout *Salmo gairdneri*, during sustained exercise. J. Exp. Biol., 69: 247-260.
- Kutty, M.N. (1969). Oxygen consumption in the mullet *Liza macrolepis* with special reference to swimming velocity. Marine Biology., 4: 239-242.
- McClanahan, L.L., Feldmeth, C.R., Jones, J. and Soltz, D.L. (1986). Energetics, Salinity and temperature tolerance in the mohave tui chub, *Gila bicolor mohavensis*. Copeia., 1: 45-52.
- Meffe, G.K. (1986). Conservation genetics and the management of endangered fishes. Fisheries., 11(1).

- Muir, B.S. and Buckley, R.M. (1967). Gill ventilation in *Remora remora*. *Copeia.*, 3: 581-586.
- Parsons, G.R. and Sylvester, J.L. Jr. (1992). Swimming efficiency of the white crappie, *Pomoxis annularis*. *Copeia.*, 4:1033-1038.
- Randall, D.J. and Cameron, J.N. (1973). Respiratory control of arterial pH as temperature changes in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *American Journal of Physiology.*, 225(4).
- Roberts, J.L. (1975). Active branchial and ram gill ventilation in fishes. *Biol. Bull. Mar. biol. Lab., Woods Hole.*, 148: 85-105.
- Rome, L.C., Loughna, P.T. and Goldspink, G. (1985). Temperature acclimation: improved sustained swimming performance in carp at low temperatures. *Science.*, Vol. 228.
- Rome, L.C., Funke, R.P. and Alexander, R. M. (1990). The influence of temperature on muscle velocity and sustained performance in swimming carp. *J.exp.Biol.*, 154: 163-178.
- Schaefer, K.M., (1986). Lethal temperatures and the effect of temperature change on volitional swimming speed of chub mackerel, *Scomber japonicus*. *Copeia.*, 1: 39-44.
- Sisson, J.E., III and Sidell, B.D. (1987). Effect of thermal acclimation on muscle fiber recruitment of swimming striped bass *Morone saxatilis*. *Physiol. Zool.*, 60: 310-320.
- Stevens, E.D. (1979). The effect of temperature on tail beat frequency of fish swimming at constant velocity. *Can.J. Zool.*, 57: 1628-1635.
- Sutterlin, A.M. (1969). Effects of exercise on cardiac and ventilation frequency in three species of freshwater teleosts. *Physiol. Zoo.*, 42: 36-52.
- Triantafyllou, M.S. and Triantafyllou, G.S. (1995). An efficient swimming machine. *Scientific American.*, 272(3): 64-70.
- True, C.D. (1994). Influencia de la variación de salinidad y temperatura, sobre el metabolismo y osmoregulación en juveniles de la curvina blanca *Atractoccion nobilis*. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México, 62pp.

- Videler, J.J. (1993). Fish Swimming, Chapman and Hall, London, UK., 260 pp.
- Vojkovich, M. and Reed, R.J. (1983). The white seabass. *Atractoscion nobilis*, in California-Mexican waters. Status of the fishery. Calcof. Coop. Fish Invest. rep., 24: 79-83.
- Winberg, G.G. (1956). Rate of metabolism and food requirements of fishes. Nauch. Trudy belorussk. gos. Univ. V.I. Lenina (Minsk).., 1-253 pp.