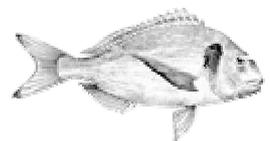


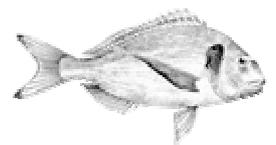
CAPÍTULO III.

CONSUMO DE OXÍGENO DE LA DORADA



CAPÍTULO III. CONSUMO DE OXÍGENO DE LA DORADA	103
1. MATERIAL Y MÉTODOS	107
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	109
Experimento 3: Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno de la dorada.....	109
Experimento 4: Influencia de la disminución de la concentración de OD del agua sobre el consumo de oxígeno de la dorada.	110
LOTES EXPERIMENTALES	110
ACUARIOS EXPERIMENTALES.....	111
CONDICIONES DE CULTIVO.....	111
MUESTREOS	112
Medición de la concentración de oxígeno disuelto en el agua	112
Determinación del consumo de oxígeno	115
Metabolismo estándar (o CO en reposo), metabolismo de rutina y SDA	117
Parámetros del CO	118
Nivel crítico de OD en el agua.....	119
Frecuencia de ventilación.....	120
TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	120
2. RESULTADOS	123
INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CO	125
CO - peso dependiente	126
Ritmo diario del CO y efecto de la alimentación.	129
Efecto de la temperatura y la salinidad	132
Efecto de un ayuno prolongado.....	135
INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACION DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CO.....	137
El consumo de oxígeno en normoxia (metabolismo de rutina)	137
CO durante hipoxia gradual	138
Efecto de la hipoxia sobre la frecuencia de ventilación (FV).....	143
Coste energético de la respiración.....	147
Comportamiento frente a la hipoxia.....	147
3. DISCUSIÓN	149
EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CO	151
CO-peso dependiente	151
Ritmo diario de CO y efecto de la alimentación	156
Efecto de la temperatura.....	159
Respuesta respiratoria a la salinidad: osmoregulación.....	161
Efecto del ayuno prolongado.....	166
INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CO.....	167
Concentración crítica de OD (OD_{crit})	168
Frecuencia de ventilación.....	171
Coste energético respiratorio.....	174
Comportamiento frente a la hipoxia.....	175

1. Material y Métodos



En este tercer capítulo de la memoria, se engloban los experimentos relacionados con el consumo de oxígeno de la dorada. En ellos se observa la influencia de las variables ambientales temperatura, salinidad y concentración de OD del agua, sobre los distintos niveles de metabolismo de la dorada. Con ello, se ha pretendido ampliar la información sobre los requerimientos mínimos de oxígeno necesarios para mejorar las condiciones de cultivo y, en definitiva, los diseños productivos de esta especie.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Se realizaron 60 experimentos con un total de 50.000 registros de la concentración de OD del agua, divididos en dos grupos, que denominamos experimentos 3 y 4. En el experimento 3 se utilizó un tipo de respirometría de flujo continuo y en el experimento 4 de flujo cerrado.

Experimento 3: Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno de la dorada.

En este apartado se incluyen seis series experimentales, con un total de 51 experimentos, que se llevaron a cabo utilizando diferentes tamaños de doradas, salinidades y temperaturas. Se engloban conjuntamente debido a que las condiciones y tratamientos son exactamente los mismos y plantean como objetivo común, el estudio del efecto de estas variables sobre el CO. Se ha evaluado el metabolismo de rutina; el metabolismo relacionado con la alimentación y el coste metabólico relativo a la tolerancia a la temperatura y la salinidad, midiendo la tasa de CO.

También se ha testado el efecto de un ayuno prolongado de varios días sobre el CO. Se ha observado el ritmo diario del consumo de oxígeno sin la influencia de la alimentación, evaluando el posible beneficio de reducir la salinidad en casos de ayuno obligado.

Experimento 4: Influencia de la disminución de la concentración de OD del agua sobre el consumo de oxígeno de la dorada.

La propuesta de este estudio ha sido definir los límites de tolerancia de la dorada, a corto plazo, frente a concentraciones bajas de OD (hipoxia); describir las respuestas terciarias (Wedemeyer & McLeay, 1981) al estrés subletal; y cuantificar los requerimientos mínimos de oxígeno de esta especie a diferentes salinidades.

Para ello, se ha determinado el CO y la frecuencia de ventilación (FV) de la dorada, previamente aclimatada a condiciones de normoxia ($OD \geq 6.7 \text{mgO}_2/\text{l}$), frente a una hipoxia progresiva, a 20-22°C y diferentes salinidades (22, 32 y 36‰).

LOTES EXPERIMENTALES

Para los experimentos sobre el CO se dispuso de tres grupos de doradas, de pesos comprendidos entre 100 y 1000g, estabuladas a 12, 22, y 36‰ de salinidad. Se utilizaron 6 tanques de PVC de 1000 litros de capacidad (200x125x40cm) con un filtro de arena en circuito cerrado, para cada dos tanques de réplicas, de una capacidad de 8 m³/h de flujo. Situados en el exterior del laboratorio, estaban provistos de cubierta de uralita sombreada y laterales de lona correderas, permitiendo que la temperatura fuera la natural de la época, pero con fotoperíodo controlado. Mensualmente se renovaba la totalidad del agua de cada tanque. Durante el período de estabulación (de 3 a 6 meses según el grupo), se mantuvieron a 20.4 – 21.6°C de temperatura, 15h de luz de fotoperíodo y entre 6.4 y 7.1 mgO₂/l de agua. Se alimentaron con pienso compuesto (EWOS, S.A.) para dorada *ad libitum*, una vez al día, de composición química ya descrita en material y métodos del Bloque I. En los experimentos de hipoxia se utilizaron los peces aclimatados a 22 y 36‰. Un grupo de 7 doradas estabuladas a 36‰ se aclimató a 32‰ de salinidad durante una semana antes del inicio del experimento 4.

ACUARIOS EXPERIMENTALES

Se utilizaron, para cada serie de experimentos, 3 acuarios de cristal de 100 litros (100 x 30 x 40cm) con tapa transparente en la parte superior (para limitar el intercambio de gas en superficie y poder apreciar el fotoperíodo) y laterales opacos (para evitar la visión de otros acuarios con peces) ubicados en una habitación termorregulada. El agua saliente de cada acuario era filtrada a través de filtros automáticos de arena y fibra de vidrio (EHEIM ref.2213, 8 watt), con un flujo constante de 440 l/h, y reoxigenada en otro acuario de 500 litros mediante fuerte aireación, de donde el agua volvía a los acuarios experimentales mediante válvulas, cerrando así el circuito (Figura 17, pág. 114). Para los peces con pesos superiores a los 400g se utilizaron tanques de 500 litros con un sistema de circuito de agua proporcionalmente igual que los acuarios. En la entrada y salida de agua de los acuarios se colocaron las sondas de medición en continuo de la concentración de oxígeno disuelto en el agua dentro de recipientes cerrados herméticamente.

CONDICIONES DE CULTIVO

Las condiciones experimentales de temperatura, salinidad, fotoperíodo y alimentación fueron las mismas que en el período de estabulación (ver lotes experimentales). La temperatura varió ligeramente entre los distintos acuarios entre 20 y 23°C (Tabla XV). La aireación forzada mediante piedras porosas mantuvo la concentración de OD entrante entre 7.5 y 8.2 mg/l. Para mantener la temperatura, se utilizaron calentadores automáticos (Winner-Sacem, 300w) colocados en el acuario de reoxigenación. Una vez al día (entre las 18-19h) se procedía al sifonado del fondo de los acuarios. El nivel de nitritos y amonio-amoniaco se controló al final de cada experimento, no alcanzando niveles significativos de peligrosidad (nitratos <70 ppm, nitritos <0.5 ppm y amonio total <0.5 ppm). En el experimento 4 una pequeña bomba centrífuga de inmersión aseguró la homogeneización del agua dentro del acuario. Los peces se aclimataron previamente a las nuevas condiciones experimentales durante un período mínimo de 24h.

Para el estudio del efecto de la disminución del OD sobre la respiración, se paralizó el sistema de filtraje y se eliminó la aireación para permitir la depleción del OD debido a la propia actividad respiratoria de los peces. Tras un máximo de 9:45 horas de experimentación se restableció el filtraje y la entrada de aire. Los cambios de pH debidos a la respiración eran contrarrestados por el efecto tampón del agua de mar.

MUESTREOS

Al inicio y final de los experimentos se registró el peso (P) de los peces, después de anestesiar durante 5 minutos (MS-222, Sandoz, a razón de 50 ppm) y secar la humedad superficial con un paño, hasta una precisión de 0.01g. Los peces no eran alimentados 24h antes de los muestreos. El peso de los peces se refiere como peso húmedo.

Medición de la concentración de oxígeno disuelto en el agua

La concentración del OD en el agua se midió a través de un oxímetro WTW Trioximatic[®] 600, con 6 electrodos de membrana (o sondas) de medición en continuo, con sensor integrado para la presión atmosférica. Mediante un sistema de *interface* (WTW Interlog OXI) las señales se registraron en un PC mediante un programa especialmente diseñado para ello. Los datos se recogían a intervalos de 5 o 15 minutos, según el experimento. El oxímetro posee un compensador térmico automático y se calibró para cada salinidad asignada. Para la transformación de los datos de concentración de OD en porcentaje de saturación de oxígeno¹ utilizados en el

¹ Los biólogos acuáticos piensan, generalmente, en términos de oxígeno disuelto, expresado en mg/l (o el equivalente en ppm) de concentración de oxígeno en el agua. Los fisiólogos miden el oxígeno en el ambiente o en la sangre, como tensión o presión parcial (PO₂) que se expresa en mmHg o en Pascals (1mmHg = 133.32 Pascals). Mientras que sería razonable asumir una relación directa entre oxígeno disuelto y PO₂, esto se mantiene solamente a una determinada temperatura y salinidad. A medida que estas variables aumentan, la solubilidad del oxígeno disminuye a cualquier PO₂ dada.

experimento 4, se han empleado las tablas de solubilidad del oxígeno en el agua en función de la temperatura y la salinidad (Benson & Krause, 1984) Los valores del 100% de saturación de oxígeno para cada condición se expresan en la Tabla XV.

Se instalaron dos sondas en cada acuario, una en la entrada y otra en la salida de agua dentro de recipientes herméticos donde el flujo de agua era continuo (necesario para el buen funcionamiento de las sondas y según instrucciones del fabricante) (Figura 17). Se tomaron medidas durante un período mínimo de 96h para cada condición experimental, que corresponderían sucesivamente a: 24h al blanco sin peces; 24h a la aclimatación de los peces al acuario; y, 48h, como mínimo, al experimento en sí. Al final de cada serie de experimentos, las sondas eran limpiadas y se recalibraban para la serie siguiente. En el experimento 4 las sondas se colocaron directamente en los acuarios, donde una pequeña bomba de recirculación, de 4 watt de potencia, les aseguró el flujo necesario para las correctas mediciones, evitando al mismo tiempo la estratificación del agua en el respirómetro.

Tabla XV. Concentración de OD correspondiente al 100% de saturación de oxígeno en el agua en función de la salinidad y temperatura de cada condición. Según Benson & Krause (1984).

Condición	S (‰)	T ^a (°C)	OD (mgO ₂ /l)
A	22	21	7.817
B	22	20	7.974
C	22	20	7.974
D	32	22	7.245
E	32	22	7.245
F	32	22	7.245
G	36	23	6.939
H	36	22	7.074
I	36	22	7.074

III. Oxígeno. Material y Métodos

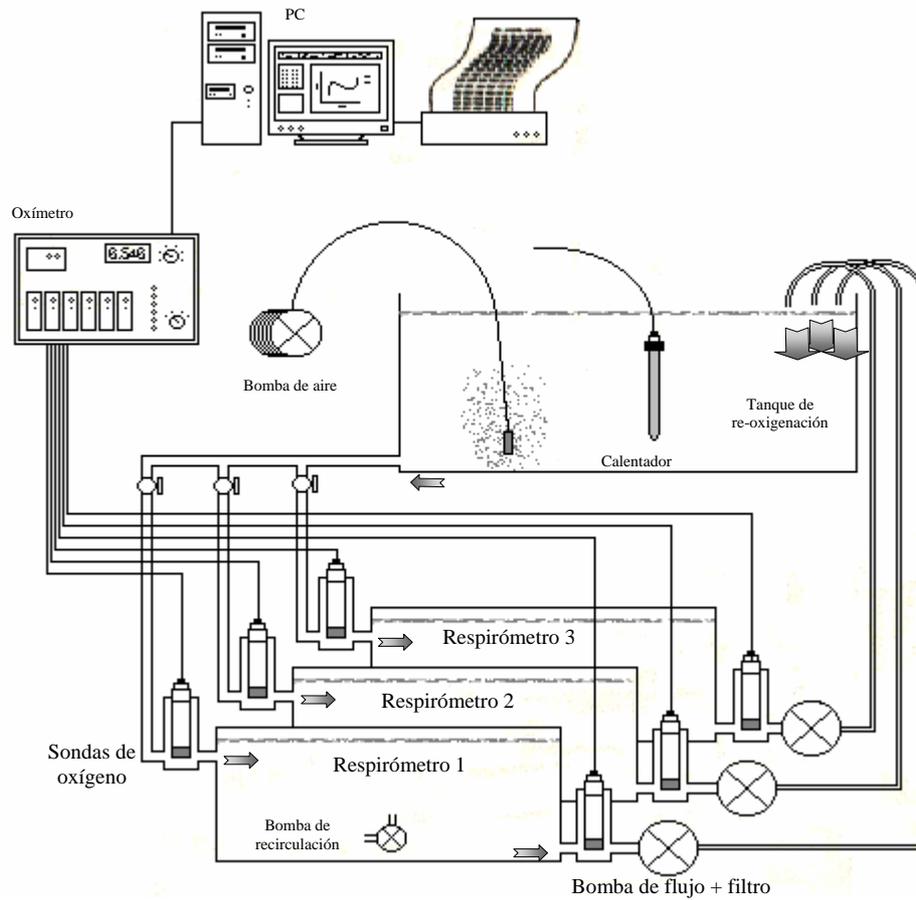


Figura 17. Esquema del sistema de acuarios experimentales utilizados en la determinación del CO. Las flechas indican la dirección del flujo de agua. Las sondas de oxígeno se encuentran en la entrada y salida de los acuarios. En el experimento 4 se utilizó una bomba de recirculación en el interior de cada acuario. En el tanque de reoxigenación se controló la concentración de OD en el agua y la temperatura.

Determinación del consumo de oxígeno

La tasa de consumo de oxígeno instantáneo (CO) se calculó a partir de la diferencia entre la concentración de OD del agua entrante y la concentración de OD del agua a la salida del acuario, para cada punto de medición, es decir, cada 15 minutos. Dicha diferencia está relacionada con el flujo de agua y la biomasa total de peces en el tanque:

$$CO = (O_e - O_s) \cdot Q / B$$

donde CO es el consumo de oxígeno (mgO₂/Kg/h) ; O_e y O_s es la concentración de OD a la entrada y salida del acuario (mgO₂/l) respectivamente; Q es el flujo de agua (l/h); y B la biomasa total de peces en el acuario (Kg). El flujo de agua se midió diariamente, cronometrando el tiempo que tardaba en llenarse un recipiente de 1 litro con el agua de salida, realizándose la media de 10 mediciones.

Se ha considerado la posibilidad de re-aireación del acuario debido a la difusión de oxígeno a través de la superficie del agua; a la fotosíntesis o fotorespiración de algas; a la oxidación de desechos orgánicos en el acuario; o bien al consumo de oxígeno bacterial que enmascare los resultados reales del CO de los peces. En pequeños recintos de cultivo en los que se establece un flujo laminar, el intercambio de oxígeno entre atmósfera y agua es despreciable, comparado con la respiración de los peces (McLean *et al.*, 1993), y quizás sólo tendría efecto en la lámina más superficial, no afectando prácticamente al volumen total del acuario. Asimismo, y debido a que los acuarios estaban tapados, al elevado flujo de agua y que el tiempo de experimentación era corto, la posibilidad de producción de fitoplancton se comprobó insignificante. Por otro lado, las heces eran retiradas diariamente. A pesar de ello, y antes y después de cada experimentación se realizaba un blanco en el cual se mantenían los acuarios sin peces pero con el flujo de agua durante las 24 horas previas y posteriores a la introducción y extracción de los mismos. El CO de los acuarios vacíos se midió para determinar la respiración de “fondo” (Cech, 1990), la cual se reveló negligible. A pesar de ello y

debido a la elevada precisión del oxímetro, se tuvieron en cuenta estos consumos para realizar las correcciones correspondientes en cada caso.

La medición de la concentración de OD se realizó de forma automática por el oxímetro, evitándose así alteraciones en el comportamiento de los peces por manipulación de los acuarios. Por todo ello, se asume que el CO medido puede aproximarse a la tasa metabólica de los peces.

Los datos sobre el consumo de oxígeno se han tomado en grupos de peces en lugar de individualmente, ya que observaciones preliminares mostraron que la dorada en solitario era hiperactiva. Para cada triple experimento sobre el CO se ha dispuesto de individuos distintos cada vez, utilizando tres grupos de pesos para cada condición experimental.

En los experimentos de depleción de oxígeno (experimento 4), la regresión lineal entre la concentración de OD (datos tomados cada 5 minutos) y el tiempo se calculó automáticamente y las pendientes (k) se utilizaron para cuantificar el consumo de oxígeno según la fórmula siguiente:

$$CO = k \cdot V / B$$

donde CO, es el consumo de oxígeno ($\text{mgO}_2/\text{Kg/h}$); k, la pendiente (mgO_2/h) es la derivada del OD respecto al tiempo (dOD/dt); V, es el volumen del acuario menos el volumen de los peces (l); y B, la biomasa total de peces en el acuario (Kg). Únicamente se usaron en los cálculos las pendientes derivadas de ecuaciones con una $r^2 > 0.9$. Este coeficiente de regresión de la pendiente es un reflejo de la precisión en la determinación del CO, con valores próximos a 1 cuando el consumo de los peces entre los periodos de medida se hacía más constante. Los coeficientes de regresión pequeños podían ser el resultado de la actividad durante parte del intervalo de medida que provocaría un

aumento del CO y un descenso del coeficiente de regresión debido a que la pendiente se incrementaría mientras los peces fueran activos.

Metabolismo estándar (o CO en reposo), metabolismo de rutina y SDA

Los peces eran introducidos en el acuario un día antes al inicio del experimento. Cuando un pez es transferido a un nuevo recinto o ambiente, como puede ser el acuario experimental, se produce un descenso en la concentración de OD debido en parte al estrés de captura (Gasca-leyva *et al.*, 1991) y a la *deuda de oxígeno*. Es decir, se produce un aumento del CO después de finalizado el ejercicio para compensar la obtención de energía por vía anaerobia durante la captura e introducción en un ambiente desconocido (Schurmann & Steffensen, 1997). Esto puede durar algunas horas y durante este período se puede observar un descenso gradual del CO (Figura 18). Siguiendo a este período, el CO se estabiliza en un nivel mínimo que llamaremos de reposo (CO_{reposo}). Este nivel mínimo de CO se puede considerar el metabolismo estándar (MS) de los peces. Valores más altos, debidos a la actividad casual donde ésta se reduce a movimientos espontáneos, se pueden considerar como metabolismo de rutina (MR) según lo definen Fry (1957, 1971) y Winberg (1960). Sobre la base de esta información, todas las medidas se han realizado pasado este período de aclimatación.

El aumento del CO, debido a los procesos ligados a la alimentación, en los que el CO se incrementa rápidamente después del suministro de alimento para alcanzar un pico y descender progresivamente hasta los niveles de CO de reposo, representa el metabolismo energético debido al SDA aparente (consideramos aquí la suma de los efectos fisiológicos relacionados directamente con la alimentación y de la actividad casual que ello conlleva).

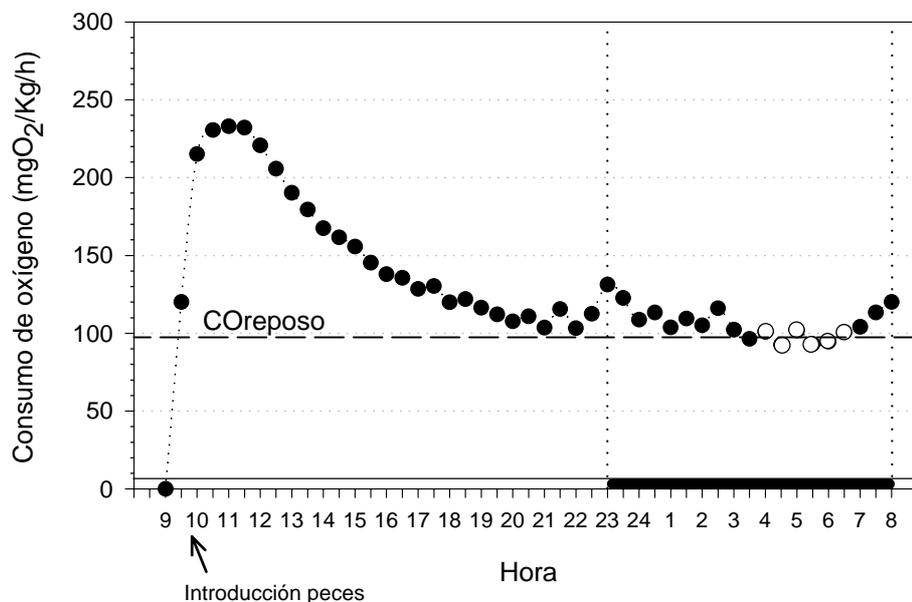


Figura 18. Ejemplo de la evolución del CO durante el proceso de introducción y aclimatación de los peces en los acuarios experimentales utilizados en la determinación del CO, a 20°C. El elevado CO inicial es debido al estrés de captura. Los valores son el resultado de las medias de 26 experimentos, agrupadas cada media hora, con un total de 2.288 medidas. La línea horizontal discontinua representa el nivel del CO_{reposito} o metabolismo standard calculado a partir de las medias de los valores observados entre las 4 y 7h (círculos en blanco). La barra horizontal blanca y negra representa las fases día-noche.

Parámetros del CO

Para simplificar la interpretación de los resultados, los valores del CO se presentaron según los parámetros siguientes:

CO_{medio}: media de los valores del CO registrados durante un período de 24h.

CO_{día}: media de los valores del CO registrados durante las horas de luz.

CO_{noche}: media de los valores del CO registrados durante las horas de oscuridad.

CO_{máx}: valor más alto de las medias horarias del CO.

CO_{mín}: valor más bajo de las medias horarias del CO.

CO_{reposo}: valor medio de los 12 valores mínimos del CO (equivalente a 3 horas) medidos durante el período de la noche anterior al inicio de cada experimento (registros entre las 4-5h y las 7-8h, según caso) (Benetti *et al.*, 1995).

SDA (Specific Dynamic Action): diferencia entre el CO medio diario y el CO reposo. Representa el metabolismo energético debido al SDA aparente

El efecto de la temperatura y la salinidad sobre el CO se midió mediante el factor Q₁₀ (factor por el cual la tasa de CO aumenta cada 10°C o 10‰ de aumento de la temperatura o la salinidad, respectivamente) y se calculó usando las siguientes fórmulas:

$$Q_{10t} = (CO_{t1}/CO_{t2})^{(10/t1-t2)} \quad \text{o bien,} \quad \log Q_{10t} = (10/t1-t2) \log (CO_{t1}/CO_{t2})$$

$$Q_{10s} = (CO_{s1}/CO_{s2})^{(10/s1-s2)} \quad \text{o bien,} \quad \log Q_{10s} = (10/s1-s2) \log (CO_{s1}/CO_{s2})$$

donde, CO₁ y CO₂ corresponden al CO a las temperaturas t₁ y t₂ y salinidades s₁ y s₂, respectivamente.

Nivel crítico de OD en el agua

La concentración de OD en el agua bajo la cual los peces se transforman de oxireguladores a oxiconformes se refiere como concentración crítica de OD (OD_{crit}). No se trata de un punto exacto sino de un rango no muy ancho en el cual el CO pasa progresivamente a disminuir a medida que disminuye la tensión de oxígeno en el agua. El OD_{crit} se determinó al iniciarse un descenso gradual de la concentración de OD del agua mediante la eliminación del sistema de filtraje y aireación para permitir la depleción de OD mediante la propia actividad respiratoria de los peces (experimento 4).

El OD_{crit} se definió gráficamente por el método de Yeager & Ultsch (1989). A niveles bajos de saturación de OD, el CO desciende por debajo del $CO_{reposito}$. Estos valores siguen una regresión lineal que, proyectada desde el origen, intersecciona con la línea horizontal que representa el nivel de $CO_{reposito}$ en normoxia. Este punto de intersección es el OD_{crit} (Figura 4, pág. 36).

Frecuencia de ventilación

La frecuencia de ventilación se midió en movimientos operculares por minuto (bpm - "beats per minute"). Un movimiento opercular es igual a un ciclo de apertura y cierre del opérculo (o boca) durante la respiración, es decir, movimiento completo de inhalación y exhalación. Las observaciones se realizaron visualmente desde uno de los laterales tapados, a través de una abertura (Heath, 1972). Mediante ensayos previos al experimento se comprobó que este método no alteraba el comportamiento normal del pez dentro del acuario, el cual nadaba indistintamente hacia cualquier punto del recinto sin alterar su CO. Cada 15 minutos se determinó la frecuencia de ventilación, como la media de seis medidas realizadas aleatoriamente a los distintos individuos del acuario. Se registró el tiempo requerido para efectuar 20 bpm mediante un cronómetro. La variación de la amplitud del movimiento opercular y los cambios de color y comportamiento normal de los peces se observaron continuamente. El cese de los movimientos operculares se consideró la muerte del animal.

TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Como en los experimentos del Bloque I, se utilizó el análisis de la varianza de una o dos vías (ANOVA I y II) para detectar diferencias significativas entre las variables, temperatura, salinidad, concentración de OD y nivel de actividad, sobre los parámetros estudiados. Las diferencias significativas entre grupos fueron puestas de manifiesto mediante los tests de comparación múltiple de las medias: Tuckey o Scheffe, según número de réplicas (Sokal y Rohlf, 1981). Previamente al análisis de la ANOVA, se

aplicaba el test de normalidad y homogeneización de las varianzas, en caso contrario, los datos eran transformados a arcoseno a fin de obtener varianzas homogéneas (Sokal y Rohlf, 1981).

En el experimento 3, la relación entre el CO y el peso del animal se examinó por regresión lineal de acuerdo al principio de los cuadrados mínimos tras la transformación a logaritmos. Las pendientes de las rectas se compararon mediante el análisis de la ANOVA con posterior test de Tuckey para determinar diferencias significativas (Cuadras, 1991).

Para ajustar los datos a los modelos que explicarían las variaciones de las variables dependientes (diferentes niveles del CO) en función de las variables independientes (salinidad, temperatura y peso), se utilizó el análisis de regresión múltiple, transformando las variables en logaritmos decimales (Steel & Torrie, 1980). Para el nivel de significación de los coeficientes de las variables se aplicó la t-Student y para toda la regresión la ANOVA.

En el experimento 4, la relación entre la velocidad de descenso de la concentración del OD y el tiempo se examinó por regresión exponencial negativa y la relación entre el CO y la concentración de OD, mediante el análisis de regresión tras transformación logarítmica.

Para estudiar el grado de dependencia lineal entre las variables independientes (peso, temperatura, salinidad, peso) y las dependientes (concentración de OD, distintos niveles de CO y de FV) se realizó el test de análisis de correlación múltiple y su nivel de significación se determinó mediante la t-Student.

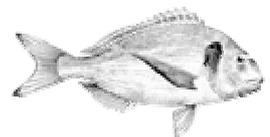
Como criterio general se tomó el 5% de nivel de significación para rechazar la H_0 . Todos los análisis estadísticos y gráficos se han llevado a cabo mediante el programa estadístico STATGRAPHICS PLUS (versión 4.10 Statistical Graphics Corp.),

III. Oxígeno. Material y Métodos

SIGMAPLOT 4.00 (SPSS Inc.) y Microsoft Excel 97 (Microsoft Corp.). Los valores se expresan como media \pm e.s. En los casos que se indica, se utiliza la desviación estándar para efectos gráficos más visuales.

2. Resultados

Sobre el consumo de oxígeno de la dorada



INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CONSUMO DE OXÍGENO

Se ha determinado el efecto de la salinidad (12, 22 y 36‰) sobre la tasa metabólica (CO_{reposo} , CO_{ayuno} y CO_{alim}) de la dorada, a 20 y 24°C ± 0.5°C de temperatura. Los resultados de la relación CO-peso dependiente se reflejan en las gráficas de doble logaritmos (Figura 19, pág.128) junto a las rectas de regresión que mejor definen cada relación.

Se utilizaron un total de 232 individuos distribuidos en 51 experimentos. La densidad de carga media fue de $6.18 \pm 0.08 \text{ Kg/m}^3$ no excediendo los 7 Kg/m^3 . Se realizaron un total de 48144 registros de OD en el agua, computados a intervalos de 15 minutos. El rango (valor mínimo y máximo) de pesos utilizados y sus medias se expresan en la Tabla XVI junto a las condiciones experimentales. Todos los peces permanecieron un total de 48 horas en ayunas (24h previas a la captura y 24h de aclimatación a las nuevas condiciones) antes del experimento en sí.

Tabla XVI. Condiciones experimentales y rango de pesos utilizado en el experimento 3. Los pesos medios de cada lote de peces no son significativamente diferentes entre sí ($P > 0.05$) y las varianzas son homogéneas (Cochran).

S (%)	Tª (°C)	Nº total medidas	Nº total Peces	Nº Obs.	Rango de pesos (g)	Peso medio (g ± e.s.)
12	20	5664	30	6	106.85 – 615.62	334.105 ± 91.518
12	24	5664	25	6	130.01 – 748.20	406.917 ± 106.52
22	20	8496	38	9	80.00 – 821.13	308.926 ± 82.079
22	24	11328	56	12	65.55 – 702.85	293.853 ± 67.833
36	20	8496	42	9	73.45 – 838.90	375.424 ± 93.902
36	24	8496	41	9	85.62 – 902.80	335.920 ± 93.616

CO - peso dependiente

Los resultados obtenidos sobre el CO con relación al peso se resumen en la Tabla XVIII. El CO peso-dependiente puede expresarse según la ecuación siguiente:

$$\text{CO} = a \cdot P^b$$

o bien,

$$\log \text{CO} = \log a + b \log P$$

donde CO es el consumo de oxígeno ($\text{mgO}_2/\text{Kg/h}$), P el peso fresco (g), a es la constante equivalente al CO de un pez de 1g de peso y el exponente del peso, b, la pendiente de la recta de regresión (Winberg, 1956).

El logaritmo del CO disminuye linealmente con el logaritmo del peso corporal del pez en todas las salinidades estudiadas. Debido al efecto del peso corporal sobre el metabolismo (Hoss & Petus, 1976), las tasas se ajustaron a un peso corporal estándar de 100g (en peso fresco; última columna en la Tabla XVII). Las tasas medias estandarizadas se compararon mediante ANOVA de II vías entre salinidades y temperaturas, para cada nivel de actividad, obteniéndose diferencias significativas ($P < 0.01$) y sin interacción entre ambos parámetros. El análisis de la ANOVA también mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los distintos niveles de actividad.

Las pendientes de las rectas de regresión son todas inferiores a la unidad. Si observamos la Figura 19, para cada salinidad dada, el cambio proporcional del CO con relación al nivel de actividad ($\text{CO}_{\text{reposo}}$, CO_{ayuno} y CO_{alim}) es independiente del peso. Las rectas de regresión son aproximadamente paralelas, es decir, las pendientes no son significativamente diferentes entre sí ($P > 0.05$). Igualmente ocurre dentro de cada salinidad y para ambas temperaturas (Figura 20, pág.129).

III. Oxígeno. Resultados

Tabla XVII. Relación entre el CO medio diario (mgO₂/Kg/h) y el CO de reposo, con el peso de la dorada para cada salinidad y nivel de actividad, a 20 y 24°C de temperatura.

S (%)	T ^a (°C)	Nivel CO	Ecuación de regresión (log CO = log a + b log P)		e.s. de b	r ²	Estimación a 100g (mgO ₂ /Kg/h) ± e.s.
			log a	b			
12	20	CO reposo	2.1184	-0.1687	0.0444	0.78	60.387 ± 3.977
		CO ayuno	2.2596	-0.1794	0.0392	0.84	79.577 ± 4.215
		CO alim.	2.4464	-0.1790	0.0574	0.71	122.588 ± 10.396
12	24	CO reposo	2.2498	-0.1761	0.0723*	0.60	79.006 ± 7.292
		CO ayuno	2.4187	-0.1726	0.0703*	0.60	118.428 ± 11.245
		CO alim.	2.5975	-0.1692	0.0596	0.67	181.564 ± 14.763
22	20	CO reposo	2.3333	-0.2236	0.0595	0.67	76.917 ± 5.266
		CO ayuno	2.4121	-0.1969	0.0529	0.66	104.305 ± 9.387
		CO alim.	2.6477	-0.2118	0.0581	0.65	167.518 ± 17.324
22	24	CO reposo	2.4487	-0.2282	0.0383	0.78	98.218 ± 8.213
		CO ayuno	2.5988	-0.2161	0.0320	0.82	146.744 ± 10.751
		CO alim.	2.7920	-0.2163	0.0479	0.67	228.728 ± 25.531
36	20	CO reposo	2.6517	-0.2711	0.0406	0.86	128.655 ± 9.661
		CO ayuno	2.8523	-0.2861	0.0384	0.89	190.623 ± 11.145
		CO alim.	3.0284	-0.2876	0.0335	0.91	283.922 ± 28.435
36	24	CO reposo	2.7483	-0.2797	0.0415	0.87	154.514 ± 12.931
		CO ayuno	2.9603	-0.2895	0.0358	0.90	240.649 ± 19.274
		CO alim.	3.1122	-0.2816	0.0425	0.86	353.955 ± 32.321

* el coeficiente del peso, b, no es significativo P>0.05.

III. Oxígeno. Resultados

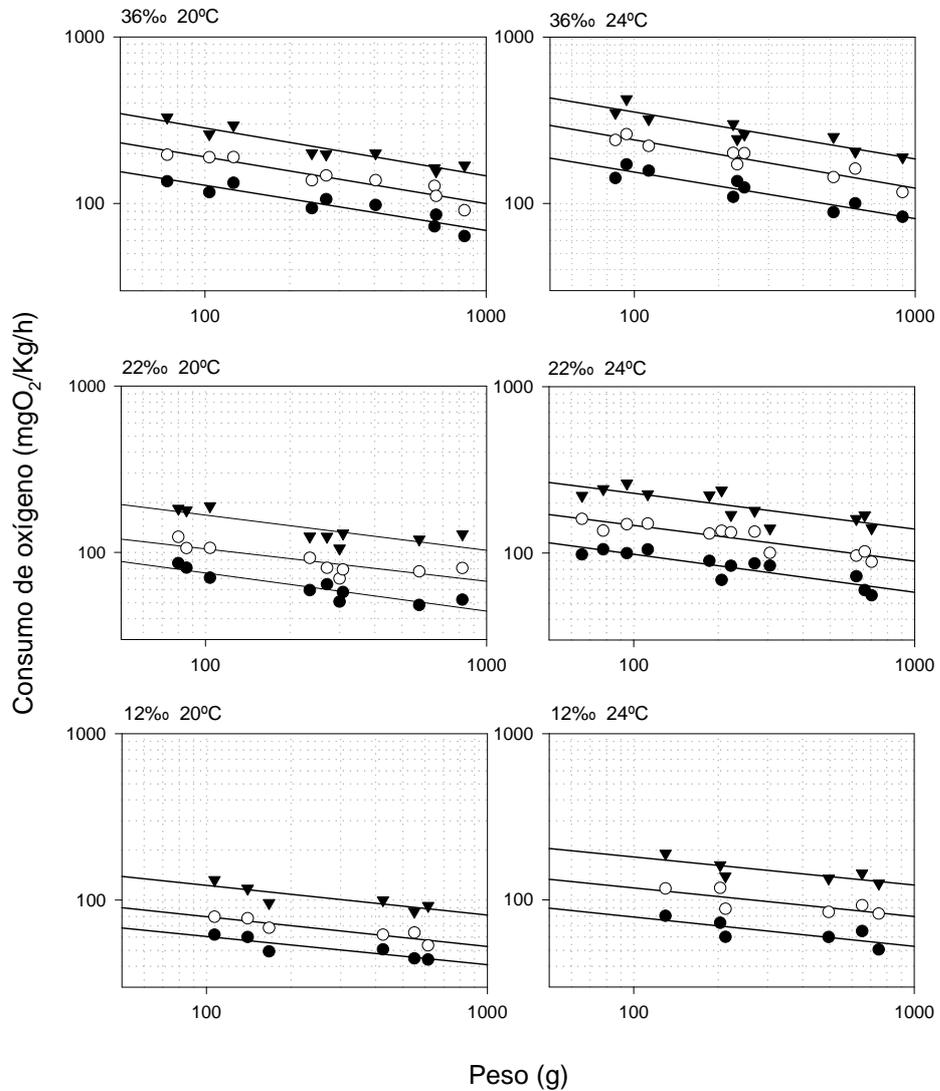


Figura 19. Consumo de oxígeno (mgO₂/Kg/h) respecto al peso de la dorada en estado de reposo (●), en ayunas (○) y con alimentación (▼), aclimatada a tres salinidades y dos temperaturas. Para las fórmulas de las ecuaciones de regresión ver Tabla XVII.

Por otro lado, si representamos el valor de los coeficientes de regresión b de las ecuaciones que relacionan las distintas tasas de CO con el peso, observamos que disminuyen significativamente ($P < 0.05$) con el aumento de la salinidad (Figura 20).

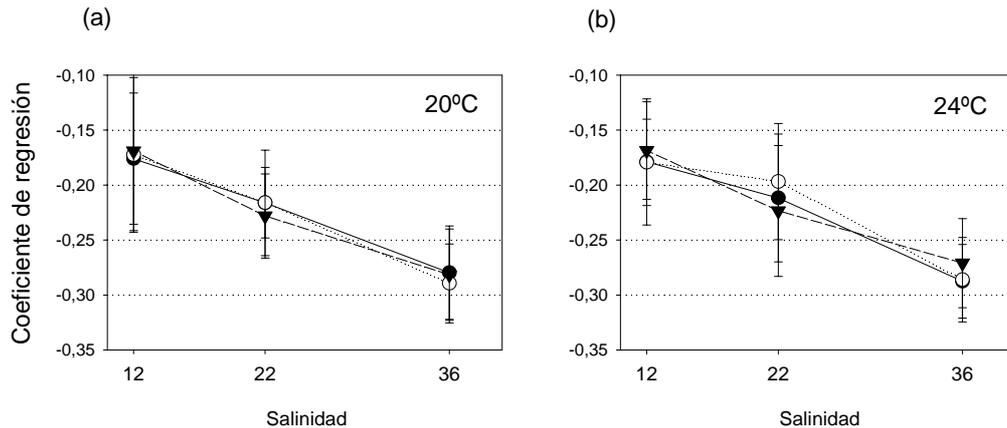


Figura 20. Coeficientes (valores de b) de las distintas ecuaciones de regresión que relacionan el metabolismo con el peso de la dorada a distintas salinidades (estadísticamente desiguales $P < 0.05$) a 20°C (a) y 24°C (b). CO_{reposo} (●), CO_{ayuno} (○) y $CO_{\text{alimentación}}$ (▼). Las barras verticales representan el error estándar.

Por consiguiente, b es independiente de la temperatura y del nivel de actividad, pero no de la salinidad. La constante “ a ”, por el contrario, varía en función de las tres variables, aumentando, en general, con la salinidad, y para una misma salinidad con la temperatura y el nivel de CO.

Ritmo diario del CO y efecto de la alimentación.

El CO de la dorada muestra una clara ritmicidad diaria. La Figura 21 (pág. 131) es un ejemplo del ritmo diario del CO que presenta la dorada durante un período de 24h con suministro de alimento, seguido de 24h de ayuno. Inmediatamente después del encendido de la luz (8:00h) los peces empiezan a incrementar el CO acelerándose

III. Oxígeno. Resultados

durante el suministro de alimento (9:00h). Se alcanza un máximo entre las 11:00 y 14:00 horas, 3.19 ± 0.09 veces superior al CO_{reposo} , sin diferencias significativas entre condiciones. Seguidamente, empieza a descender de forma progresiva hasta alcanzar los niveles mínimos de CO hacia las 4:00 horas de la madrugada y se mantienen hasta el encendido de las luces del día siguiente. Los valores mínimos observados durante esta primera noche son significativamente superiores al CO_{reposo} . A las 23:00 horas se produce un leve pico debido al cambio brusco de luz a oscuridad. Durante la noche, y no en todos los casos, se producen ligeros picos de diferente magnitud y duración.

En el segundo día, el CO aumenta con el encendido de las luces y se produce un leve pico hacia las 9:00h a pesar de que los peces no son alimentados. Se alcanza el máximo entre las 10:00 y las 12:00 horas, entre 1.73 y 1.94 ± 0.03 veces superior al CO de reposo a 20 y 24°C, respectivamente, para descender hasta un mínimo hacia las 2:00 horas. Este valor mínimo observado es significativamente igual ($P < 0.05$) al CO de reposo. Esto evidencia el final del efecto producido por la alimentación. Es decir, la duración del incremento del CO sobre el nivel de reposo, debido al SDA aparente, es de 41.2 ± 4.6 horas, indistintamente de la condición.

En general, la alimentación ha provocado un aumento significativo sobre todos los parámetros estudiados: CO_{medio} , $CO_{\text{máx}}$, $CO_{\text{día}}$ y CO_{noche} , respecto a los parámetros medidos en ayunas. Durante las horas nocturnas (de 23:00 a 8:00 h), la tasa de CO_{medio} ha representado un 77.99 ± 0.55 % del $CO_{\text{día}}$ con alimentación y un 88.69 ± 0.38 % respecto al $CO_{\text{día}}$ en ayunas. Las variaciones del CO que suceden a la alimentación y encendido o apagado de la luz, son inmediatas y bruscas, mostrando que la tasa metabólica de la dorada se ve altamente alterada por ambos efectos.

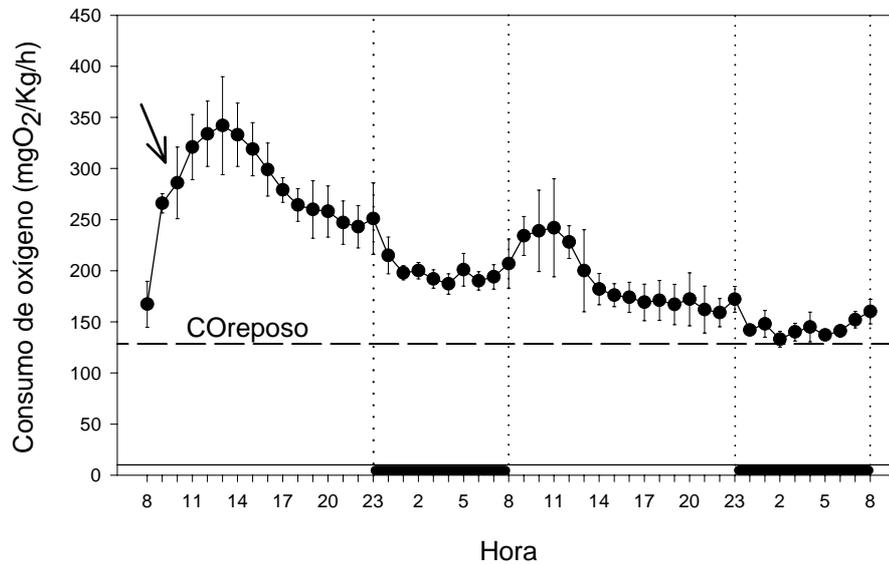


Figura 21. Evolución del ritmo diario del CO_{medio} ($mgO_2/Kg/h$) de la dorada ($234.72 \pm 8.9g$ de peso medio), mantenida a $24^\circ C$ y 36% de salinidad durante un ciclo completo de alimentación-ayuno (48 h.). La barra horizontal en el eje, representa las fases de día-noche. La flecha indica la administración de alimento (ración aproximada 2%). El nivel del CO_{reposito} se indica mediante una línea horizontal intermitente. Las barras verticales indican la desviación estándar de cada punto.

Durante el primer día de experimentación, las relaciones entre los distintos parámetros del CO no se correlacionan con ninguna variable, es decir, estas relaciones se mantienen constantes (Tabla XVIII). El metabolismo de reposo representa el $45.1 \pm 0.9 \%$ del CO_{medio} , mientras que por definición, la diferencia ($54.9 \pm 0.8 \%$) es la proporción del CO dedicado al SDA aparente. El SDA aparente provoca un aumento del CO_{medio} de 2.27 ± 0.04 veces el metabolismo de reposo. O lo que es lo mismo, el incremento del CO_{medio} debido al SDA aparente es del $127.4 \pm 4.4\%$.

III. Oxígeno. Resultados

Tabla XVIII. Relaciones entre los distintos niveles del CO. Valores medios \pm e.s. Se considera el valor de $CO_{SDA}=CO_{medio}-CO_{reposito}$. * Durante el día de ayuno las relaciones presentan diferencias significativas entre temperaturas (ANOVA II, $P<0.05$).

	Alimento	Ayuno*	
		20°C	24°C
$CO_{reposito}/CO_{medio}$	0.45 ± 0.01	0.71 ± 0.01	0.67 ± 0.01
CO_{SDA}/CO_{medio}	0.55 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.33 ± 0.01
$CO_{medio}/CO_{reposito}$	2.27 ± 0.04	1.42 ± 0.03	1.52 ± 0.03
$CO_{SDA}/CO_{reposito}$	1.27 ± 0.04	0.42 ± 0.03	0.52 ± 0.03
CO_{ayuno}/CO_{alim}	0.66 ± 0.01		
CO_{alim}/CO_{ayuno}	1.54 ± 0.02		
$CO_{máx}/CO_{reposito}$	3.19 ± 0.09	1.73 ± 0.05	1.94 ± 0.05
$CO_{máx}/CO_{medio}$	1.41 ± 0.03	1.23 ± 0.02	1.28 ± 0.02

Durante el siguiente día de ayuno la proporción del CO_{medio} invertido en el metabolismo de reposo aumenta respecto al día anterior, disminuyendo con la temperatura. Esto es debido a que mientras el CO_{medio} disminuye, el $CO_{reposito}$ se mantiene constante. Todas las demás relaciones entre los parámetros del CO aumentan significativamente con la temperatura. El movimiento espontáneo del pez, junto al resto del SDA aparente proveniente del día anterior, representa el $28.9 \pm 1.3 \%$ y el $33.4 \pm 1.2 \%$ del CO_{medio} para 20 y 24°C de temperatura, respectivamente. El CO_{medio} se ha reducido a 0.66 ± 0.01 veces, es decir, durante el día de ayuno se ha producido un descenso del $34.3 \pm 1.0\%$ respecto al CO_{medio} del día anterior con alimentación.

Efecto de la temperatura y la salinidad

La captación de oxígeno por la dorada está influenciada por la temperatura y la salinidad (Figura 19, pág.128). En todos los grupos, los diversos parámetros del CO aumentan significativamente con la temperatura. En la Tabla XIX se muestra los valores de Q_{10} para la temperatura calculados a partir de las ecuaciones estimadas del CO (Tabla XVII, pág.127). El efecto del incremento de temperatura sobre el CO disminuye

significativamente al aumentar la salinidad. El valor medio de Q_{10t} en estado de reposo es significativamente menor ($P < 0.05$) que en los estados más activos (Tabla XIX).

Tabla XIX. Estimación de Q_{10} para el intervalo de 20 a 24°C de temperatura, para cada nivel de actividad y salinidad (valores \pm e.s.).

Salinidad	12‰	22‰	36‰	Valor medio
CO reposo	1.95 ± 0.01	1.84 ± 0.00	1.58 ± 0.01	1.79 ± 0.05^a
CO ayuno	2.71 ± 0.01	2.32 ± 0.02	1.79 ± 0.00	2.28 ± 0.11^b
CO alim	2.69 ± 0.01	2.17 ± 0.01	1.74 ± 0.01	2.20 ± 0.12^b
Valor medio	2.45 ± 0.11^a	2.11 ± 0.06^b	1.70 ± 0.03^c	2.09 ± 0.00

El modelo de relación entre el CO y la salinidad es semejante para cada nivel de actividad (Figura 22). Las distintas tasas de CO aumentan significativamente ($P < 0.05$) con la salinidad y este aumento es más acentuado a 36‰. Es decir, mientras que CO_{alim} aumenta de forma parabólica según aumenta la salinidad, el CO_{reposo} salinidad-dependiente muestra una relación más lineal.

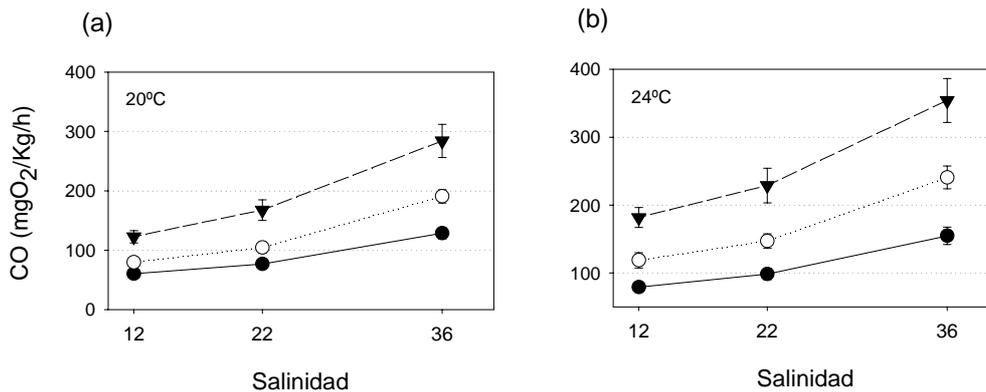


Figura 22. Efecto de la salinidad sobre los distintos niveles de CO de la dorada a 20°C (a) y 24°C (b). Valores estandarizados a 100g de peso. CO_{reposo} (●), CO_{ayuno} (○) y CO_{alim} (▼).

III. Oxígeno. Resultados

Este efecto puede valorarse mediante el cálculo de la Q_{10} para la salinidad a partir de las ecuaciones estimadas del CO (Tabla XVII). Los valores de Q_{10s} presentan diferencias significativas ($P < 0.05$) entre temperaturas y tramos de salinidad: 1.31 y 1.23 por un aumento de 12 a 22‰ de salinidad para 20 y 24°C, respectivamente; el aumento de salinidad de 22 a 36‰ tiene un efecto más pronunciado sobre el metabolismo estimado, aumentando Q_{10s} a 1.46 y 1.38 para 20 y 24°C respectivamente (Tabla XX).

Tabla XX. Estimación de Q_{10} para la salinidad y para cada nivel de actividad a 20 y 24°C. Existen diferencias significativas entre tramos de salinidad ($P < 0.05$).

Temperatura	20°C		24°C	
	De 12 a 22‰	De 22 a 36‰	De 12 a 22‰	De 22 a 36‰
CO _{reposo}	1.26 ± 0.01 ^a	1.43 ± 0.01 ^d	1.23 ± 0.01 ^a	1.37 ± 0.01 ^{bc}
CO _{ayuno}	1.31 ± 0.01 ^{ab}	1.52 ± 0.02 ^e	1.23 ± 0.01 ^a	1.41 ± 0.02 ^{cd}
CO _{alim}	1.36 ± 0.01 ^b	1.44 ± 0.02 ^d	1.25 ± 0.01 ^a	1.35 ± 0.01 ^b
Valor medio ± e.s.	1.31 ± 0.01	1.46 ± 0.01	1.23 ± 0.01	1.38 ± 0.01

Se aplicó el análisis de regresión múltiple lineal para obtener la ecuación que relaciona el CO con las variables. El CO está directamente relacionado con la salinidad y la temperatura e inversamente relacionado con el peso. Los datos se describen según las ecuaciones siguientes:

$$\log CO_{\text{reposo}} = 0.5665 \log S (\text{‰}) + 1.1836 \log T (\text{°C}) - 0.2204 \log P (\text{g}) + 0.0725 \quad r^2 = 0.85$$

$$\log CO_{\text{ayuno}} = 0.6302 \log S (\text{‰}) + 1.6653 \log T (\text{°C}) - 0.2161 \log P (\text{g}) - 0.5075 \quad r^2 = 0.88$$

$$\log CO_{\text{alim}} = 0.5930 \log S (\text{‰}) + 1.6315 \log T (\text{°C}) - 0.2204 \log P (\text{g}) - 0.2159 \quad r^2 = 0.87$$

donde S es salinidad, T temperatura y P peso; con una probabilidad altamente significativa ($P < 0.0001$) en todas las ecuaciones. El efecto de la interacción no es significativo ($P > 0.05$).

Efecto de un ayuno prolongado

Experimentos preliminares confirman que los datos de consumo de oxígeno de la dorada alimentada menos de 24h antes de las primeras medidas, no son útiles cuando se comparan con la tasa metabólica de rutina a las específicas temperaturas y salinidades. Durante los experimentos anteriores se ha podido constatar que el efecto de la alimentación tiene una duración de, al menos, 41 horas.

Se ha determinado la disminución de la tasa metabólica de la dorada mantenida en ayuno más de 48 horas. La relación entre el tiempo desde la última comida y las tasas medias del CO se muestra en la Figura 23, donde se puede observar que el CO se estabiliza y converge hacia el CO_{reposo} . El punto cero de la gráfica representa el CO_{medio} con alimentación. El punto 1 equivale al CO_{medio} en el primer día de ayuno. Los siguientes puntos representan las tasas medias del CO durante los 7 siguientes días sin alimentación. La relación entre el punto de partida y el primer día de ayuno ya se ha evaluado en los resultados anteriores. Durante el periodo de 7 días siguientes, el CO disminuye logarítmicamente y se puede expresar según la siguiente ecuación de regresión (partiendo del primer día de ayuno):

$$CO = CO_{\text{ayuno}} - (CO_{\text{ayuno}} - CO_{\text{reposo}} * 1/2)(\text{Ln } T)$$

donde CO se expresa como $\text{mgO}_2/\text{Kg/h}$ y $T = \text{días}$ después de la alimentación. Se escogió este modelo del $\text{Ln}(T)$ por su alto coeficiente de correlación: $r^2 > 0.95$. Esta regresión está basada en las 7 medias diarias, pero si se calcula con todos los valores (en este caso, 672 para cada regresión) también es significativa ($r^2 = 0,51$, $P < 0,01$).

III. Oxígeno. Resultados

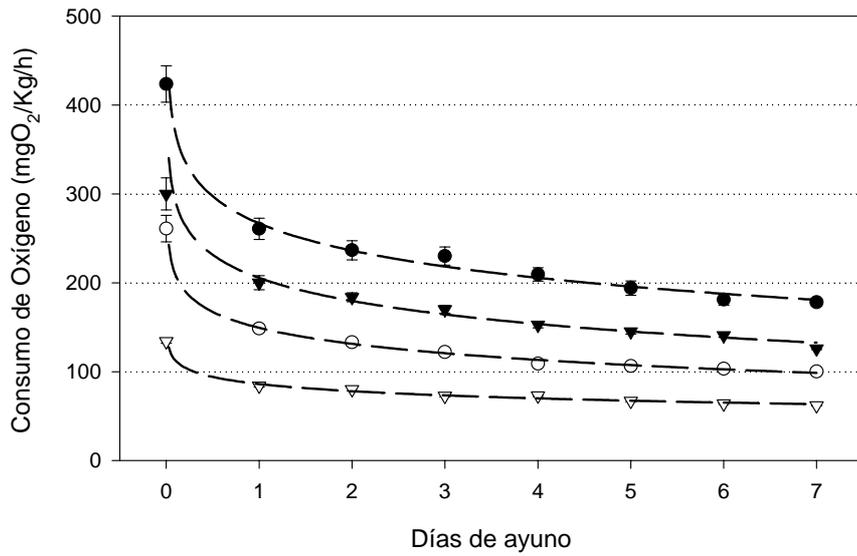


Figura 23. Efecto del ayuno prolongado durante 7 días, sobre el CO_{medio} ($mgO_2/Kg/h$) de la dorada de varios pesos y condiciones ambientales ($2\ 93.76\pm 0.71g$ y $\blacktriangledown\ 225.06\pm 2.56\ g$ mantenidos a 36‰ y 24°C; $\circ\ 94,60\pm 0.64\ g$ a 22‰ y 24°C; $\nabla\ 495.34\pm$ g a 12‰ y 24°C). Los peces fueron alimentados en el tiempo “0”. (Valores \pm e.s.)

INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACION DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CONSUMO DE OXÍGENO

En este experimento se ha observado la evolución del CO de la dorada sometida a un descenso gradual de la concentración del OD en el agua, a diferentes salinidades (22, 32 y 36‰) y a una temperatura de $20\pm 1^{\circ}\text{C}$. Los experimentos se dieron por finalizados cuando los peces presentaron síntomas claros de pérdida total de equilibrio.

El consumo de oxígeno en normoxia (metabolismo de rutina)

Los peces se introdujeron en el respirómetro 24h antes del inicio de los experimentos. Ello supuso un ayuno de 48h (24h previas a la captura, más 24h de aclimatación al sistema). Así, la tasa de CO observado se consideró comparable al CO_{ayuno} obtenido en los experimentos precedentes y lo denominamos en este caso CO de rutina ($\text{CO}_{\text{rutina}}$) para distinguirlo del mismo. El $\text{CO}_{\text{rutina}}$ se determinó como la media del 75% del total de puntos del CO observados, antes de iniciar el descenso debido a la depleción de oxígeno en el agua.

Se experimentó con tres grupos de pesos ($151.58\pm 8.05\text{g}$, $321.51\pm 6.68\text{g}$ y $596.42\pm 11.16\text{g}$) sin diferencias significativas entre salinidades. Los valores del $\text{CO}_{\text{rutina}}$ obtenidos en cada condición experimental, el rango de depleción del OD del agua y el tiempo empleado en ello, se muestran en la Tabla XXI. Los valores de $\text{CO}_{\text{rutina}}$ presentan una diferencia media, pero no significativa ($P>0.05$), del $7.6\pm 1.4\%$ superior al CO_{ayuno} , calculado a partir de las ecuaciones resultantes del experimento anterior (Tabla XVII, pág.127).

III. Oxígeno. Resultados

Tabla XXI. Condiciones experimentales y rango de depleción de la concentración de OD. El CO_{ayuno}^* se ha calculado a partir de las ecuaciones obtenidas en el experimento 3.

	S (‰)	Nº indv.	Peso medio (g ± e.s.)	CO_{rutina} (mgO ₂ /Kg/h)	CO_{ayuno}^* (mgO ₂ /Kg/h)	Rango [OD] (mg/l)	Tiempo (h)
A	22	4	157.65 ± 6.10	117.224 ± 2.292	116.269	7.920 – 1.001	8:00
B	22	2	308.40 ± 10.64	105.340 ± 2.575	92.726	7.940 – 1.035	6:55
C	22	4	567.38 ± 12.77	91.433 ± 2.425	81.293	7.700 – 0.650	6:20
D	32	5	127.46 ± 8.91	176.683 ± 2.107	166,564	7.200 – 0.778	9:10
E	32	2	323.65 ± 5.15	151.392 ± 2.503	136.193	7.380 – 0.722	9:45
F	32	4	618.33 ± 16.62	123.959 ± 2.464	118.427	7.360 – 0.586	7:25
G	36	3	183.70 ± 7.88	180.409 ± 3.097	164.864	6.990 – 1.300	9:45
H	36	2	339.05 ± 0.55	153.552 ± 3.172	145.221	7.180 – 1.222	9:40
I	36	4	603.55 ± 21.74	133.613 ± 2.830	128.203	7.370 – 1.068	7.25

CO durante hipoxia gradual

En la Figura 24 se reproducen los registros del descenso de la concentración del OD en el agua a lo largo del tiempo. En todos los casos la depleción de oxígeno respecto al tiempo sigue una curva exponencial negativa del tipo $OD = ae^{-bt}$, donde OD es la concentración de OD (mgO₂/l) en el agua en el tiempo t (min.) a partir del cual se ha iniciado el descenso de la misma (Tabla XXII).

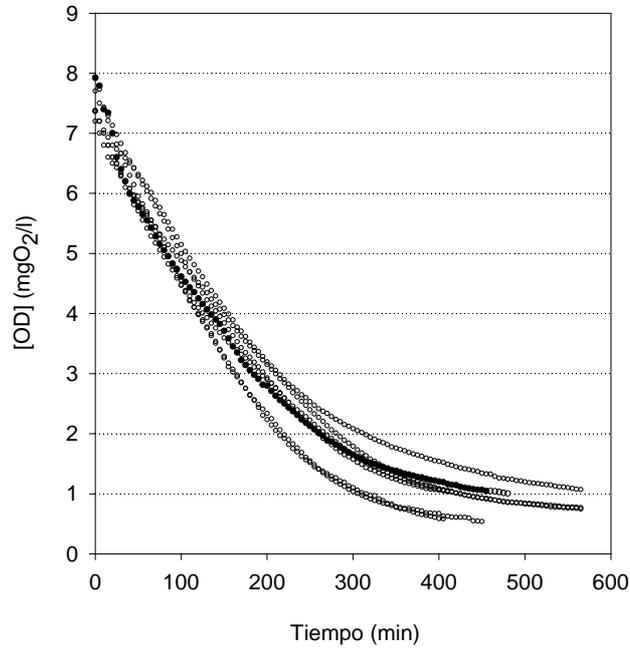


Figura 24. Registros del descenso de la concentración de OD del agua del respirómetro respecto al tiempo en las seis condiciones experimentales. Las curvas son del tipo exponencial negativas ($OD=ae^{-bt}$) descritas en la tabla XXII.

Tabla XXII. Ecuaciones que definen la velocidad de descenso de la concentración de OD respecto al tiempo. Las curvas son del tipo exponencial negativa con un nivel de significación del $P<0.0001$.

$OD= ae^{-bt}$					
	a	b	n	r^2	e.s.estim.
A	7.572	0.0049	97	0.995	0.136
B	8.103	0.0052	84	0.997	0.115
C	8.119	0.0063	82	0.995	0.149
D	7.367	0.0045	114	0.995	0.141
E	7.338	0.0047	114	0.998	0.097
F	7.686	0.0060	91	0.994	0.162
G	6.538	0.0033	101	0.944	0.373
H	7.237	0.0033	117	0.999	0.069
I	7.513	0.0040	114	0.993	0.158

III. Oxígeno. Resultados

El CO se ha mostrado independiente de la concentración de OD hasta un punto determinado, a partir del cual disminuye logarítmicamente con la concentración de OD (Figura 25). A este punto crítico lo denominamos subcrítico ($OD_{subcrit}$) para distinguirlo del obtenido a partir del metabolismo de reposo y se determinó como la intersección entre la regresión logarítmica con el CO_{ayuno} (Tabla XXIII).

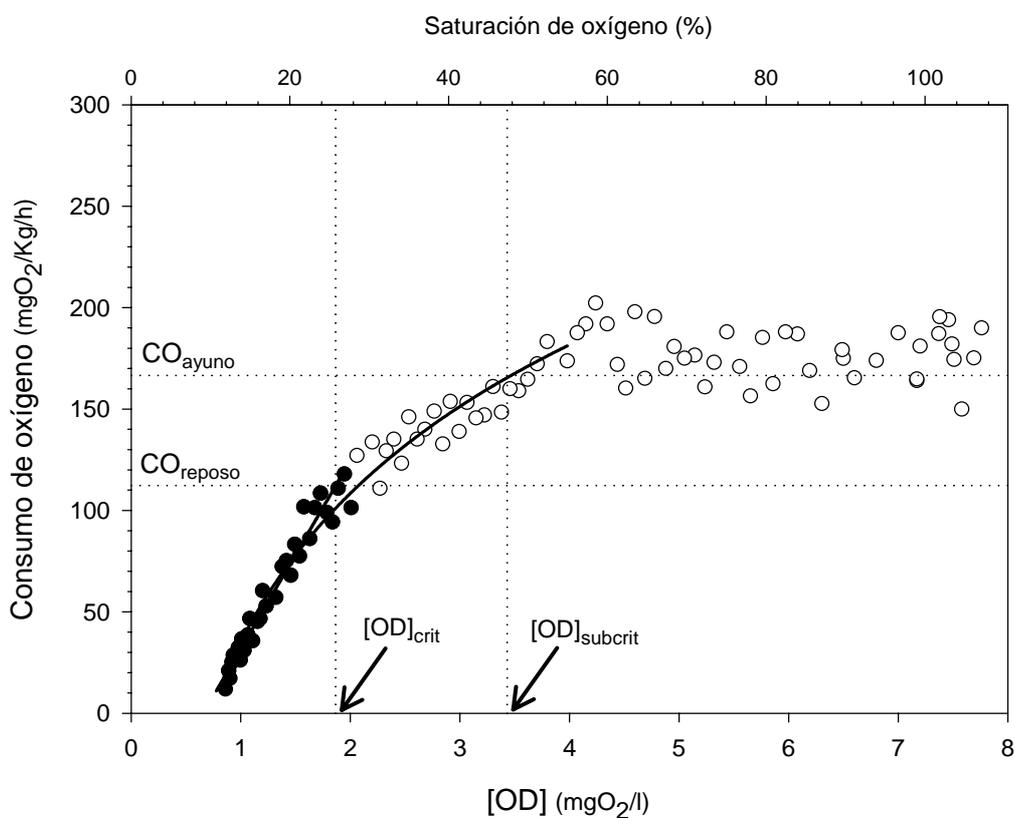


Figura 25. Consumo de oxígeno de la dorada en función de la concentración de oxígeno disuelto en el agua. Los puntos representan los valores experimentales del CO; los puntos utilizados en la determinación del OD_{crit} se dibujan en negro y se dibuja su recta de regresión; la curva continua representa la regresión de los puntos por debajo del CO_{ayuno} . Las líneas de puntos horizontales indican los valores correspondientes del CO_{ayuno} y $CO_{reposito}$ calculados en el experimento anterior. La escala del porcentaje de saturación de OD está definida para 22°C y 32‰ de salinidad.

Tabla XXIII. Ecuaciones logarítmicas correspondientes a la fase dependiente del CO por debajo del CO_{ayuno}, utilizadas en la determinación del OD_{subcrit}, y su equivalente en porcentaje de saturación de OD. Todas las regresiones son altamente significativas (P<0.0001).

	Regresión logarítmica (CO _{subcrit} = a + b ln(CO _{ayuno}))				OD _{subcrit} (mgO ₂ /l)	SatOD (%)
	a	b	n	r ²		
A	18.914±2.649	91.460±5.658	64	0.81	2.899±0.113 ^a	37,06±1.44 ^a
B	19.507±3.636	81.617±4.426	54	0.90	2.452±0.069 ^b	30,76±0.87 ^b
C	30.759±3.002	70.780±3.547	54	0.83	2.042±0.042 ^c	25,61±0.53 ^c
D	34.647±1.635	106.215±2.187	58	0.98	3.462±0.051 ^d	47,79±0.71 ^e
E	25.420±2.837	99.706±3.906	64	0.91	3.037±0.077 ^a	41,92±1.06 ^d
F	40.366±1.698	76.534±2.418	50	0.94	2.773±0.052 ^{tb}	38,28±0.72 ^{ad}
G	11.386±1.094	102.460±5.229	55	0.90	4.472±0.201 ^e	64,45±2.90 ^f
H	35.237±3.759	78.617±3.798	81	0.90	4.051±0.161 ^f	57,27±2.27 ^g
I	41.867±2.356	67.780±3.289	82	0.92	3.574±0.130 ^d	50,53±1.83 ^e

Gráficamente, el OD_{crit} se obtiene a partir de la intersección entre la línea de regresión formada por los puntos inferiores al CO_{reposo} y la línea horizontal que representa la media del CO_{reposo} en normoxia (Figura 25, Tabla XXIV). El incremento de la OD_{crit} con la salinidad y el descenso con el peso corporal fue significativo confirmado con el análisis de ANOVA II (P<0.05) y corroborado con el test de Tuckey (Figura 26). Paralelamente, la ecuación de regresión que relaciona la concentración crítica de oxígeno con el CO observado tiene un elevado coeficiente de correlación (r=0.92, n=54, P<0.00001):

$$OD_{crit/subcrit} = 0.1556 + 0.0222 CO_{reposo/rutina} \quad r^2 = 0.84$$

siendo OD (mgO₂/l) la concentración crítica o subcrítica de OD, según el CO (mgO₂/Kg/h) sea el consumo de oxígeno de reposo o de rutina, respectivamente (Figura 27, pág. 143).

III. Oxígeno. Resultados

Tabla XXIV. Ecuaciones de regresión correspondientes a la fase dependiente del CO, utilizadas en la determinación del OD_{crit}. Todas las rectas son altamente significativas (P<0.0001). *CO_{reposito} calculado en el experimento anterior.

	Ecuación de regresión (OD _{crit} = a + b CO _{reposito})				CO _{reposito} * (mgO ₂ /Kg/h)	OD _{crit} (mgO ₂ /l)	SatOD (%)
	a	b	n	r ²			
A	-55.159±11.142	72.601±8.218	39	0.68	81.958	1.889±0.127 ^a	24.14±1.63 ^{ac}
B	-48.771±7.652	65.856±4.995	32	0.81	66.724	1.754±0.078 ^a	21.99±0.98 ^{ab}
C	-28.342±8.213	57.851±5.971	40	0.71	58.343	1.498±0.092 ^b	18.78±1.15 ^b
D	-61.269±3.828	72.928±2.967	35	0.97	112,203	2.379±0.056 ^{cd}	32.84±0.77 ^{de}
E	-57.672±4.864	80.695±4.119	49	0.91	91.377	1.847±0.055 ^a	25.49±0.76 ^c
F	-27.177±4.198	64.119±3.838	33	0.90	79.236	1.660±0.058 ^{ab}	22.92±0.80 ^{ac}
G	-70.326±5.518	63.794±3.402	52	0.87	107.553	2.788±0.087 ^e	40.17±1.25 ^e
H	-44.660±6.599	57.157±3.509	56	0.82	96.687	2.473±0.088 ^d	34.96±1.25 ^f
I	-31.583±6.691	53.213±2.913	56	0.87	85.145	2.194±0.070 ^c	31.01±0.99 ^d

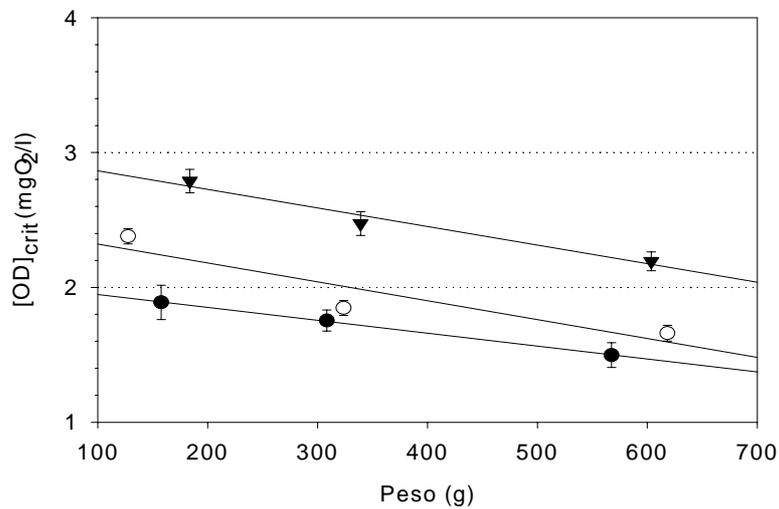


Figura 26. Efecto de la salinidad y el peso de la dorada sobre la concentración de OD_{crit} (media±e.s.).
▼36‰, ○ 32‰, ● 22‰.

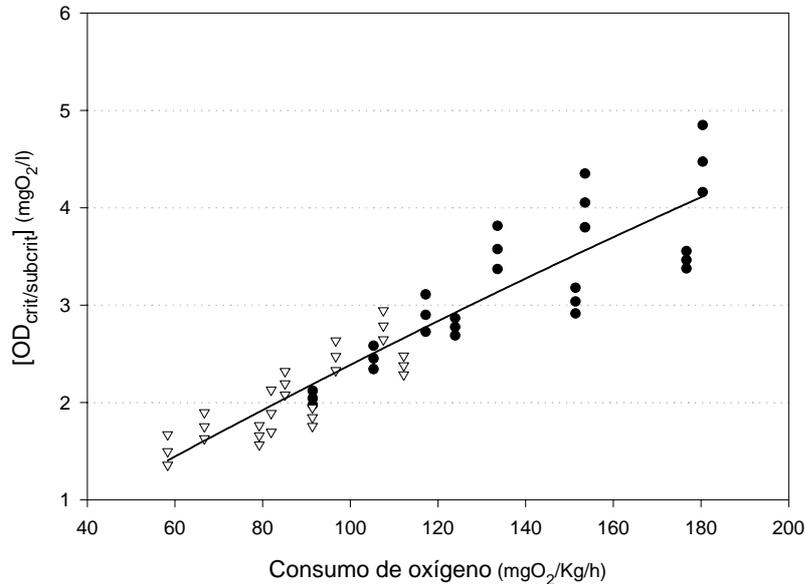


Figura 27. Concentración crítica de OD (OD_{crit}) en función del CO. Los círculos en negro representan los valores del $OD_{subcrit}$ y los triángulos el OD_{crit} , siendo OD (mgO_2/l) la concentración crítica o subcrítica de OD, según CO ($mgO_2/Kg/h$) sea el consumo de oxígeno de reposo o de rutina, respectivamente.

Efecto de la hipoxia sobre la frecuencia de ventilación (FV)

Bajo niveles de OD en el agua próximos a la saturación, la dorada presenta una FV de rutina ligeramente superior a salinidades altas ($r=0.52$, $n=57$, $P<0.0001$) (Tabla XXV), aunque también se correlaciona positivamente con la temperatura ($r=0.48$, $n=57$, $P<0.0005$). En las mismas condiciones, pero en estado de reposo, la FV disminuye de un 5 a un 7%, según condición, presentando períodos de apnea esporádicos. No se ha encontrado diferencias significativas entre los distintos pesos para cada FV (de reposo, en normoxia y incipiente; $P>0.05$) por lo que se han tomado las medias para cada salinidad.

III. Oxígeno. Resultados

Tabla XXV. Frecuencia de ventilación respiratoria (FV en bpm) de la dorada bajo diferentes niveles de actividad y salinidad (para igual superíndice no existen diferencias significativas, $P > 0.05$).

S (%)	FV reposo	FV normoxia	OD _{incip} (mgO ₂ /l)	SatOD (%)	FV incip
22	54.4 ± 2.4 ^a	58.3 ± 1.1 ^a	5.469 ± 0.101 ^a	69.1 ± 1.5 ^a	83.2 ± 1.8 ^a
32	58.4 ± 1.3 ^{ab}	63.9 ± 0.6 ^b	5.456 ± 0.064 ^a	75.3 ± 0.9 ^b	86.4 ± 0.9 ^a
36	61.3 ± 1.3 ^b	64.6 ± 1.5 ^b	5.478 ± 0.079 ^a	77.9 ± 1.1 ^b	86.9 ± 1.0 ^a

La relación entre la frecuencia de ventilación (FV) y la concentración de OD en el agua se muestra en la Figura 28. La FV no mostró correlación con la disminución de la concentración de OD ($r=0.33$, $n=14$, $P > 0.23$) hasta la concentración de 5.468 ± 0.048 mgO₂/l, igual para todas las condiciones ($P > 0.05$). A partir de este punto, que llamaremos OD incipiente (OD_{incip}), la FV aumentó discreta, pero significativamente ($P < 0.05$). Aunque no existen diferencias significativas entre las medias de las distintas FV_{incip}, si existe cierta correlación con la salinidad ($r=0.17$, $n=142$, $P < 0.05$) pero no con la temperatura. Allí se mantuvo hasta un nivel subcrítico (OD_{subcrit}) a partir del cual se incrementó rápidamente hasta alcanzar la FV máxima (FV_{máx}) cerca de la OD_{crit}. En este tramo la FV se mostró altamente correlativa con la disminución de la concentración de OD ($r=0.91$, 0.97 , 0.87 ; $n=13$, 16 , 15 ; $P < 0.0001$, < 0.0001 , < 0.0001 ; para 22, 32 y 36‰, respectivamente). Seguidamente disminuyó la frecuencia, a la par que aumentó considerablemente la amplitud de los movimientos operculares.

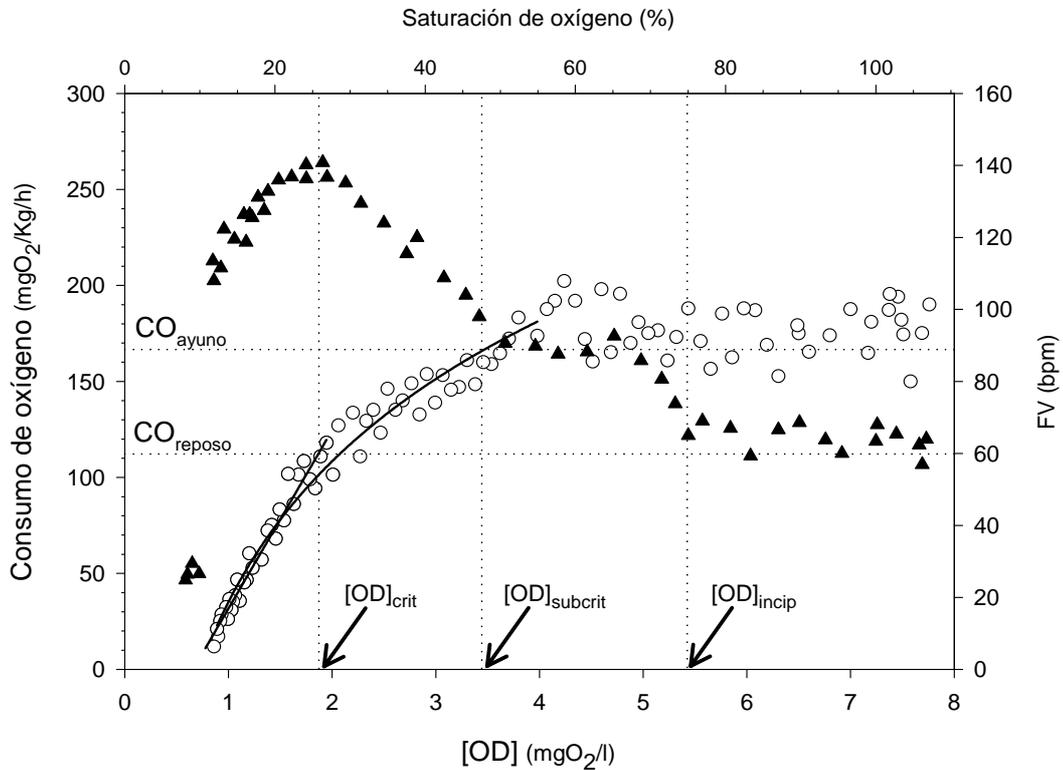


Figura 28. Frecuencia de ventilación branquial (FV en bpm) de la dorada en función del descenso de la concentración de oxígeno disuelto en el agua (abscisa inferior) o porcentaje de saturación de OD (abscisa superior). A título comparativo se dibujan los valores del CO (círculos vacíos) en función del descenso del OD de la Figura 25 (pág.140). La escala del porcentaje de saturación de OD está definida para 22°C y 32‰ de salinidad. Cada punto ▲ es la media de 5 valores. Las flechas indican los puntos críticos de concentración de OD descritos en el texto.

El análisis de la ANOVA no detectó diferencias significativas ($P > 0.05$) entre las distintas FV máximas, aunque sí se halló cierta correlación negativa con el peso de los individuos ($r = -0.346$, $n = 45$, $P < 0.05$). Con un valor medio máximo de 142.40 ± 1.04 bpm, la FV aumentó en 2.3 veces los valores observados en normoxia. La concentración

III. Oxígeno. Resultados

de OD en la cual se produce la máxima FV disminuye significativamente con el peso y aumenta con la salinidad ($P < 0.05$) y está altamente correlacionado ($P < 0.005$) con el CO_{rutina} observado (Tabla XXVI). Este valor de $OD_{FV_{máx}}$ no presentó diferencias significativas ($P > 0.05$) con el OD_{crit} .

Tabla XXVI. Máxima FV (bpm) alcanzada junto a la concentración de OD correspondiente y el CO en ese momento (para igual superíndices no existen diferencias significativas, $P > 0.05$).

Cond.	FV _{máxima} (bpm)	OD _{FV_{máx}} (mgO ₂ /l)	SatOD (%)	CO _{FV_{máx}} (mgO ₂ /Kg/h)
A	145.2 ± 3.4 ^a	1.720 ± 0.011 ^a	21.99 ± 0.14 ^a	72.558 ± 8.755 ^{bc}
B	142.4 ± 2.7 ^a	1.686 ± 0.038 ^a	21.15 ± 0.47 ^b	76.559 ± 8.351 ^{bc}
C	138.8 ± 4.5 ^a	1.609 ± 0.022 ^b	20.18 ± 0.28 ^c	48.293 ± 4.483 ^a
D	145.6 ± 4.0 ^a	2.083 ± 0.023 ^c	28.75 ± 0.32 ^d	115.463 ± 7.524 ^e
E	140.8 ± 3.9 ^a	1.909 ± 0.008 ^d	26.35 ± 0.12 ^e	108.153 ± 2.598 ^{ed}
F	142.4 ± 2.0 ^a	1.833 ± 0.011 ^e	25.30 ± 0.15 ^f	66.269 ± 5.777 ^{ba}
G	145.6 ± 3.0 ^a	2.462 ± 0.006 ^f	35.48 ± 0.09 ^g	86.770 ± 4.490 ^{bcd}
H	139.2 ± 1.5 ^a	2.248 ± 0.023 ^g	31.78 ± 0.32 ^h	90.236 ± 11.436 ^{cd}
I	141.6 ± 1.0 ^a	2.126 ± 0.013 ^c	30.06 ± 0.18 ⁱ	73.750 ± 11.435 ^{bc}

Se observó un aumento en la amplitud de los movimientos operculares sobrepasada la máxima FV. La ventilación branquial era exagerada y los peces mostraban movimientos operculares bruscos, definibles como “bocanadas”, con lo cual probablemente se incrementaba el volumen de agua respirado. En los experimentos C y F, y a partir de 0.748 mgO₂/l, las doradas realizan un cambio drástico en la FV hasta valores de 26.8±3.1 bpm, muy por debajo de los valores normales de respiración, resistiendo de esta manera concentraciones inferiores a este valor durante 2 horas, aproximadamente, hasta una concentración mínima de 0.586 mgO₂/l.

Coste energético de la respiración

Coincidiendo con el aumento de la FV en el punto de OD_{incip}, el CO también aumenta ligeramente hasta el punto de OD_{subcrit}. Este aumento del CO representa un $12.9 \pm 2.3\%$ respecto al CO_{rutina} (5 y 25% de mínimo y máximo) como consecuencia del incremento de las necesidades de ventilación. Por debajo del OD_{crit}, el CO disminuye desde un 20 a un 50% a 2 mgO₂/l y hasta un 80% a 1 mgO₂/l, comparado con el CO_{rutina}.

Ahora bien, suponiendo que el incremento del CO en este período, se deba únicamente al incremento de la FV (de hecho no se ha observado cambios en el comportamiento de los peces en este intervalo de tiempo); entonces, se puede suponer que cada movimiento opercular tiene un coste energético aproximado de 0.66 ± 0.08 mgO₂/Kg/h. Si este valor lo multiplicamos por la FV en normoxia, resulta un gasto energético medio del $31.3 \pm 2.6\%$ respecto al CO_{rutina} ($33.6 \pm 2.1\%$ del CO_{ayuno} o el $48.8 \pm 3.0\%$ del CO_{reposo}).

Comportamiento frente a la hipoxia

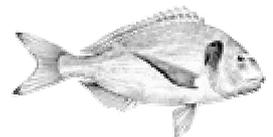
En cuanto al comportamiento de las doradas, no se apreció ningún cambio hasta alcanzado el valor aproximado entre 3 y 4 mgO₂/l, a partir del cual ralentizaron sus movimientos. No aparecieron síntomas claros de anoxia hasta alcanzado un valor de 1.3-1.2 mgO₂/l en que la coloración se volvió más oscura, permaneciendo quietas o bien nadando por el fondo (con la aleta anal o pélvica en contacto con el fondo). A partir de 1.0-0.9 mgO₂/l la pérdida de equilibrio fue aparente: empezaron a posarse en el fondo haciendo intentos de levantarse sin éxito. Hacia 0.9-0.7 mgO₂/l la coloración de la piel viró hacia blanco. Seguidamente, la pérdida de equilibrio fue total y permanecieron recostadas de lado. La FV descendió hasta valores comprendidos entre 20 y 30 bpm. Aparecieron espasmos a partir de 0.6 mgO₂/l. Llegado a este punto se restablecieron las condiciones iniciales de bombeo y aireación, y las doradas se recuperaron totalmente al cabo de 15 minutos.

III. Oxígeno. Resultados

En general, el efecto de la hipoxia se hace evidente hacia la concentración de 5.5 mgO₂/l, por debajo de 3 mgO₂/l se produce un progresivo decline del CO y por debajo de 2 mgO₂/l se produce una marcada reducción lineal en la misma.

3. Discusión

Sobre el consumo de oxígeno de la dorada



Los experimentos descritos en este capítulo representan los primeros estudios llevados a cabo en la dorada, para investigar la influencia de la salinidad sobre el consumo de oxígeno de esta especie. Los resultados obtenidos han puesto de manifiesto que la dorada modifica su tasa metabólica en función de la salinidad del agua a la que se encuentra, ya que su capacidad osmoreguladora tiene un coste elevado.

EFEECTO DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CONSUMO DE OXÍGENO

En la estimación del CO algunos autores utilizan respirómetros herméticos sin superficie de intercambio gaseoso y con un alto control de todos los parámetros implicados (Alcaraz, 1974; Jobling, 1982; Guinea & Fernández, 1991; Cai & Summerfelt, 1992; Requena *et al.*, 1997). Aunque sin duda, los resultados obtenidos en estas condiciones son precisos, otros autores que han realizado estudios como el presente (en sistemas de producción) sugieren que las condiciones del propio método pueden alterar el metabolismo de los peces (Brown *et al.*, 1984; García, 1994) por lo que los resultados no son extrapolables a las condiciones reales de cultivo industrial.

Los resultados se han obtenido a partir de grupos de peces que se desplazaban libremente por el acuario, con interacciones entre ellos, imitando al máximo una situación de cultivo. Este factor debe tenerse en cuenta cuando se comparan los resultados de otros autores que trabajan con peces individualmente. En el caso de la dorada, se ha observado que cuando se encuentra sola es hiperactiva, debido a su comportamiento gregario.

CO-peso dependiente

El metabolismo respiratorio de la dorada sigue las pautas conocidas por otras especies de peces (Fry, 1957; Beamish, 1964b; Farmer & Beamish, 1969; Moser & Hettler, 1989; Gaumet *et al.*, 1995). El modelo predictivo para los tres niveles metabólicos es de

tipo alométrico. Como animal poiquilotermo, la tasa metabólica específica de la dorada, es una función decreciente del peso y creciente de la temperatura. El exponente del peso en la relación del CO con el peso corporal, es inferior a uno, en todas las condiciones experimentadas. Esto indica que la tasa metabólica de los peces mayores es inferior respecto a la de los pequeños (Beamish & Mookherjee, 1964; Rao, 1971; Muller-Feuga *et al.*, 1978; Schmit-Nielsen, 1983). La disminución del CO peso-dependiente ($\text{mgO}_2/\text{kg/h}$) con el incremento del peso corporal es debido al incremento de la masa relativa de órganos con tasa metabólica baja y al descenso en la área relativa de superficie branquial (Oikawa & Itazawa, 1985; Oikawa *et al.*, 1991, 1992).

A fin de hacer los resultados comparables con los de otros autores, el CO también puede expresarse en mgO_2/h ya que los pesos medios no son significativamente diferentes entre las distintas condiciones (Cech, 1990). El CO varía exponencialmente con el peso (Winberg, 1956; Marais, 1978; Jobling, 1982; Waller, 1992) con un coeficiente de correlación muy elevado ($r^2 > 0.96$) y altamente significativo ($P < 0.001$) (Tabla XXVII).

Los valores de b obtenidos entre 0.71 y 0.83 son comparables a los resultados calculados por otros autores y otras especies donde la pendiente oscila entre 0.65 y 0.86 para peces redondeados en reposo o metabolismo de rutina (Winberg, 1956, 1960; Fry, 1957; Brett, 1962; Heusner *et al.*, 1963; Beamish, 1964a; Brett, 1965; Paloheimo & Dickie, 1966; Glass, 1969; Rao, 1971; Hetller, 1976; Caulton, 1978; Marais, 1978; Innes & Wells, 1985; Hepher, 1988; Cai & Summerfelt, 1992) aunque b puede variar entre 0.4 y 1 (Fry, 1971; Jobling, 1982).

Beamish (1964b), Muir & Niimi (1972), Hetller (1976), Marais (1978), Jobling (1982) y Degani *et al.*, (1989) demostraron para varias especies y Lemarie *et al.* (1992) y García (1994) para dorada, que la pendiente de la relación entre el peso corporal y la tasa metabólica es independiente de la temperatura, salinidad y nivel metabólico testado (Tarr & Hill, 1978; Petersen & Petersen, 1990). Aunque algunos autores sugieren que b depende de la temperatura (Glass, 1969; Brown *et al.*, 1984), del nivel de actividad

(Brett, 1965; Farmer & Beamish, 1969; Brett & Glass, 1973) o el rango de pesos para el que se analice la relación (Jobling, 1982), los datos no son significativos. En nuestro estudio, b es independiente de la temperatura y el nivel de actividad ya que no se han encontrado diferencias significativas entre los valores obtenidos del coeficiente, en cada una de las regresiones entre estas variables. También, el alto valor de r^2 (Tabla XXVII) indica que b depende poco o nada del rango de pesos.

Tabla XXVII. Ecuaciones de regresión del CO (mgO₂/h) de la dorada en función del peso, según el nivel de actividad y salinidad a 20 y 24°C.

S (%)	T ^a (°C)	Nivel CO	Ecuación de regresión (Y= a X ^b)	e.s. de b	r ²	Valor para 100g (mgO ₂ /h)
12	20	CO _{reposo}	Y = 0.1313 X ^{0.8313}	0.0444	0.99	6.039
		CO _{ayuno}	Y = 0.1818 X ^{0.8206}	0.0392	0.99	7.958
		CO _{alim}	Y = 0.2794 X ^{0.8210}	0.0574	0.98	12.259
12	24	CO _{reposo}	Y = 0.1778 X ^{0.8239}	0.0723	0.97	7.901
		CO _{ayuno}	Y = 0.2622 X ^{0.8274}	0.0703	0.97	11.843
		CO _{alim}	Y = 0.3958 X ^{0.8308}	0.0596	0.98	18.156
22	20	CO _{reposo}	Y = 0.2154 X ^{0.7764}	0.0595	0.96	7.692
		CO _{ayuno}	Y = 0.2583 X ^{0.8031}	0.0529	0.97	10.430
		CO _{alim}	Y = 0.4443 X ^{0.7882}	0.0581	0.96	16.752
22	24	CO _{reposo}	Y = 0.2810 X ^{0.7718}	0.0383	0.98	9.822
		CO _{ayuno}	Y = 0.3970 X ^{0.7839}	0.0320	0.98	14.674
		CO _{alim}	Y = 0.6194 X ^{0.7837}	0.0479	0.96	22.873
36	20	CO _{reposo}	Y = 0.4484 X ^{0.7289}	0.0406	0.98	12.865
		CO _{ayuno}	Y = 0.7117 X ^{0.7139}	0.0384	0.98	19.062
		CO _{alim}	Y = 1.0675 X ^{0.7124}	0.0335	0.98	28.392
36	24	CO _{reposo}	Y = 0.5602 X ^{0.7203}	0.0415	0.98	15.451
		CO _{ayuno}	Y = 0.9127 X ^{0.7105}	0.0358	0.98	24.065
		CO _{alim}	Y = 1.2948 X ^{0.7184}	0.0425	0.98	35.396

Sin embargo, sí se ha encontrado una dependencia significativa de b con la salinidad. El cambio proporcional del CO con relación a la salinidad disminuye con el peso corporal,

es decir, el incremento de la tasa metabólica debido a la salinidad disminuye con el peso corporal. Esto significaría una menor capacidad reguladora de los peces pequeños frente al aumento de la salinidad respecto a los mayores.

Como ya demostró Brett (1962), la constante a de la regresión (que equivale al CO de un pez de 1g de peso), por el contrario, varía en función de las tres variables experimentadas, aumentando, en general, con la salinidad, y para una misma salinidad con la temperatura y la actividad metabólica. Los valores de a indican que esta especie tiene una tasa metabólica parecida a la de otras especies como *Anguilla anguilla* (Degani *et al.*, 1989), *Mugil cephalus* (Marais, 1978) y *Dicentrarchus labrax* (García García *et al.*, 1989), pero inferior a especies depredadoras más activas como *Seriola dumerilii* ($a=6.4$) (García García, 1993) o *Coryphaena hippurus* ($a=359.8$) (Benetti, 1995).

Resulta complicado comparar tasas de CO de otras especies, de peces por la distinta metodología empleada, básicamente por la temperatura, pero también por el tipo de respirómetro utilizado, el nivel de actividad de los animales, diferente estación del año, por la distinta fisiología respiratoria de cada especie, diferentes dietas y eficacias de utilización, etc. (Schurmann & Steffensen, 1997). Aún así, las obtenidas en este estudio, son del mismo orden que las observadas por otros autores en dorada y en otras especies de metabolismo, a priori similar. Así, Lemarie *et al.* (1992) obtienen tasas de CO en doradas de 100g de peso estimado, a 20°C y en agua marina, de 125 a 223 mgO₂/Kg/h en ayuno y alimentación, respectivamente, y de 156 a casi 300 mgO₂/Kg/h a 24°C (Tabla XXVIII). García (1994) obtiene valores comparables para la misma temperatura y nivel de actividad.

III. Oxígeno. Discusión

Tabla XXVIII. Comparación del CO de la dorada y otras especies de teleósteos en condiciones ambientales similares a las del presente estudio (peso estandarizado en los casos que ha sido posible).

<i>Especie</i>	T ^a (°C)	S (‰)	Peso (g)	CO (mgO ₂ /Kg/h)	Nivel de CO	Autor, año
<i>Sparus aurata</i>	20	37	100	125.34	Ayuno	Lemarie <i>et al.</i> , 1992
	20	37	100	223.30	Alimentación	Lemarie <i>et al.</i> , 1992
	24	37	100	156.35	Ayuno	Lemarie <i>et al.</i> , 1992
	24	37	100	294.64	Alimentación	Lemarie <i>et al.</i> , 1992
<i>Sparus aurata</i>	19	37	100	163.8	Reposo	García, 1994
	26	37	100	259.7	Reposo	García, 1994
	20	37	100	223.7	Alimentación	García, 1994
	26	37	100	347.8	Alimentación	García, 1994
<i>Sparus aurata</i>	21	-	100	≅100	Reposo	Guinea & Fernández, 1997
	21	-	100	≅200	Alimentación	Guinea & Fernández, 1997
<i>Sparus aurata</i>	20	35	12	≅200	Reposo	Requena <i>et al.</i> , 1997
	20	35	12	≅340	Alimentación	Requena <i>et al.</i> , 1997
<i>Mugil cephalus</i>	20	36	58.3	142.5	Alimentación	Guinea & Fernández, 1991
	25	36	58.3	306.8	Alimentación	Guinea & Fernández, 1991
	20	36	58.3	86.6	Rutina	Guinea & Fernández, 1991
	25	36	58.3	123.6	Rutina	Guinea & Fernández, 1991
<i>Scophthalmus maximus</i>	23.3	35	100	66.0	Ayuno	Waller, 1992
	18.9	22	100	61.0	Ayuno	Waller, 1992
<i>Scophthalmus maximus</i>	16	35	350	78.30	Alimentación	Gaumet <i>et al.</i> , 1995
	16	19	350	65.47	Alimentación	Gaumet <i>et al.</i> , 1995
	16	10	350	56.38	Alimentación	Gaumet <i>et al.</i> , 1995
<i>Seriola dumerilii</i>	21-26	36	100	548.20	Reposo	García <i>et al.</i> 1993
	21-26	36	100	855.31	Actividad	García <i>et al.</i> 1993
<i>Seriola dumerilii</i>	20	36	≅300	192.5	Reposo	De la Gandara <i>et al.</i> , 1997
	20	36	≅300	314.7	Actividad	De la Gandara <i>et al.</i> , 1997
<i>Anguilla anguilla</i>	25	0	90	122.18	Reposo	Degani <i>et al.</i> , 1989
	25	0	120	88.74	Reposo	Cruz-Neto & Steffensen, 1997
<i>Dicentrarchus labrax</i>	18	28	110	140.35	Ayuno	Rueda <i>et al.</i> , 1995
	18	28	110	281.28	Alimentación	Rueda <i>et al.</i> , 1995

Ritmo diario de CO y efecto de la alimentación

Cuando se suministra alimento de una sola vez, el CO aumenta rápidamente para alcanzar un valor máximo, del orden de tres veces superior al CO_{reposo} , tras el cual desciende paulatinamente hasta que su efecto queda totalmente disipado (Jobling, 1993). En la mayoría de especies, se multiplica a más del doble (Beamish, 1964a) o más del triple (Brett & Groves, 1979) el consumo de oxígeno seguido a la alimentación debido, en un principio, al resultado del incremento de la actividad muscular asociado a un aumento de la velocidad de natación durante el proceso de alimentación.

La duración de este efecto persiste durante 41 horas y es independiente de las variables ambientales. Este valor es similar al observado por Muir & Niimi (1972) para *Kuhlia sandvicensis* de 42 horas con una ración del 2.3% y por Guinea & Fernández (1997) en dorada, de 37 a 39 h, con una ración del 1 y 2%; pero está en desacuerdo con el hallado por García (1994) de 12 a 18 h. Esta diferencia puede explicarse por diferencias en la metodología empleada en la obtención del CO_{reposo} .

Jobling & Davies (1980) demostraron con *Pleuronectes platessa*, que la duración del efecto del SDA aparente era directamente proporcional a la cantidad de alimento ingerido e inversamente proporcional a la temperatura. García (1994) no correlaciona la duración del SDA aparente con la temperatura. Otros autores (Muir & Niimi, 1972; Beamish, 1974) lo relacionan con la dieta, pero otros no (LeGrow & Beamish, 1986; Guinea & Fernández, 1997). De hecho, la temperatura y la dieta influyen sobre la duración del incremento postprandial del CO de forma antagónica (García, 1994). La temperatura activa todos los procesos bioquímicos y mecánicos relacionados con la alimentación, reduciendo la duración, y por otro lado, aumenta el apetito o alimento ingerido, lo que tiene un efecto contrario. Lo mismo ocurre con el valor máximo de CO que se alcanza entre las 3 y 5h, después de la alimentación y tampoco se correlaciona con las variables. Coincide con 3-6h para *Mugil cephalus* (Guinea & Fernández, 1991),

pero difiere de García (1994) con dorada, de 4 a 13 h debido a que suministra varias tomas de alimento al día.

Durante el segundo día de experimentación (y al igual que el primer día) el CO se incrementa instantáneamente al encender las luces, lo cual nos indica que la dorada es más activa durante las horas de luz. Se produce un pico hacia las 9:00h de la mañana relacionado con la hora habitual de suministro de alimento. Ello implicaría un comportamiento aprendido según el cual los peces se preparan para la alimentación. El máximo se alcanza un poco antes que el día anterior ya que al no haber alimento, el CO desciende antes. Este máximo, del orden de casi el doble del CO_{reposo} , está relacionado con la temperatura y la alimentación suministrada el día anterior ya que depende aún del efecto del SDA aparente.

Algunos autores (Brett & Zala, 1975; Hamada & Maeda, 1983; Guinea & Fernández, 1991, García, 1994; Rueda *et al.*, 1995) apuntan la existencia de un aumento de las tasas respiratorias unas horas antes de la primera toma de alimento, como si los biorritmos internos prepararan al animal para la alimentación (De la Gandara, 1997). Existen ritmos circadianos del metabolismo de rutina que son ocultados por el efecto muy superior de la alimentación (Marais, 1978; Aissaoui, 1998). Estos biorritmos son los que estimulan la actividad espontánea con la luz, aunque los ritmos diarios debidos a estímulos físicos pueden dominar los de carácter endógeno (Aissaoui, 1998). Por eso, el $CO_{\text{día}}$ es superior al CO_{noche} aunque la relación $CO_{\text{noche}}/CO_{\text{día}}$ es elevada ya que la dorada posee cierta actividad durante la noche. En algunos casos se producen leves picos. En este estudio se ha observado una clara relación entre ciclo de luz y el modelo de actividad de la dorada. Observación que concuerda con muchas otras especies (Beamish & Mookherjee, 1964; Lemarie *et al.*, 1992; Waller, 1992). Bégout & Lagardère (1995) observaron que la dorada era más activa en períodos de luz cuando estaba en grupos, y más activa de noche cuando estaba sola.

Los picos producidos por el encendido y apagado de la luz están relacionados con lo que se conoce como *reflejo de aproximación* registrado por Labat (1966) y son debidos a estímulos ópticos. Este efecto es un artefacto de la experimentación ya que en la naturaleza estos cambios se producen gradualmente.

El CO de los peces es inferior durante las fases inactivas. El incremento de la actividad espontanea aumenta el nivel metabólico. De forma general y significativamente ($P < 0.05$), el CO en estado de reposo es inferior al CO en ayunas y éste inferior al CO en actividad de alimentación, en todas las condiciones estudiadas. Las líneas paralelas que definen la relación del CO con el peso, indican que la capacidad de expansión metabólica ($CO_{\text{actividad}}/CO_{\text{reposo}}$) (Brett, 1965) permanece constante con el peso (Muir & Niimi, 1972).

La tasa metabólica estándar es el consumo de oxígeno de los peces en estado post-absortivo y en completo reposo (Fry, 1957). Representa la demanda energética para todos los procesos metabólicos excepto los asociados con la natación, digestión y catabolismo (Benetti, 1995). Du Preez *et al.* (1986) estipularon que el metabolismo estándar puede obtenerse registrando la tasa metabólica durante un periodo de tiempo y asumiendo que el mínimo observado corresponde a la tasa metabólica estándar. Según esta premisa podemos equiparar el CO_{reposo} de este estudio con el metabolismo estándar de la dorada. De acuerdo con los resultados, donde el 45% del CO_{medio} está dirigido al metabolismo de reposo, se puede considerar que la dorada posee un metabolismo estándar de tipo intermedio. Como ya observaron otros autores (Begout & Lagardère, 1995) la dorada en estado de reposo no inhibe su actividad totalmente, manteniendo cierto nivel.

Beamish & Mookherjii (1964) establecieron que la demanda de oxígeno para el metabolismo de rutina reflejaba el nivel normal del movimiento espontáneo del pez. Se puede calcular el CO requerido para este movimiento espontáneo o actividad, a partir de la relación $CO_{\text{ayuno}}/CO_{\text{alim}}$. El metabolismo de rutina significa el 65.7% del metabolismo

activo con alimentación. Respecto al metabolismo de reposo, éste representa el 71.1 y 66.6% del CO_{ayuno} , o lo que es lo mismo, la diferencia, el 29.4 y 33.5% del metabolismo de rutina es utilizado para el movimiento espontáneo del pez y resto de actividad relacionada con el SDA aparente, a 20 y 24°C, respectivamente.

El incremento calórico debido al SDA aparente se estima por la diferencia entre el CO del pez alimentado y en reposo. En el presente estudio, las diferencias existentes entre los consumos máximos y mínimos son, a priori, imputables únicamente a este SDA ya que la capacidad de movimiento ha sido igual en todos los casos. En la Tabla XVIII (pág.132) se puede observar que el SDA aparente representa el 55% del CO_{medio} con alimentación para todas las condiciones estudiadas. Este valor coincide con el apuntado por Guinea (1993) del 56%. Respecto al metabolismo de rutina, el SDA aparente provoca un aumento del 53.6% del CO_{medio} . Este valor no se aleja mucho del encontrado por Rueda *et al.* (1995) del 63.5% respecto al CO de rutina para la dorada o del 68% para *Seriola* (García García, 1993). Las posibles diferencias son debidas al suministro de diferentes raciones de alimento. Respecto al CO_{reposo} , la alimentación o el efecto del SDA aparente, multiplica por más del doble (127.4%) el metabolismo estándar.

Efecto de la temperatura

La temperatura es uno de los factores más influyentes en los procesos biológicos de la dorada ya que por ser un animal ectotermo, su metabolismo depende fundamentalmente de esta variable. Este hecho ha sido demostrado repetidamente por numerosos autores (Job, 1955,1969a; Beamish, 1964b; Beamish & Mookherjii, 1964; Beamish, 1970; Fry, 1971; Brett, 1976, 1979; Marais, 1978; Muller-Feuga *et al.*, 1978; Brett & Groves, 1979; Jobling, 1981; Soofiani & Hawkins, 1982; Eccles, 1985; Tytler & Calow, 1985; De Silva *et al.*, 1986; Degani *et al.*, 1989; Bergheim *et al.*, 1991; Fivelstad & Smith, 1991; Cai & Summerfelt, 1992; Lemarie *et al.*, 1992; Lezama & Guenther, 1992; Waller, 1992; García, 1994; Guinea & Fernández, 1991, 1997; Wang *et al.*, 1997).

El aumento de la temperatura aumenta el metabolismo estándar dado el efecto general de la temperatura sobre las reacciones bioquímicas (Eccles, 1985). Por esta misma razón, el SDA aumenta con la temperatura (Soofiani & Hawkins, 1982; Requena *et al.*, 1997). El SDA aparente incluye la energía necesaria para el SDA en sentido estricto, como síntesis de proteínas durante el crecimiento (Brown & Cameron, 1991) o la desaminación de aminoácidos (Jobling, 1994), el procesamiento mecánico y bioquímico de la comida (Tandler & Beamish, 1979) y la actividad relacionada con la captura del alimento. Todos estos factores aumentan con la temperatura. En consecuencia, el incremento del CO se mantiene proporcional de tal manera que no afecta las relaciones entre el CO_{reposo} y el SDA o el CO_{medio} con alimentación, que se mantienen constantes (Tabla. XVIII, pág.132). Esto indica que la temperatura no afecta la distribución de la energía entre el mantenimiento y el SDA aparente, siempre y cuando el alimento no sea escaso (Guinea, 1993). Si el alimento fuera limitante, al aumentar la temperatura aumentarían los requerimientos de mantenimiento, con lo cual la proporción de energía destinada al SDA disminuiría. En estas condiciones, la relación $CO_{\text{reposo}}/CO_{\text{alim}}$ disminuiría al aumentar la temperatura. Este no es nuestro caso, ya que se suministró la cantidad suficiente de alimento para que no fuera un factor limitante.

El efecto de la temperatura es superior en el CO_{ayuno} respecto al CO_{reposo} , ya que el CO_{ayuno} aún se encuentra bajo el efecto del SDA aparente del día anterior. Consecuentemente, la relación $CO_{\text{reposo}}/CO_{\text{ayuno}}$ disminuye con la temperatura. En este caso desciende la proporción de la energía asignada a las demandas metabólicas básicas a favor de la actividad espontánea del pez. Fry (1971) observó que el metabolismo de rutina era independiente de la temperatura. Sin embargo, Job (1955) encontró que este coeficiente aumentaba al incrementar la temperatura para peces en estado de metabolismo activo.

El valor de Q_{10t} (aumento de la tasa metabólica provocado por un incremento de 10°C en la temperatura) para el aumento de 20 a 24°C de temperatura es menor en estado de

reposo que en los estados más activos. En estos últimos están implicados más procesos metabólicos dependientes de la temperatura que en el estado de reposo. El valor de Q_{10t} ha variado para todas las condiciones entre 1.58 y 2.70, disminuyendo al aumentar la salinidad. Requena *et al.* (1997) obtiene un valor de 2.7 en doradas de 6.5g y para un cambio de 20 a 28°C de temperatura. El valor promedio de 2.09 (Tabla XIX, pág.133) coincide con el valor estimado de 2.00 para la gran mayoría de peces (Moser & Hettler, 1989).

Respuesta respiratoria a la salinidad: osmoregulación

La salinidad fue originalmente clasificada por el modelo de Fry (1957) como un factor enmascarador. De acuerdo a la definición, un factor enmascarador canaliza una porción de la energía disponible hacia regulaciones orgánicas que pueden ser de naturaleza mecánica, fisiológica o de carácter comportamental.

Las distintas tasas de CO se han correlacionado positivamente con la salinidad. Farmer & Beamish (1969) describieron que el menor coste metabólico coincidía con el punto isosmótico entre los fluidos corporales y el agua ambiental. Barton & Barton (1987) ya sugirieron que el incremento del metabolismo de rutina en relación con el incremento de la salinidad era debido necesariamente al ajuste osmótico en los peces eurihalinos. Considerando que la salinidad de 12‰ es isosmótica con el plasma sanguíneo de la dorada (Tort, *et al.*, 1994; Tandler *et al.*, 1995), la energía requerida para mantener la homeostasis es mínima. A medida que el gradiente osmótico aumenta, el CO también aumenta. Numerosos estudios con otras especies indican que el CO es mínimo a salinidades cercanas a la salinidad isosmótica (Rao, 1968, 1971; Farmer & Beamish, 1969; Hettler, 1976; Nammalwar, 1977; Nordlie, 1978; Wohlschlag & Wakeman, 1978; VonOertzen, 1984; Febry & Lutz, 1987; Nordlie *et al.*, 1991; Waller, 1992). Otros, en cambio, no encuentran el mínimo en este punto sino en la salinidad mínima (Nordlie & Leffler, 1975; Moser & Hettler, 1989; Susanto & Peterson, 1996). Tort *et al.* (1994) con dorada no obtienen variación del CO con la salinidad a excepción de un aumento

considerable a una salinidad inferior a la salinidad isosmótica. Claireaux & Lagardère (1999) con lubina encuentran que el MS aumenta con la salinidad pero el MR lo hace en sentido inverso. Job (1969a) sugirió que en peces eurihalinos y a la salinidad isosmótica, la reducción de la carga osmótica a esta salinidad permitiría una mayor posibilidad de actividad, manifestándose en un aumento del CO (Hettler, 1976).

Algunas investigaciones sobre branquias de peces aclimatados a un rango variable de salinidades ambientales, sugieren que se da una menor actividad de los enzimas branquiales (Na^+ , K^+ -ATPasa) de las células del cloruro, cuando la salinidad de la sangre es próxima a la del medio (Butler & Carmichael, 1972; Towle *et al.*, 1977; Ip *et al.*, 1991; Gaumet *et al.*, 1995; Tandler *et al.*, 1995).

En general, las pendientes de las rectas de regresión que relacionan el CO con el peso son significativamente superiores a salinidad baja. Esto significa que el gasto energético debido a la osmoregulación por unidad de peso es relativamente superior en peces pequeños que en grandes (Rao, 1971). Huntsman & Hoar (1939) y Fontaine (1954) ya determinaron que el aumento del tamaño es un factor importante en la habilidad de los peces para afrontar los cambios de salinidad. Este efecto podría atribuirse a la relación entre el área superficial y el volumen de los peces, por lo que los peces más grandes están sujetos a un menor estrés osmótico (Parry, 1960; Farmer & Beamish, 1969).

La determinación de la tasa de CO ha sido una forma convencional de estimar el gasto energético de la osmoregulación (Brett & Groves, 1979). De los estudios realizados sobre el coste osmoregulador de diferentes especies, basado en la tasa metabólica bajo varios rangos de salinidad, se derivan conclusiones diferentes (Job, 1959; Bullivant, 1961; Milton, 1971; Nordlie & Leffler, 1975; KostECKI, 1979; Furspan *et al.*, 1984; Barton & Barton, 1987). Pero Morgan & Iwama (1991) sugieren que los efectos del cambio de salinidad sobre el metabolismo son confusos y hacen difícil de distinguir el coste energético asociado únicamente a la regulación ion-osmótica. Dado que el

mecanismo de la regulación ion-osmótica es similar para la mayoría de especies (Evans, 1984), la variedad de respuestas metabólicas al cambio de salinidad sugiere que estas respuestas están influenciadas por otros procesos fisiológicos adicionales a la energía requerida para la regulación ion-osmótica (Febry & Lutz, 1987) como pueden ser cambios hormonales no relacionados directamente con el intercambio iónico. A pesar de ello, el planteamiento de comparar la respuesta metabólica en función del nivel de actividad a diferentes salinidades ha sido usado con éxito para estimar el coste regulador en unas cuantas especies de teleósteos (Farmer & Beamish, 1969; Rao, 1971; Muir & Niimi, 1972). Por consiguiente, consideraremos el término de coste de regulación osmótica, como el coste total asociado al cambio de salinidad.

Tabla XXIX. Estimación del consumo de oxígeno total (a) y el requerido para la osmoregulación (b) correspondiente a una dorada de 100g con relación a la salinidad y nivel de actividad a 20 y 24°C de temperatura. (b) es el resultado de restar al CO total a una salinidad dada, el CO a la salinidad isosmótica (porcentaje).

CO	Salinidad				
	20°C		22°C		36°C
CO _{reposo}	60.395	76.931 ^(a)	16.536 (21.49%) ^(b)	128.677	68.282 (53.06%)
CO _{ayuno}	79.579	104.304	24.725 (23.70%)	190.590	111.011 (58.25%)
CO _{alim}	122.574	167.533	44.959 (26.84%)	283.923	161.349 (56.83%)
24°C					
CO _{reposo}	78.995	98.243	19.248 (19.59%)	154.490	75.495 (48.87%)
CO _{ayuno}	118.440	146.757	28.317 (19.30%)	240.602	122.162 (50.77%)
CO _{alim}	181.593	228.770	47.177 (20.62%)	353.997	172.404 (48.70%)

Teniendo en cuenta que la tasa máxima de CO medido representa la suma total del coste del mantenimiento, de superar la fricción, la inercia, la actividad muscular, la osmoregulación etc., (Rao, 1971); y, asumiendo que la energía necesaria para la regulación osmótica es cero a la salinidad isosmótica (Rao, 1968); entonces, el oxígeno necesario para la regulación osmótica para cada salinidad y nivel de actividad puede ser

calculado. Por ello, para conocer el CO utilizado en la osmoregulación para cada nivel de actividad y salinidad, debemos restar la tasa de CO_{medio} a la salinidad isosmótica del total consumido en cada nivel (Tabla XXIX).

El coste de la osmoregulación se ha calculado como el porcentaje del total del CO para cada salinidad y nivel de actividad. Se puede observar que gran parte del CO es utilizado en la osmoregulación, sobretodo en la salinidad más alta. Este porcentaje oscila entre el 19 y el 27 % del CO total a 22‰ de salinidad; y entre el 48 y el 58% a 36‰ de salinidad. Farmer & Beamish (1969) encuentran un 29% a 30‰ y 19% a 0, 7.5 y 22‰ de salinidad para tilapia. La trucha requiere de un 27% del total para la osmoregulación a 30‰ (Rao, 1968). Otros establecen el coste entre el 10 y el 30% del metabolismo estándar (Nordlie & Leffler, 1975; Kirschner, 1993, 1995) o entre el 25 y el 50% del metabolismo de reposo (Rao, 1968; Ron *et al.*, 1995). El coste de la osmoregulación puede depender de muchos factores como son la historia natural de la especie, la historia particular del individuo (Ron *et al.*, 1995) y del tiempo de aclimatación a una determinada salinidad. Una transferencia rápida de agua dulce a agua marina o v/v, conduce a un aumento del CO, relacionado con el estrés de transferencia y el consecuente desbalance iónico y el coste de aclimatación.

Este mismo efecto se ha determinado en la estimación de Q_{10s} por el cual el aumento de salinidad en el tramo más alto tiene un efecto más pronunciado sobre el metabolismo (Tabla XIX, pág.134). Los valores obtenidos de entre 1.24 a 1.37 para el gradiente inferior y de 1.37 a 1.54 para el gradiente superior, coinciden con los observados por Moser & Hettler (1989) con *Leiostomus xanthurus*, de 1.06 a 1.53.

Como se ha visto anteriormente, el porcentaje del CO para la actividad espontánea y la alimentación es igual para las tres salinidades (aproximadamente el 31% y 55%, respectivamente). Si la densidad del medio ejerciera algún efecto, el oxígeno necesario para la locomoción sería superior a salinidades altas debido al incremento de la

resistencia superficial del pez. Rao (1968) con trucha y Farmer & Beamish (1969) con tilapia observaron que el gasto energético para la natación era independiente de la salinidad del medio. Por lo tanto, las diferencias en el CO a varias salinidades pueden ser adscritas al gasto energético debido a la osmoregulación.

La concentración osmótica plasmática indica la capacidad de regulación osmótica de cada especie. Como se ha visto en el experimento 1 de este trabajo, la variación de la osmolaridad plasmática de la dorada (entre 310 y 340 mOsm/Kg) muestra el carácter eurihalino de esta especie. Este modelo de respuesta sugiere que los juveniles de dorada pueden moverse dentro de un gradiente de salinidad muy amplio, pero con un coste metabólico para mantener su presión osmótica interna. La supervivencia obtenida nos indica que no existe ningún tipo de intolerancia juvenil a la salinidad que pueda inducir la migración de la dorada, aunque está demostrado que afecta su fisiología y metabolismo. Esto indicaría la existencia de un modelo ontogénico según el cual la tolerancia a la salinidad sería edad-dependiente (Natochin & Lavrova, 1974; Nordlie et al., 1982; Moser & Gerry, 1989; Banks et al., 1991; Moser & Miller, 1994; Susanto & Peterson, 1996).

Una vez establecida esta premisa, la intención sería identificar los costes y/o beneficios que, tanto directa como indirectamente, pueden atribuirse a la salinidad en los distintos hábitats a lo largo del modelo migratorio de la dorada y documentar mejor este modelo ontogénico que lo determina.

En definitiva, la tasa metabólica de la dorada aumenta una media del 8,4% por cada 1°C de temperatura aumentado, mientras que el incremento de 1‰ de salinidad provoca una media del 2,4% de aumento en el CO. Moser & Hettler (1989) encuentran un 9.5% para la temperatura y un 2.0% en el caso de la salinidad. Por lo tanto, el coste energético de la tolerancia a la temperatura (por 1°C) es casi 4 veces superior al coste de la tolerancia a la salinidad (por 1‰).

Efecto del ayuno prolongado

La dorada como la mayoría de peces, multiplica por más del doble su metabolismo después del suministro de alimento. Inicialmente este efecto es debido al resultado del incremento de la actividad muscular asociado con la natación rápida durante el proceso de alimentación. El mantenimiento de la elevada tasa metabólica hasta 41 horas después de la alimentación puede atribuirse al procesamiento del alimento. Por este motivo solo se han comparado los CO de los peces no alimentados antes de 48h.

La tasa metabólica disminuye con la duración del tiempo de ayuno (Beamish, 1964a; Jobling, 1980; Woo & Cheung, 1980). Se estabiliza el CO_{medio} y converge hacia el CO_{reposo} , siempre que no falte oxígeno en el medio y el pez no se vea alterado. Hacia los siete días de ayuno se va alcanzando un valor medio del CO próximo al CO_{reposo} confirmando que éste último es equiparable al metabolismo estándar. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Brett & Zala (1975) con salmón, según los cuales hacia el 6º día de ayuno se igualaría el CO medio al de reposo, y con los obtenidos por Hettler (1976) en los cuales la tasa de CO desciende logarítmicamente desde el 2º hasta el 7º día de ayuno.

INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CONSUMO DE OXÍGENO

La dorada tolera condiciones de hipoxia hasta valores inferiores a 1 mgO₂/l (<20%sat) durante períodos cortos de tiempo (2 horas aproximadamente) sin mortalidad, a una temperatura de 20-22°C. Los valores de CO_{rutina} obtenidos en el presente experimento están en concordancia con los CO predecibles según las ecuaciones obtenidas en el experimento anterior, por lo que consideramos los resultados como válidos.

En todas las condiciones experimentadas, la concentración de OD ha disminuido de forma exponencial negativa (Figura 24, pág. 139) respecto al tiempo. El animal se adapta al descenso del oxígeno del medio, al mismo tiempo que baja la concentración de OD. Este modelo de respiración es contrario a lo observado por Dosdat (1984), el cual supone una reducción de tipo lineal, en que la dorada no modifica la respiración hasta después de un tiempo de latencia importante. Este comportamiento es típico de especies de ambientes pelágicos (Hugues, 1981; Lutnesky & Szyper, 1990), donde las variaciones en la concentración de OD son muy pequeñas y no han desarrollado sistemas adaptativos a las condiciones de hipoxia. Las diferencias con el primer autor son debidas, principalmente, al peso de los animales (40g) y a la metodología empleada. Las diferencias con los segundos son debidas a diferentes caracteres interespecíficos.

Junto a la temperatura y la salinidad, el oxígeno es un importante determinante del nicho ambiental de cada especie (Coutant, 1986). De todas formas, mientras la temperatura controla el metabolismo, la oxigenación del agua determina el límite superior de la actividad metabólica del pez (Fry, 1971; Neill & Bryan, 1991; Neill *et al.*, 1994). En nuestro experimento, y considerando el metabolismo de rutina, se puede distinguir dos fases en la respuesta metabólica de la dorada al descenso del OD ambiental. Durante un primer período de hipoxia moderada, los ajustes en la respiración permiten mantener constante el nivel de CO (fase reguladora), mientras que bajo una

hipoxia más severa, el CO desciende con la concentración de OD (fase conforme). En otras palabras, el CO de la dorada es independiente de la concentración de OD del agua hasta un punto crítico, a partir del cual el animal se adapta disminuyendo su tasa respiratoria, a la par que disminuye la concentración de OD. A este punto crítico lo hemos definido como subcrítico (OD_{subcrit}), para distinguirlo del basado en el metabolismo de reposo, y delimita el punto a partir del cual las actividades oxígeno-dependientes están gradualmente restringidas. El límite entre la fase reguladora y la conforme depende de cada especie y de las condiciones ambientales (Neill *et al.*, 1994; Claireaux *et al.*, 1995).

Concentración crítica de OD (OD_{crit})

Yeager & Ultsch (1989) definieron gráficamente el OD_{crit} como el punto de intersección entre la regresión lineal conformada por los valores del CO por debajo del CO_{reposo} y el mismo nivel de CO_{reposo} durante una hipoxia progresiva. Considerando esta descripción, ya consolidada en la literatura, los valores obtenidos en este trabajo (entre 1.5 y 2.8 mgO_2/l) son tan bajos como los hallados para otras especies como *Cyprinus carpio* (Ott *et al.*, 1980), *Anguilla anguilla* (Cruz-Neto & Steffensen, 1997), *Dicentrarchus labrax* (Claireaux & Lagardère, 1999) y en la misma especie por Dosdat (1984) de 1.5 mgO_2/l . Aunque son superiores a los obtenidos por Schurmann & Steffensen (1997) debido a que trabajaron con peces que se aclimataron durante cierto tiempo largo en cada concentración de OD descendiente, demostrando que la aclimatación durante un tiempo determinado a bajas concentraciones de OD desplaza la curva de CO hacia la izquierda. Consecuentemente, los resultados obtenidos no son comparables con la mayoría de los trabajos encontrados en la literatura.

Se ha podido comprobar que la determinación del punto crítico de oxigenación del agua depende principalmente del nivel metabólico del pez en el momento de iniciarse el episodio de hipoxia (Figura 27, pág.143). Es decir, el efecto limitante del oxígeno ambiental sobre el CO se hace efectivo a concentraciones de OD_{crit} más altas en peces

con tasas metabólicas más elevadas, mientras que los individuos con demandas de oxígeno relativamente más bajas, están sujetos a menores restricciones energéticas (Neill *et al.*, 1994). En otras palabras, la tasa metabólica inicial determina la susceptibilidad a las alteraciones ambientales (Claireaux & Lagardère, 1999). Por esta misma razón, la tolerancia a la hipoxia y la capacidad anaeróbica de una especie cambia con el tamaño corporal (Peterson & Gilmore, 1991; Vetter *et al.*, 1994).

El punto crítico de saturación de oxígeno aumenta con la salinidad (Figura 26, pág.142) lo que es previsible por varias razones. Primero, porque la demanda metabólica de oxígeno es superior a salinidades altas (ver experimento 3), mientras que la solubilidad del oxígeno en el agua disminuye con la salinidad. Teniendo en cuenta que la tensión de oxígeno es la fuerza que mueve la captación del mismo y que la saturación de OD es altamente proporcional a la tensión de oxígeno, de ahí la importancia del nivel de saturación de OD, respecto a la concentración del mismo (Jobling, 1994). Consecuentemente, a una determinada saturación de OD, el agua de mar contendrá menor cantidad de oxígeno que el agua más dulce y por lo tanto el pez tendrá que bombear más agua salada que dulce a través de las branquias para obtener la misma cantidad de oxígeno necesario. Por ejemplo, una dorada de 100g de peso, tiene unos requerimientos energéticos de 104mgO₂/Kg/h a 22‰ y de 191mgO₂/Kg/h a 36‰ de salinidad a la misma temperatura. La solubilidad del oxígeno a 20°C de temperatura es de 7.974 y 7.345 mgO₂/l para 22 y 36‰ de salinidad, respectivamente. De este modo, la solubilidad del oxígeno desciende con una Q_{10s} de 1.1 con el aumento de la salinidad, mientras que para el CO la relación es solo de 0.7.

Otro factor que hay que tener en cuenta es que la cantidad de agua que un pez puede bombear a través de las branquias está limitado por su capacidad branquial de bombear (Farrell & Steffensen, 1987). Si, como se ha demostrado, la FV máxima es igual para cualquier salinidad, este límite se alcanzará antes a salinidades superiores, por ser sus requerimientos energéticos de mantenimiento más elevados. Todas estas razones

probablemente, expliquen la observación de que el OD_{crit} aumente con la salinidad. De igual modo, el OD_{crit} está inversamente relacionado con el peso del animal debido a que la demanda metabólica de los peces pequeños es superior.

El OD_{crit} no depende tan solo de los ajustes respiratorios sino también de una función cardiovascular adecuada y de la afinidad de la Hb por el oxígeno (Heath, 1990; Rantin, *et al.*, 1993). Sería interesante estudiar la posible correlación entre las distintas [OD] críticas y la curva de disociación del oxígeno de la sangre. Existen otros mecanismos envueltos en la reducción del OD_{crit} relacionados con el aumento del transporte del oxígeno. El menor contenido en oxígeno del agua salada podría inducir ajustes fisiológicos cuando el OD disminuye, como son aumentar el hematocrito (Holeton & Randall, 1967) y la Hb. La hiperventilación conlleva un aumento de la alcalosis de la sangre con un descenso de la concentración de CO_2 y aumento del pH. Esto permite el suministro de oxígeno a los tejidos gracias al giro a la izquierda de la curva de disociación del oxígeno que mantiene la saturación arterial alta (Nonnotte *et al.*, 1993), permitiendo un nivel bajo de OD_{crit} .

Aunque el valor del OD_{crit} obtenido (entre 1.5 y 2.8 mgO_2/l) nos da una idea de los límites de tolerancia de la dorada frente a la escasez de oxígeno en el agua, consideramos que el valor de $OD_{subcrit}$ es más importante para el cultivo de la dorada, en cuanto representa el efecto real de la hipoxia sobre el metabolismo de rutina. Entre 2.0 y 4.5 mgO_2/l (entre el 30 y 60% sat.) según peso y salinidad, la dorada pierde su capacidad oxireguladora y se convierte en oxiconforme. Se puede considerar que por debajo de estos valores se incrementa la susceptibilidad de los peces a enfermedades (Wedemeyer & McLeay, 1981) influenciando así la supervivencia del cultivo.

Por otro lado, el OD_{incip} nos indica el límite incipiente a partir del cual una reducción del oxígeno empieza a restringir la tasa del metabolismo activo. Este término, también es de vital importancia para el cultivo de la dorada ya que nos indica el límite inferior de la

concentración de oxígeno que debe tener el agua de un cultivo, para que la dorada no presente síntomas de estrés hipóxico y no afecte el crecimiento y el buen rendimiento de la producción. Este valor se ha establecido para la dorada en $5,468 \pm 0.048$ mgO₂/l, igual para todas las condiciones estudiadas. Hugues (1981) define el término “valor crítico para la vida normal del pez” como el valor que indica el mínimo nivel de oxígeno que no interfiere en el crecimiento normal y la reproducción de una población particular. Thetmeyer *et al.* (1999) observaron que la lubina mantenida en agua al 40% de saturación de oxígeno, reducía en un 24% su tasa de crecimiento. Petersen & Pihl (1995) detectaron que la biomasa de diferentes especies de platija se correlacionaba negativamente con la concentración de oxígeno, durante un episodio de hipoxia. Jobling (1994) constató que la hipoxia reducía la ingesta de alimento. Por este motivo, en la estrategia de alimentación de un cultivo de peces, se debe tener en cuenta este factor, de otro modo, se pueden producir pérdidas de alimentación con las consecuencias negativas que ello conlleva, tanto en el medio como en la rentabilidad de la empresa.

Frecuencia de ventilación

Bajo concentraciones de OD próximas a la saturación, la dorada exhibe interrupciones espontáneas de la ventilación, como se ha observado en otros teleósteos en condiciones de reposo: tenca, *Tinca tinca* (Shelton & Randall, 1962); carpa *Cyprinus carpio* (Peyraud & Serfaty, 1964); anguila, *Anguilla australis* (Hipkins & Smith, 1983); y esturión, *Acipenser baeri* (Nonnotte *et al.*, 1993), especies bentónicas conocidas por su capacidad de reducir su actividad y soportar condiciones de hipoxia. Este modelo de respiración nos indica que las condiciones experimentales no alteraron el comportamiento de las doradas. La FV de la dorada en estas condiciones (entre 60 y 80 bpm), representa un término medio entre especies más activas como *Coryphaena hippurus* (Lutnesky & Szyper, 1990; Szyper & Lutnesky, 1991) con un rango de FV entre 200 y 330 bpm, y especies de carácter más bentónico como *Acipenser baeri* (Nonnotte *et al.*, 1993) con FV entre 35 y 75 bpm.

Contrariamente a lo establecido por otros autores con especies estuarinas (Muir & Niimi, 1972; Moser, 1985; Szyper & Lunetsky, 1991) y con dorada por Tort *et al.* (1994), en este experimento se han encontrado ligeras diferencias en la FV en normoxia debido a la salinidad. Esta discrepancia se debe, básicamente, a que en el caso de las especies estuarinas, la aclimatación al cambio salino se efectuó en pocas horas, mientras que en nuestro caso, los peces fueron aclimatados durante meses, durante los cuales hubo un proceso de adaptación al medio. Las diferencias también se deben al diferente nivel de actividad trabajado. En la condición de 32‰ de salinidad la FV en normoxia no presentó diferencias significativas con la condición de 36‰, debido a que la aclimatación duró una semana y porqué la diferencia de salinidad era mínima. La FV también se observó relativamente sensible a los cambios de temperatura. Szyper & Lutnesky (1991) observaron que la FV aumenta linealmente con el incremento de la temperatura hasta alcanzar síntomas de estrés.

Se ha demostrado en muchas especies, que la reacción inicial de los teleósteos frente a una hipoxia progresiva es la hiperventilación (Holeton & Randall, 1967; Marvin & Burton, 1973; Lomholt & Johansen, 1979; Steffensen *et al.*, 1982; Rantin & Fernandes, 1986; Fernandes & Rantin, 1989). En nuestro caso, el progresivo descenso del oxígeno del agua no altera, inicialmente, el ritmo respiratorio de la dorada hasta alcanzada la concentración de 5.468 ± 0.048 mgO₂/l (entre 70 y 78% de saturación de oxígeno según salinidad, aproximadamente). En este punto (OD_{incip}), el descenso del nivel de oxígeno exige un aumento de la ventilación para compensar este efecto y mantener el CO constante. Es decir, se inicia el estrés hipóxico. Pero llega un punto (OD_{subcrit}) en el cual el bombeo opercular no es suficiente para mantener el CO y aumenta la FV de forma brusca y progresiva para alcanzar un máximo cerca del OD_{crit}. La dorada ha perdido la habilidad de compensar y ya no puede incrementar su CO aunque la respiración aumente, consecuentemente la tasa de CO total desciende progresivamente con el OD.

Los parámetros respiratorios (frecuencia de ventilación y volumen respirado), resultado de la frecuencia y amplitud de la contracción de los músculos respiratorios durante los cambios en la ventilación branquial, varían con la especie (Heath, 1987). La dorada utiliza el aumento de la frecuencia como primera acción compensatoria para pasar después al aumento del volumen respirado, en casos de extrema hipoxia. Así mismo reaccionan las especies de tipo sedentario, como algunos peces planos (Steffensen *et al.*, 1982; Moser *et al.*, 1996). No es el caso de las especies más activas. En éstas, la primera acción es aumentar el volumen respiratorio en lugar de aumentar la frecuencia, lo que se considera un ahorro energético debido al elevado coste de la ventilación branquial (Holeton & Randall, 1967; Hugues, 1981; Randall, 1982; Fernandes & Rantin, 1989, 1994).

La FV máxima alcanzada de 142.4 ± 1.04 bpm, multiplica por 2.3 veces la FV de rutina. Ello es posible gracias al modelo intermitente de respiración que sigue la dorada en condiciones de normoxia, lo cual le confiere un elevado potencial para aumentar su FV (Lomholt & Johansen, 1979). La FV_{máx} no presenta diferencias significativas entre condiciones debido a que la capacidad de contraer los músculos respiratorios es una característica anatómica de cada especie.

El hecho de que la concentración de OD en la cual se da la máxima FV coincida con el OD_{crit}, calculado mediante la recta de regresión, confirma este último valor obtenido de forma indirecta. Al igual que este segundo, el primero disminuye con el peso y aumenta con la salinidad. Ello nos indica que la determinación de este punto crítico está directamente relacionado con el nivel metabólico del animal, y consecuentemente, dependerá de todos los factores que, a su vez, determinan dicho metabolismo. Por este mismo motivo las comparaciones con otros resultados se hacen difíciles debido a la extrema variabilidad de estos factores.

Se ha podido observar que, una vez alcanzada la FV máxima, se produce un descenso, casi dramático, de la FV (de hasta 26 bpm) y el CO, que se compensa con el aumento de la amplitud de los movimientos operculares. Esta misma reacción se ha determinado para especies como *Oncorhynchus mykiss*, *Lepomis macrochirus* e *Ictalurus nebulosus* (Marvin & Heath, 1968; Marvin & Burton, 1973). Se puede considerar esta respuesta a corto plazo, un factor adaptativo de estas especies para contrarrestar las situaciones de máxima hipoxia que pueden presentarse de forma normal en sus ambientes naturales.

Coste energético respiratorio

El coste energético de la bomba respiratoria, debido a los ajustes ventilatorios durante la hipoxia, se soporta por el incremento del CO. Puede expresarse indirectamente como el porcentaje del CO incrementado entre condiciones de normoxia y el OD_{crit} respecto al metabolismo estándar. En el presente experimento se ha trabajado con el metabolismo de rutina en lugar del estándar para determinar el punto crítico que nos interesaba, por consiguiente, este efecto no tendría que producirse, al menos de forma evidente. Sin embargo, si se han observado ligeros aumentos del CO entre el OD_{incip} y el $OD_{subcrit}$, debido presumiblemente al incremento en la ventilación por el inicio del estrés hipóxico. Utilizando esta aproximación, el estrés hipóxico provoca un aumento del coste respiratorio del orden del 12.9% (entre el 5 y el 25%) respecto al CO_{rutina} . Estos resultados no se desvían demasiado de los encontrados para otras especies, que sitúan el porcentaje entre el 5 y el 10% del total del oxígeno consumido (Hugues, 1981; Steffensen, 1993; Jobling, 1995; Cruz-Neto & Steffensen, 1997) o el 20% según Rantin *et al.* (1992). En general, el coste de la respiración es directamente proporcional a la ventilación branquial (Fernandes & Rantin, 1994).

Según esto, en el momento de máxima FV se requiere una cantidad de 94 mgO₂/Kg/h que en algunas condiciones no queda reflejado. Ello nos indicaría que la dorada recurre al soporte anaerobio en los casos de extrema hipoxia.

El elevado coste ventilatorio para obtener oxígeno de la dorada (del orden del 30% del CO_{rutina} o el 50% del CO_{reposo}) se debe, principalmente, a la estrategia de ventilación de la especie (elevada frecuencia) y a la baja solubilidad del oxígeno en el agua junto a la alta densidad y viscosidad de la misma como medio respiratorio. La bibliografía sitúa el coste ventilatorio en un rango muy amplio: entre el 2 y el 50% según especie (Rantin *et al.*, 1992) aunque las comparaciones de este porcentaje son muy aleatorias ya que dependen de las condiciones de cada estudio y del CO en función del cual se realizan los cálculos.

Comportamiento frente a la hipoxia

Se ha podido constatar que la dorada no altera su comportamiento hasta que no alcanza el $OD_{subcrit}$, es decir, la concentración de OD de entre 3 y 4 mgO_2/l . A partir de estos valores, la dorada disminuye considerablemente su actividad locomotora. Esta estrategia, que consigue un ahorro de la energía necesaria para la oxiregulación, es típica de especies bien adaptadas a vivir en condiciones de bajas concentraciones de oxígeno (Heath, 1987). Los síntomas de anoxia se manifiestan a partir de 1.5 mgO_2/l y la pérdida de equilibrio hacia 1 mgO_2/l , que consideramos como subletal. Alrededor del valor de 0.6 mgO_2/l se puede considerar letal. Dosdat (1984) obtiene la primera mortalidad en doradas de 40g a 0.8 mgO_2/l .

La alteración de la frecuencia de ventilación ha sido utilizada en muchas especies como medida de la respuesta a los factores de estrés (Cairns *et al.*, 1970; Chiszar *et al.*, 1972). Por debajo de, alrededor de 5.5 mgO_2/l , a parte de aumentar su FV, la dorada exhibe un comportamiento de estrés. *Nadar por el fondo*, puede ser una primera respuesta general, ya que se ha observado también en peces sujetos a otro tipo de factores estresantes. En especies no bentónicas el hecho de *posarse en el fondo* se ha reconocido como un comportamiento clínicamente significativo (Francis-Floyd, 1988). Por otro lado, el hecho de estar *recostados en el fondo* se debe al resultado de la pérdida del control del equilibrio (Lutnesky & Szyper, 1990). Estos modelos de comportamiento son

indicadores importantes para los cultivadores, ya que, con una actuación rápida, los peces pueden recuperarse y nadar normalmente con la restauración del nivel de oxígeno del agua.

Las comparaciones siempre son complicadas debido a la variabilidad de la saturación del OD del agua con la temperatura y salinidad. La concentración mínima de OD en el agua recomendada para *Ictalurus punctatus* (Carter & Allen, 1976) es de 3 mgO₂/l. Los salmónidos tienen mínimos de OD recomendables muy superiores (entre 5 y 6 mgO₂/l) (Westers & Pratt, 1977); *Coriphaena hippurus* de 5.5 mgO₂/l (Lutnesky & Szyper, 1990) y el salmonete, del orden de 8.8 mgO₂/l. Los valores mínimos para la lubina o el lenguado son del orden de 3 mgO₂/l. En cambio, la carpa y la tilapia resisten valores de 0.5 mgO₂/l. Comparado con estos valores, la dorada se puede considerar altamente resistente a bajas concentraciones de OD. Observando su comportamiento, se puede deducir que el nivel letal de concentración de OD para la dorada, se encuentra por debajo de 1 mgO₂/l. Sobre este aspecto, sería interesante determinar los efectos a largo plazo de la exposición de la dorada a concentraciones tan bajas de OD.

La susceptibilidad de la capacidad metabólica de la dorada a la deficiencia de oxígeno ambiental demuestra el impacto del contenido de oxígeno en el agua sobre la relación entre el ambiente, la capacidad metabólica y el comportamiento. Desde esta perspectiva, la oxigenación del agua debe considerarse no-solo como un factor fuertemente limitante del metabolismo del pez, sino también, como la temperatura, un factor directivo poderoso. (Schurmann & Steffensen, 1992; Claireaux *et al.*, 1995; Schurmann *et al.*, 1998).

En definitiva, considerando el incremento de la frecuencia de ventilación como un primer síntoma de estrés, sería recomendable para mantener el cultivo de la dorada en buen estado, mantener el nivel de OD en el agua por encima del valor determinado de $5.5\text{mgO}_2/\text{l}$. Este valor es relativamente alto, con lo cual hay que tenerlo muy en cuenta, tanto en los cultivos de tipo industrial como en los de tipo experimental.

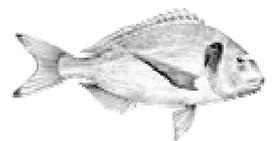
Considerando que la concentración de $\text{OD}_{\text{subcrit}}$ representa el efecto real de la hipoxia sobre el metabolismo de rutina, en caso de alcanzar dicho límite, sería recomendable no alimentar los peces durante el período de hipoxia, para no limitar los requerimientos en oxígeno necesarios para mantener la actividad normal del pez y no alterar así el buen rendimiento del cultivo.

Por otra parte, ya que la concentración de OD_{crit} nos da una idea del límite de tolerancia de la dorada frente a la escasez de oxígeno en el agua, sería recomendable, para que no peligre la supervivencia del cultivo, no alcanzar niveles inferiores a $1.5\text{mgO}_2/\text{l}$, los cuales se consideran subletales para la dorada.

En casos de hipoxia ambiental forzada (paro de bombeo del agua por introducción de elementos nocivos, como algas tóxicas o productos tóxicos, etc.) sería recomendable, en la medida de lo posible, reducir la salinidad del agua para así incrementar la distancia al límite crítico de OD.

CAPÍTULO IV.

CONCLUSIONES GENERALES



Las contribuciones más relevantes del presente trabajo, respecto al crecimiento de la dorada, hacen referencia principalmente, al beneficio de reducir la salinidad durante el período de pre-engorde de sus alevines. Y, respecto a su metabolismo, se destaca principalmente, el establecimiento de los requerimientos energéticos en función del oxígeno necesario para realizar sus funciones vitales. Estas contribuciones, que en gran parte son de carácter práctico, permiten su aplicación directa al cultivo de la especie en cuestión. Se resumen en las siguientes conclusiones generales:

1. La salinidad óptima para el cultivo de alevines de dorada durante el primer año de vida (considerando como tal los 85-90g de peso), se sitúa dentro del rango comprendido entre 22 y 28‰ de salinidad. Alcanzado este peso (y edad) se modifican estas preferencias hasta los 150g, a partir de los cuales la salinidad marina es la más idónea para obtener el mejor rendimiento en crecimiento y eficacia alimentaria. Este efecto concuerda con el ciclo biológico de la dorada, en que los alevines permanecen en aguas salobres de lagunas costeras o estuarios, durante el primer año de vida, para migrar en el segundo año hacia el mar para reproducirse. La demostración que la salinidad óptima es edad-dependiente soporta la teoría de que existe un modelo ontogénico de tolerancia a la salinidad.
2. La condición de 12‰ de salinidad ha resultado, en todos los aspectos, no aconsejable para el cultivo de la dorada.
3. Las diferencias en los crecimientos han sido consecuencia de la diferente eficacia alimentaria a salinidades distintas. Por lo tanto, cabe pensar que deben existir cambios fisiológicos que hacen que la eficacia de alimentación varíe con la salinidad.
4. El consumo de oxígeno de la dorada aumenta con el gradiente osmótico entre el medio externo y la presión osmótica de sus fluidos. Como especie osmoreguladora

IV. Conclusiones

que es, puede vivir dentro de un amplio rango salino, pero con un coste metabólico elevado para mantener invariable su osmolaridad plasmática. El ahorro energético de casi el 2% por cada 1‰ disminuido, puede dedicarse a otras funciones como el crecimiento. En consecuencia, la tasa metabólica específica de masa ($\text{mgO}_2/\text{Kg/h}$) es función decreciente del peso y creciente de la temperatura y la salinidad (ecuaciones en la pág.134).

5. El metabolismo de rutina de una dorada estándar de 100g de peso, a 20°C de temperatura y 36‰ de salinidad, requiere aproximadamente $190\text{mgO}_2/\text{Kg/h}$, de los cuales el 70% corresponde al metabolismo de reposo. Estas necesidades energéticas son del mismo orden de otras especies de comportamiento comparable como la anguila, lubina o lisa; más elevado que especies menos activas como el rodaballo; e inferior a especies más activas como la seriola o la lampuga. La actividad de la dorada es principalmente diurna aunque mantiene cierta actividad durante la noche.
6. El efecto global de la alimentación sobre la tasa metabólica, implica más de la mitad del consumo de oxígeno total y se prolonga hasta 41 horas después del suministro de alimento. Por otra parte, el efecto del ayuno reduce el consumo de oxígeno progresivamente hasta alcanzar el nivel metabólico de reposo hacia el 7º día de ayuno según la fórmula descrita en el apartado de resultados del experimento 3 (pág.135).
7. La respuesta metabólica de la dorada al descenso del OD ambiental se produce en tres fases: durante un primer período de hipoxia moderada, los ajustes en la respiración permiten mantener el nivel de CO (es decir, oxiregula); mientras que bajo una hipoxia más severa, el CO desciende con la concentración de OD, primeramente de forma gradual (oxiconforme inicial) y seguidamente de forma lineal (oxiconforme total). El punto crítico de estrés hipóxico en el cual se produce un aumento de la ventilación para mantener el CO constante, a 20-22°C de

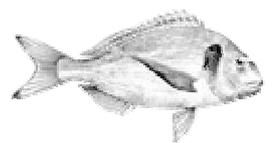
temperatura, se halla en $5.5\text{mgO}_2/\text{l}$. El punto crítico a partir del cual la dorada empieza a perder su capacidad oxireguladora y el CO desciende gradualmente, se encuentra entre 2.0 y $4.5\text{mgO}_2/\text{l}$ según salinidad y peso del animal. El punto crítico a partir del cual el CO es directamente proporcional al OD, se encuentra entre 1.5 y $2.8\text{mgO}_2/\text{l}$ según salinidad y peso del animal.

8. La determinación del punto crítico de oxigenación del agua depende, principalmente, del nivel metabólico del pez en el momento de iniciarse el episodio de hipoxia, según la relación lineal descrita en el apartado de resultados del experimento 4 (pág.141). Por consiguiente, la concentración crítica de OD aumentará (o lo que es lo mismo, la dorada será más sensible al descenso de la concentración de OD) con cualquier factor que incremente la demanda de oxígeno del pez (peso, temperatura, salinidad, actividad, etc.).
9. Alcanzado el punto crítico de la concentración de OD, el coste requerido por la frecuencia de ventilación máxima, no queda reflejado en el CO observado, por lo que se deduce que la dorada recurre al soporte anaeróbico en los casos de hipoxia muy extrema.
10. A la temperatura de $20\text{-}22^\circ\text{C}$, los síntomas de anoxia se manifiestan a partir de $1.5\text{mgO}_2/\text{l}$ y la pérdida de equilibrio hacia $1\text{mgO}_2/\text{l}$, por lo que consideramos estas concentraciones como subletal y letal, respectivamente, para la dorada.

IV. Conclusiones

CAPÍTULO V.

BIBLIOGRAFÍA



A

- AISSAOUI, A. 1998. Autonomic nervous control of heart rate and heart rate variability in gilthead sea bream. Tesis Doctoral. UAB. Barcelona.
- ALCARAZ, M. 1974. Consumo de oxígeno en función del tamaño y la temperatura en crustáceos. *Investigaciones Pesqueras*, 38: 289-304.
- ALLIOT, E., A. PASTOUREAUD & H. THEBAULT. 1983. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la composition corporelle d'alevins de *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 31 : 181-194.
- ALTIMIRAS, J., S.R. CHAMPION, M. PUIGSERVER & L. TORT. 1994. Physiological responses of the gilthead sea bream *Sparus aurata* to hypoosmotic shock. *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, 108(1): 81-85.
- ALVEAR, J. & O.G. BROOKE. 1978. Specific Dynamic Action in infants of low birth weight. *J. Physiol.*, 275: 54.
- ARIAS, A. 1976. Sobre la biología de la dorada, *Sparus aurata* L., de los esteros de la provincia de Cádiz. *Inv. Pesq.*, 40: 201-222.
- ARIAS, A. M. 1980. Crecimiento, régimen alimentario y reproducción de la dorada (*Sparus aurata* L.) y el robalo (*Dicentrarchus labrax* L.) en los esteros de Cádiz. *Inv. Pesq.*, 44(1): 59-83.
- ARIAS, A. M. & P. DRAKE. 1990. Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la Bahía de Cádiz. *Inst. Cien. Mar. Andalucía (CSIC)*, Cádiz, 163 pp.
- ARRUNACHALAM, S. & R. R. REDDY. 1979. Food intake, growth, food conversion and body composition of catfish exposed to different salinities. *Aquaculture*, 16: 163-171.
- ASHWORTH, A. 1969. Metabolic rates during recovery from protein-calorie malnutrition: The need for a new concept of Specific Dynamic Action. *Nature*, 223: 407-409.
- AUDOUIN, J. 1962. La daurade de l'étang de Thau (*Chrysophrys aurata* Linné). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 26: 105-126.

B

- BANKS, M.A., G.J. HOLT & J.M. WAKEMAN. 1991. Age-linked changes in salinity tolerance of larval spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus* Cuvier). *J. Fish Biol.*, 39: 505-514.
- BARBARO, A., A. FRANCESCON, R. BERTAGGIA & G. ANTONINI. 1986. Crescita, sopravvivenza e produzione in ambiente vallivo di una popolazione di *Sparus aurata* riprodotta artificialmente. *Quad. Civ. Staz. Idrobiol. Milano*, 13: 21-29.
- BARTON, M. & A.C. BARTON. 1987. Effects of salinity on oxygen consumption of *Cyprinodon variegatus*. *Copeia*, 1987: 230-232.

V. Bibliografía

- BAUCHOT, M.L. & J.C. HUREAU. 1986. Sparidae. En: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. (P.J.P.Whitehead, M.L.Bauchot, J.C.Hureau, J.Nilsen & E.Tortonese, Eds.) UNESCO, U.K. pp: 883-907.
- BEAMISH, F.W.H. 1964a. Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Trans.Am.Fish.Soc.*, 93 : 103-107.
- BEAMISH, F.W.H. 1964b. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. *Can.J.Zool.*, 42: 177-188.
- 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. 1974. Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J.Fish.Res.Board Can.*, 31: 1763-1769.
- BEAMISH, F.W.H. & P.S. MOOKHERJII. 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L. *Can.J.Zool.*, 42: 161-175.
- BÉGOUT, M.L. & J.P LAGARDÈRE. 1995. An acoustic telemetry study of seabream (*Sparus aurata* L.): first results on activity rhythm, effect of environmental variables and space utilization. *Hydrobiologia*, 300/301: 417-423.
- BENETTI, D.D., R.W. BRILL & S.A. KRAUL Jr. 1995. The standard metabolic rate of dolphin fish. *J.Fish Biol.*, 46: 987-996.
- BENSON, B.B. & D. KRAUSE. 1984. The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limn.Oceanogr.*, 29: 620-632.
- BEN TUVIA, A. 1979. Studies of the population and fisheries of *Sparus aurata* in the Bardawil Lagoon, eastern Mediterranean. *Invest. Pesq.*, 43: 43-67.
- BERGHEIM, A., E.A. SEYMOUR, S. SANNI, T. TYVOLD & S. FIVELSTAD. 1991. Measurements of oxygen consumption and ammonia excretion of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in commercial-scale, single-pass freshwater and seawater landbased culture systems. *Aquacultural Engineering*, 10: 251-267.
- BRETT, J.R. 1962. Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. *J.Fish.Res.Board Can.*, 19(6): 1025-1030.
- BRETT, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J.Fish.Res.Board Can.*, 21: 1183-1226.
- BRETT, J.R. 1965. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J.Fish Res.Bd.Can.*, 22: 1491-1501.
- BRETT, J.R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respiration Physiology*, 14: 151-170.

- BRETT, J.R. 1976. Feeding metabolic rates of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to ration level and temperature. *Fish.Mar.Ser.Tech.Rep.*, 675: 1-75.
- BRETT, J.R. 1979. Environmental factors and growth. En : *Fish Physiology*, Vol. VIII, (Eds. Hoar, W.D., Randall, D.J. & Brett, J.R.) Academic Press, New York . pp: 599-675.
- BRETT, J.R., J.E. SHELBOURN & C.T. SHOOP. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J.Fish.Res.Board Can.*, 26: 2363-2394.
- BRETT, J.R. & N.R. GLASS. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J.Fish.Res.Board Can.*, 30: 379-387.
- BRETT, J.R. & J.E. SHELBOURN. 1975. Growth rate of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to fish size and ration level. *J.Fish.Res.Board Can.*, 32: 2103-2110.
- BRETT, J.R. & C.A. ZALA. 1975. Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J.Fish.Res.Board Can.*, 32: 2479-2486.
- BRETT, J.R. & T.D.D. GROVES. 1979. Physiological energetics. En : *Fish Physiology*, Vol. VIII, pp : 279-352 (Eds. Hoar, W.D., Randall, D.J. & Brett, J.R.) New York : Academic Press.
- BROOKE, O.G. & A. ASHWORTH. 1972. The influence of malnutrition on the postprandial metabolic rate and respiratory quotient. *Br.J.Nutr.*, 27: 407-415.
- BROWN, C.R. & J.N. CAMERON. 1991. The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the channel catfish. *Physiological Zoology*, 64(1): 298-309.
- BROWN, J.A., A. JONES & J. MATTY. 1984. Oxygen metabolism of farmed turbot (*Scophthalmus maximus*). I. The influence of fish size and water temperature on metabolic rate. *Aquaculture*, 36: 273-281.
- BULLIVANT, J.S. 1961. The influence of salinity on the rate of oxygen consumption of young quinnat salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *N.Z.J.Sci.*, 4: 381-391.
- BUSACKER, G.P., I.R. ADELMAN & E.M. GOOLISH. 1990. *Methods for Fish Biology* (C.B. Schreck & P.B. Moyle, Eds.) American Fisheries Society, Bethesda, USA, pp: 363-387.
- BUTLER, D.G. & CARMICHAEL, F.J. 1972. (Na⁺ -K⁺)-ATPase activity in eel (*Anguilla rostrata*) gills in relation to changes in environmental salinity: role of adrenocortical steroids. *General and Comparative Endocrinology*, 19: 421-427.

C

- CAI, Y. & R.C. SUMMERFELT. 1992. Effects of temperature and size on oxygen consumption and ammonia excretion by walleye. *Aquaculture*, 104: 127-138.

V. Bibliografía

- CAIRNS, J.Jr., K.L. DICKSON, R.E. SPARKS & W.T. WALLER. 1970. A preliminary report on rapid biological information systems for water pollution control. *J. Water Pollution Control Federation*, 42: 685-703.
- CARTER, R.R. & K.O. ALLEN. 1976. Effects of flow rate and aeration on survival and growth of channel catfish in circular tanks. *Progressive Fish-Culturist*, 38: 204-206.
- CARTER, C.G. & A.E. BRAFIELD. 1992. The bioenergetics of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.): the influence of body weight, ration and dietary composition on nitrogenous excretion. *J. Fish Biol.*, 41: 533-543.
- CASTELLÓ-ORVAY, F. & A. CALDERER. 1993. Growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) under different culture conditions. En: *Production, Environment and Quality*. (G. Barnabé & P. Kestemont Eds.) Bordeaux Aquaculture'92. Ghent, Belgium. E.A.S. Special publication, 18: 227-233.
- CAULTON, M.S. 1978. The effect of temperature and mass on routine metabolism in *Sarotherodon* (*Tilapia*) *mossambicus* (Peters). *Journal of Fish Biology*, 13: 195-201.
- CECH, J.J.Jr. 1990. Respirometry. En: Schreck, C.B. & Myle, P.B. (Eds.) *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp: 335-362.
- CHERVINSKI, J. 1979. Preliminary results on the adaptability of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) in brakish water. *Bamidgeh*, 31: 14-17.
- CHERVINSKI, J. 1984. Salinity tolerance of young gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Bamidgeh*, 36: 121-124.
- CHERVINSKI, J. & Y. CHANIN. 1985. Gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) – A candidate for culture in ponds – laboratory experiments. *Bamidgeh*, 37(2): 42.
- CHISZAR, D., M. MOODY & J.T. WINDELL. 1972. Failure of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, to habituate to handling. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29: 576-578.
- CHRISTIANSEN, J.S., E.H. JORGENSEN & M. JOBLING. 1991. Oxygen consumption in relation to sustained exercise and social stress in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *J. Exp. Zool.*, 260: 149-156.
- CLAIREAUX, G. & J.P. LAGARDERE. 1999. Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European seabass. *J. Sea Research*, 42: 157-168.
- CLAIREAUX, G., D.M. WEBBER, S.R. KERR & R.G. BOUTILIER. 1995. Physiology and behaviour of free-swimming atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating salinity and oxygenation conditions. *J. Exper. Biol.*, 198: 61-69.
- CONIDES, A. 1992. Effects of salinity on growth, food conversion and maintenance of young gilthead sea bream, *Sparus auratus*. PhD thesis, University of Athens, Greece, 185 pp.
- COUTANT, C.C. 1986. Thermal niches of striped bass. *Sci. Am.*, 254: 98-104.

CRUZ-NETO, A.P. & J.F. STEFFENSEN. 1997. The effects of acute hypoxia and hypercapnia on oxygen consumption of the freshwater European eel. *J.Fish Biol.*, 50: 759-769.

CUADRAS, C.M. 1991. Problemas de probabilidades y estadística. PPU.

D

DAVENPORT, J., E. KJORSVIK & T. HAUG. 1990. Appetite, gut transit, oxygen uptake and nitrogen excretion in captive Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., and lemon sole, *Microglossus kitt* (Walbaum). *Aquaculture*, 90: 267-277.

DEGANI, G., GALLAGHER, M.L. & A. MELTZER. 1985. The effects of acute hypoxia and hypercapnia on oxygen consumption of the freshwater European eel. *J.Fish Biol.*, 50: 759-769.

DEGANI, G., GALLAGHER, M.L. & A. MELTZER. 1989. The influence of body size and temperature on oxygen consumption of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *J. Fish Biol.*, 34: 19-24.

DEJOURS, P. 1981. Principles of Comparative Respiratory Physiology. Amsterdam, New York, Oxford: Elsevier, 265 pp.

DENDRINOS, P. & J.P. THORPE. 1985. Effects of reduced salinity on growth and body composition in the european bass *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquaculture*, 49: 333-358.

DE LA GANDARA, F. M. JOVER, T. RAJA & B. GARCÍA. 1997. Ritmos diarios de consumo de oxígeno en juveniles de seriola mediterránea (*Seriola dumerilii* Risso) bajo condiciones de cultivo. *Actas VI Congreso Nacional de Acuicultura*. Cartagena, julio 1997.

DE SILVA, S.S. & P.A.B. PERERA. 1976. Studies on the young grey mullet, *Mugil cephalus*. I. Effects of salinity on food intake, growth and food conversion. *Aquaculture*, 7: 323-338.

DE SILVA, C.D., S. PREMAWANSA & C.N. KEEMBIYAHETTY. 1986. Oxygen consumption in *Oreochromis niloticus* (L.) in relation to development, salinity, temperature and time of day. *J.Fish Biol.*, 29: 267-277.

DOSDAT, A. 1984. Prégrossissement et consommation d'oxyène de loups et de daurades en élevages intensifs. En : L'Aquaculture du Bar et des Sparidés. (G.Barnabé et R.Billard Eds.) INRA Publ., Paris. pp : 351-359.

DOUDOROFF, P. & D.L. SHUMWAY. 1970. *Dissolved Oxygen Requirements of Freshwater Fishes*. Rome: FAO Fisheries Technical Paper, 86.

DU PREEZ, H.H., W. STRYDON & P.E.D. WINTER. 1986. Oxygen consumption of marine teleost *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus 1758) and *Lithognathus lithognathus* (Cuvier 1830) (Teleostei: Sparidae). *Comp.Biochem.Physiol.*, 85A: 313-331.

DUSTON, J. 1994. Effect of salinity on survival and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. *Aquaculture*, 121: 115-124.

V. Bibliografía

E

- ECCLES, D.H. 1985. The effect of temperature and mass on routine oxygen consumption in the South African cyprinid fish *Barbus aeneus* Burchell. *J.Fish Biol.*, 27: 155-165.
- EDWARDS, R.R.C., D.M. FINLAYSON & J.H. STEELE. 1972. An experimental study of the oxygen consumption, growth and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 8: 299-309.
- EGE, R. & A. KROGH. 1914. On the relation between temperature and the respiratory exchange in fishes. *Intern.Rev.Ges.Hydrobiol.*, 7: 48-55.
- EISAWY, A. & E. WASSEF. 1984. Preliminary studies on rearing of the gilthead seabream, *Sparus aurata* (L.), in brackish water ponds. *Aquaculture*, 38: 255-260.
- ELLIOT, J.M. 1975. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J.Anim.Ecol.*, 44: 805-821.
- ENGEL, D.W., W.F. HETTLER, L. COSTOU-CLEMENTS & D.E. HOSS. 1987. The effect of abrupt salinity changes on the osmoregulatory abilities of the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus*. *Comp.Biochem.Physiol.*, 86A: 723-727.
- EVANS, D.H. 1984. The roles of gill permeability and transport mechanisms in euryhalinity. En: *Fish Physiology*. Vol. Xb. W.S. Hoar & D.J. Randall (Eds). pp: 239-283. Academic Press, New York.

F

- FAO. 1987. Identification sheets for the Mediterranean and Black Sea. Fishing Area 37. 1343-1375. FAO, Rome.
- FARMER, G.J. & F.W.H. BEAMISH. 1969. Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity. *J.Fish.Res.Bd.Can.*, 26: 2807-2821.
- FARRELL, A.P. & J.F. STEFFENSEN. 1987. An analysis of the energetic cost of the branchial and cardiac pumps during sustained swimming in trout. *Fish Physiol.Biochem.*, 4: 73-79.
- FEBRY, R. & P. LUTZ. 1987. Energy partitioning in fish: the activity-related cost of osmoregulation in a euryhaline cichlid. *J.Exp.Biol.*, 128: 63-85.
- FERNANDES, M.N. & F.T. RANTIN. 1989. Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions. *Journal of Fish Biology*, 35: 509-519.
- FERNANDES, M.N. & F.T. RANTIN. 1994. Relationships between oxygen availability and metabolic cost of breathing in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): aquacultural consequences. *Aquaculture*, 127: 339-346.

- FERNANDES, M.N., W. BARRIONUEVO & F.T. RANTIN. 1995. Effects of thermal stress on respiratory responses to hypoxia of a South American Prochilodontid fish, *Prochilodus scrofa*. *J.Fish Biol.*, 46: 123-133.
- FISHER, R.J. 1963. Influence of oxygen concentration and of its diurnal fluctuations on the growth of juvenile coho salmon. Master of Science Thesis. Oregon State Univ. Corvallis, Oregon. 48 p.
- FIVELSTAD, S. & M.J. SMITH. 1991. The oxygen consumption of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared in a single pass landbased seawater system. *Aquacultural engineering*, 10: 227-235.
- FONTAINE, M. 1954. Du determinisme physiologique des migrations. *Biol.Rev.*, 29: 390-418.
- FOSKETT, J.K., C.D. LOGDSON, T. TURNER, T.E. MACHEN & H.A. BERN. 1981. Differentiation of the chloride extrusion mechanism during seawater adaptation of a teleost fish, the cichlid *Sarotherodon mossambicus*. *J.Exp.Biol.*, 93: 209-224.
- FRANCESCON, A., A. BARBARO, A. LA ROCCA & R. BERTAGGIA. 1987. Stima quantitativa della dieta naturale dell'orata (*Sparus aurata*) in ambiente salmastro. *Arch.Oceanogr.Limnol.*, 21: 45-61.
- FRANCIS-FLOYD, R. 1988. Behavioral diagnosis. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, 18: 305-316.
- FRY, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. *Publ.Ont.Fish.Res.Lab.*, 68: 1-62.
- FRY, F.E.J. 1957. The aquatic respiration of fishes. En: *The Physiology of Fishes* (M.E.Brown, Ed.), Vol I: 1-63. Academic Press, New York.
- FRY, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. En: *Fish Physiology*, Vol. VI, pp: 1-98 (Eds. Hoar, W.S. & Randall, D.J.) New York: Academic Press.
- FRY, F.E.J. & HART, J.S. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biol.Bull.*, 94: 66-77.
- FUENTES, J. 1994. Efecto de la salinidad sobre la actividad ATPásica en los órganos osmorreguladores de la trucha arco iris doméstica (*Oncorhynchus mykiss*). Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- FURSPAN, P., H.D. PRANGE & L. GREENWALD. 1984. Energetics and osmoregulation in the catfish, *Ictalurus nebulosus* and *I. Punctatus*. *Comp.Biochem.Physiol.*, 77A: 773-778.

G

- GARCÍA GARCÍA, B. 1994. Factores que influyen sobre el consumo de oxígeno, ingesta y crecimiento en la dorada (*Sparus aurata* L.): una aproximación al establecimiento de modelos lineales. Tesis doctoral. Universidad de Murcia. 231 pp.

V. Bibliografía

- GARCÍA GARCÍA, B., L. BERMÚDEZ, O. GÓMEZ & M.J. ROSIQUE. 1989. Consumo de oxígeno en juveniles de lubina. En: Acuicultura Intermareal. Ed. M. Yúfera. Inst.Cien.Mar.Andalucía, Cádiz. pp: 297-303.
- GARCÍA GARCÍA, B. J. MORENO & M.J. ROSIQUE. 1993. Influencia del peso corporal y la alimentación sobre el consumo de oxígeno de seriola (*Seriola dumerilii*). En: *From Discovery to Commercialization. Abstracts of World Aquaculture '93*. EAS Special Publication nº19. Oostende, Belgium. pp:372.
- GASCA-LEYVA, J. F. E., C. A. MARTINEZ-PALACIOS & L. G. ROSS. 1991. The respiratory requirements of *Macrobrachium acanthurus* (Weigman) at different temperatures and salinities. *Aquaculture*, 93: 191-197.
- GAUMET, F., G. BOEUF, A. SEVERE, A. LE ROUX & N. MAYER-GOSTAN. 1995. Effects of salinity on the ionic balance and growth of juvenile turbot. *J.Fish Biol.*, 47: 865-876.
- GERALD, J.W. & J.J.Jr. CECH. 1970. Respiratory responses of juvenile catfish (*Ictalurus punctatus*) to hypoxia conditions. *Physiol.Zool.*, 43:47-54.
- GERKING, S.D. 1971. Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish. *Physiol.Zool.*, 44: 9-19.
- GLASS, N.R. 1969. Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fishes. *J.Fish.Res.Board Can.*, 26: 2643-2650.
- GOOLISH, E.M. & ADELMAN, I.R. 1984. Effects of ration size and temperature on the growth of juvenile common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquaculture*, 36 : 27-35.
- GROSS, C., E.W. ROELOFS & P.O.FROMM. 1965. Influence of photoperiod on growth of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J.Fish.Res.Board Can.*, 22: 1379-1386.
- GUINEA, J. 1993. Relaciones entre alimentación y metabolismo energético en lisas (Pisces: Mugilidae) y en la dorada (*Sparus aurata*). Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 236pp.
- GUINEA, J. & FERNÁNDEZ, F. 1991. The effect of SDA, temperature and daily rhythm on the energy metabolism of the mullet *Mugil saliens*. *Aquaculture*, 97: 353-364.
- GUINEA, J. & FERNÁNDEZ, F. 1997. Effect of feeding frequency, feeding level and temperature on energy metabolism in *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 148: 125-142.

H

- HALL, F.G., 1929. The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes. *Am.J.Physiol.*, 88: 212-218.
- HAMADA, A. & MAEDA, W. 1983. Oxygen uptake due to specific dynamic action of the carp, *Cyprinus carpio*. *Jpn.J.Limnol.*, 44: 225-239.

- HANDELAND, S.O., Å. BERGE, B.Th. BJÖRNSSON & S.O. STEFANSSON. 1998. Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquaculture*, 168: 289-302.
- HEATH, A.G. 1972. A critical comparison of methods for measuring fish respiratory movements. *Water Res.*, 6: 1-7.
- HEATH, A.G. 1987. Environmental hypoxia. En: *Water Pollution and Fish Physiology*. Heath, A.G. Ed. CRC Press, Inc. Florida. pp: 13-30.
- HEATH, A.G. 1990. *Water Pollution and Fish Physiology*. Boca Ratón, FL: CRC Press. 245pp.
- HELDT, H. 1948. Études sur le Thon, la daurade et le muge. *Bull.Stat.Ocean. de Salammbô*, 1: 1-40.
- HEPHER, B. 1988. *Nutrition of pond fishes*. Cabridge University Press, Cambridge.
- HERRMANN, R.B., C.E. WARREN & P. DOUDOROFF. 1962. Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile coho salmon. *Trans.Amer.Fish.Soc.*, 91: 155-167.
- HETTLER, W.F. 1976. Influence of temperature and salinity on routine metabolic rate and growth of young Atlantic menhaden. *J.Fish Biol.*, 8 : 55-65.
- HEUSNER, A., KAYSER, C., MARX, C., STUSSI, T. & HARMELEIN, M.L. 1963. Relation entre le poids et la consommation d'oxygene II. Etude intraspecificque chez le poisson. *C.r.Séanc.Soc.Biol.*, 157: 1-64.
- HICKMAN, C.P.Jr. 1959. The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Can.J.Zool.*, 37: 997-1060.
- HIPKINS, S.F. & D.G. SMITH. 1983. Cardiovascular events associated with spontaneous apnea in the Australian short finned eel (*Anguilla australis*). *J.Exp.Zool.*, 227: 339-348.
- HOGMAN, W.J. 1968. Annulus formation on scale of four species of coregonids reared under artificial conditions. *J.Fish.Res.Board Can.*, 25: 2111-2122.
- HOLETON, G.F. 1980. Oxygen as an environmental factor of fishes. En: *Environmental Physiology of fishes* (Ali, M.A., Ed.). London: Plenum Press. pp: 7-32
- HOLETON, G.F. & RANDALL, D.J. 1967. The effect of hypoxia upon de partial pressure of gases in the blood and water afferent and efferent to the gills of rainbow trout. *J.Exptl.Biol.*, 64: 317-327.
- HOLMES, W.N. & E.M. DONALDSON. 1969. The body compartments and the distribution of electrolytes. En: *Fish Physiology* (W.S.Hoar & D.J.Randall, Eds.). Academic Press, New York. Vol. I: 1-90.
- HOSS, D.S. & D.S. PETUS. 1976. Respiratory adaptations in fishes. Pp. 65. En: *Estuarine Processes - Uses, Stresses and Adaptations to the Estuary* (M.Wiley, Ed.). Vol. I, Academic Press, New York.
- HOULIHAN, D.F., S.J. HALL, C. GRAY & B.S. NOBLE. 1988. Growth rates and protein turnover in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Can.J.Fish Aquat.Sci.*, 45: 951-964.
- HUGUES, G.M. 1973. Respiratory responses to hypoxia in fish. *American Zoologist*, 13: 475-489.

V. Bibliografía

- HUGUES, G.M. 1981. Effects of low oxygen and pollution on the respiratory systems of fish. En : *Stress and Fish* (A.D. Pickering, Eds.). Academic Press, N.Y. pp : 121-146.
- HUNTSMAN, A.G. & HOAR, W.S. 1939. Resistance of Atlantic salmon to sea water. *J.Fish.Res.Bd.Can.*, 4: 409-411.
- HUTCHISON, S. & L.E. HAWKINS. 1990. The influence of salinity on water balance in 0-group flounders, *Platichthys flessus* (L.). *J.Fish Biol.*, 36: 751-764.

I

- INNES, A.J. & R.M.G.WELLS. 1985. Respiration and oxygen transport functions of the blood from an intertidal fish, *Helcogramma medium* (Tripterygiidae). *Environmental Biology of Fishes*, 14: 213-226.
- IP, Y.K.; LEE, C.G.L., LOW, W.P. & LAM T.J. 1991. Osmoregulation in the mudskipper, *Boleophthalmus boddarti*. I. Responses of branchial cation activated and anion stimulated adenosine triphosphatases to changes in salinity. *Fish Physiology and Biochemistry*, 9: 63-68.

J

- JOB, S.V. 1955. The oxygen consumption of *salvelinus fontinalis*. *Univ.Toronto Stud.Biol.Ser.*, 61 : 1-39.
- JOB, S.V. 1959. The metabolism of *Plotosus anguillaris* in different concentrations of salt and oxygen in the medium. *Proc.Indian.Acad.Sci.*, 50 B(5): 267-288.
- JOB, S.V. 1969a. The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostii). I. The effect of size, temperature and salinity. *Mar.Biol.*, 2: 121-126.
- JOB, S.V. 1969b. The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostii). II. The effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. *Mar.Biol.*, 3: 222-226.
- JOBLING, M. 1980. Gastric evacuation in plaice (*P.platessa*), effects of temperature and fish size. *J.Fish.Biol.*, 17: 547-551.
- JOBLING, M. 1981. The influence of feeding on the metabolic rate in fishes: a short review. *J.Fish Biol.*, 18: 385-400.
- JOBLING, M. 1982. A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.*, 20: 501-516.
- JOBLING, M. 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J.Fish Biol.*, 23: 549-555.
- JOBLING, M. 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. En: *Fish Ecophysiology*. (J.C.Rankin & F.B.Jensen, Eds.). Chapman and Hall, London. pp.1-44.

- JOBLING, M. 1994. Respiration and metabolism. En: *Fish Bioenergetics*. (M.Jobling Editor) London: Chapman & Hall. pp: 121-145.
- JOBLING, M. 1995. Osmotic and ionic regulation - water and salt balance. En: *Environmental Biology of Fishes*. (M.Jobling Editor) London: Chapman & Hall. pp: 211-249.
- JOBLING, M. & DAVIES, P.S. 1980. Effect of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.*, 16: 629-638.

K

- KADMON, G., H. GORDIN & Z. YARON. 1985. Breeding-related growth of captive *Sparus aurata* (Teleostei, Perciformes). *Aquaculture*, 46: 299-305.
- KANUNGO, M.S. & C.L. PROSSER. 1959. Physiological and biochemical adaptation of goldfish to cold and warm temperatures. I. Standard and active oxygen consumptions of cold- and warm-acclimated goldfish at various temperatures. *J.Cell.Comp.Physiol.*, 54: 259-263.
- KAUFMANN, R. & WIESER, W. 1992. Influence of temperature and ambient oxygen on the swimming energetics of cyprinid larvae and juveniles. *Environ.Biol.Fish.*, 33: 87-95.
- KINNE, O. 1960. Growth, food intake, and food conversion in a euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol.Zool.*, 33 : 288-317.
- KIRSCHNER, L.B. 1993. The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypo-osmotic fishes. *J.Exper.Zool.*, 267: 19-26.
- KIRSCHNER, L.B. 1995. Energetics of osmoregulation in fresh water vertebrates. *J.Exp.Biol.*, 271: 243-252.
- KLAUDATOS, S.D. & A.J. CONIDES. 1996. Growth, food conversion, maintenance and long-term survival of gilthead sea bream, *Sparus auratus* L., juveniles after abrupt transfer to low salinity. *Aquaculture Research*, 27: 765-774.
- KLEIBER, M. 1961. *The fire of life. An introduction to animal energetics*. J.Wiley & Sons, New York. 454 p.
- KOSTECKI, P.T. 1979. Energy expenditure for osmoregulation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Michigan Academician* XII, 155-166.
- KRALJEVIC, M., J. JUG-DUJAKOVIC & J. DULCIC. 1994. Some effects of salinity on survival of early developmental stages of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Acta Adriat.*, 35(1-2): 37-44.
- KREBS, H.A. 1964. The metabolic fate of amino acids. En: *Mammalian Protein Metabolism* (H.Munro & J.B.Allison, Eds.) Vol.I. London: Academic Press.
- KUTTY, M.N. 1968. Respiratory quotients in goldfish and rainbow trout. *J.Fish.Res.Bd.Can.*, 25: 1689-1728.

V. Bibliografía

L

- LABAT, R. 1966. Electrocardiologie chez les poissons teleostéens: influence de quelques facteurs écologiques. *Ann.Limnol.*, 2: 1-175.
- LE-BRETON, A.D. 1994. Marine fish breeding in the Mediterranean: Rearing techniques, actual situation and prospects. *Rec.Med.Veter.de l'Ecole d'Alfort.*, 170: 121-128.
- LEGROW, S.M. & F.W.H. BEAMISH. 1986. Influence of dietary protein and lipid on apparent heat increment of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, 43: 19-25.
- LEMARIE, G., E. GASSET, D. CAM, & E. DE LA FONCHAIS. 1992. Models of oxygen consumption for seabass *Dicentrarchus labrax* and seabream *Sparus auratus*. *Ichthyophysiol.Acta*, 15: 55-68.
- LEZAMA, E. & J. GUENTHER. 1992. The routine metabolism of the guapote, *Cichlasoma managuense* (Guenther, 1869), related to body weight and temperature. *J.Fish Biol.*, 41: 373-380.
- LIAO, P.B. 1971. Water requirements of salmonids. *Prog.Fish-Cult.*, 33(4): 210-215.
- LIKONGWE, J.S., T.D. STECKO, J.R. STAUFFER Jr. & R.F. CARLINE. 1996. Combined effects of water temperature and salinity on growth and feed utilization of juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus). *Aquaculture*, 146: 37-46.
- LOMHOLT, J.P. & K. JOHANSEN. 1979. Hypoxia acclimation in carp - how it affects O₂ uptake, ventilation and O₂ extraction from water. *Physiol.Zool.*, 52: 38-49.
- LUCAS, M.C. & I.G. PRIEDE. 1992. Utilization of metabolic scope in relation to feeding and activity by individual and grouped zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan). *J.Fish Biol.*, 41: 175-190.
- LUMARE, F. & VILLANI, P. 1973. Maturità sessuale indotta e fecondazione artificiale in *Sparus aurata* (L.). *Inv.Pesq.* 37: 57-71.
- LUTNESKY, M.M.F. & J.P. SZYPER. 1990. Respiratory and Behavioral Responses of Juvenile Dolphin Fish to Dissolved Oxygen Concentration. *The Progressive Fish-Culturist*, 52: 178-185.
- LYNDON, A.R., D.F. HOULIHAN & S.J. HALL. 1992. The effect of short-term fasting and a single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod *Gadus morhua*. *J.Comp.Physiol.*, 162B: 209-215.

M

- MACEINA, M.J., F.G. NORDLIE & J.V. SHIREMAN. 1980. The influence of salinity on oxygen consumption and plasma electrolytes in grass carp *Clenopharygodon idella*. *J.Fish Biol.*, 16: 613-619.

- MAGNUSON, J. 1962. An analysis of aggressive behavior, growth, and competition for food and space in medaka (*Oryzias latipes* (Pisces, Chprinodontidae)). *Can.J.Zoology*, 40: 313-363.
- MANCERA, J.M., P. FERNANDEZ-LLEBREZ, J.M. GRONDONA & J.M. PEREZ-FIGARES. 1993. Influence of environmental salinity on prolactin and corticotropic cells in the gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Gen.Comp.Endocrinol.*, 90(2): 220-231.
- MANCERA, J.M., P. FERNANDEZ-LLEBREZ & J.M. PEREZ-FIGARES. 1995. Effect of decreased environmental salinity on growth hormone cells in the gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *J.Fish Biol.*, 46(3): 494-500.
- MARAIS, J.F.K. 1978. Routine oxygen consumption of *Mugil cephalus*, *Liza dumerilii* and *L. Richardsoni* at different temperatures and salinities. *Mar.Biol.*, 50: 9-16.
- MARINARO, G. 1973. Sur les oeufs de Sparidés méditerranéens. *Rapp.Comm.Int.Mer Médit.*, 21: 769-771.
- MARVIN, D.E. & D.T. BURTON. 1973. Cardiac and respiratory responses of rainbow trout, bluegills, and brown bullhead catfish during rapid hypoxia and recovery under normoxic conditions. *Comp.Biochem.Physiol.*, 46A : 755-765.
- MARVIN, D.E. & A.C. HEATH. 1968. Cardiac and respiratory responses to gradual hypoxia in three ecologically distinct species of fresh-water fish. *Comp.Biochem.Physiol.*, 27 : 349-355.
- MCCORMICK, S.D. 1995. Hormonal control of gill Na⁺, K⁺ -ATPase and chloride cell function. En: *Cellular and molecular approaches to fish ionic regulation*. Wod, C.M. & Shuttleworth, T.J. Eds. pp: 285-315. Academic Press.
- MCCORMICK, S.D., R.L. SAUNDERS & A.D. McINTYRE. 1989. The effect of salinity and ration level on growth rate and conversion efficiency of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) smolts. *Aquaculture*, 82: 173-180.
- McKAY, L.R. & B. GJERDE. 1985. The effect of salinity on growth of rainbow trout. *Aquaculture*, 82: 325-331.
- McLEAN, W.E., J.O.T. JENSEN & D.F. ALDERDICE. 1993. Oxygen consumption rates and water flow requirements of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the fish culture environment. *Aquaculture*, 109: 281-313.
- MICALE, V. & F. PERDICHIZZI. 1990. Gonadal responsiveness to photoperiod extension in captivity-born *Sparus aurata* (L.) during the male phase. *Boll.Zool.*, 57: 21-26.
- MILTON, P. 1971. Oxygen consumption and osmoregulation in shanny, *Blennius pholis*. *J.Mar.Biol.Assoc.United Kingdom*, 51: 247-265.
- MORGAN, J.D. & G.K. IWAMA. 1991. Effects of salinity on growth, metabolism, and ion regulation in juvenile rainbow and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) and fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, 48: 2083-2094.

V. Bibliografía

- MORRIS, D.J. & A.W. NORTH. 1984. Oxygen consumption of five species of fish from South Georgia. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 78: 75-86.
- MOSER, M.L. 1985. Effects of salinity fluctuations on juvenile estuarine fish. *Estuaries*, 8: 9A.
- MOSER, M.L. & L.R. GERRY. 1989. Differential effects of salinity changes on two estuarine fishes, *Leiostomus xanthurus* and *Micropogonias undulatus*. *Estuaries*, 12: 35-41.
- MOSER, M.L. & W.F. HETTLER. 1989. Routine metabolism of juvenile spot, *Leiostomus xanthurus* (Lacépède), as a function of temperature, salinity and weight. *J.Fish Biol.*, 35: 703-707.
- MOSER, M.L. & J.M. MILLER. 1994. Effects of salinity fluctuation on routine metabolism of juvenile spot, *Leiostomus xanthurus*. *J.Fish Biol.*, 45: 335-340.
- MOSER, M.L, ROSS, S.W. & K.J. SULAK. 1996. Metabolic responses to hypoxia of *Lycenchelys verrilli* (wolf eelpout) and *Glyptocephalus cynoglossus* (witch flounder): sedentary bottom fishes of the Hatteras/Virginia Middle Slope. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*, 144: 57-61.
- MUIR, B.S. & A.J. NIIMI. 1972. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Khulia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. *J.fish res.Board Can.*, 29: 67-77.
- MUIR, B.S., G.J.NELSON & K.W. BRIDGES. 1965. A method for measuring swimming speed in oxygen consumption studies on the aholehole, *Kuhlia sandvicensis*. *Trans.Amer.Fish.Soc.*, 90: 323-327.
- MULLER-FEUGA, A. J.PETIT & J.J.SABAUT. 1978. The influence of temperature and wet weight on the oxygen demand of rainbow trout (*Salmo gairdneri* R) in fresh water. *Aquaculture*, 14: 355-363.

N

- NAMMALWAR, P. 1977. Influence of temperature and salinity on oxygen consumption in *Tilapia mossambica* (Peters) in portonovo waters. *Sci.Cult.*, 43(5): 226-228.
- NATOCHIN, Y.V. & E.A. LAVROVA. 1974. The influence of salinity and stage in life history on ion concentration of blood serum. *J.Fish Biol.*, 6: 545-555.
- NAVARRO, I & GUTIERREZ, J. 1993. Respiración y excreción. En: *Acuicultura Marina: Fundamentos biológicos y tecnología de la producción* (Coord. F. Castelló Orvay). Publicacions Universitat de Barcelona. Barcelona. pp: 293-309.
- NEILL, W.H. & J.D. BRYAN. 1991. Responses of fish to temperature and oxygen, and response integration through metabolic scope. In: *Aquaculture and Water Quality, Advances in World Aquaculture*. (Brune, D.E. and Tomasso, J.R., Eds.) The World Aquaculture Society, Baton Rouge, pp. 30-57.

- NEILL, W.H., J.M. MILLER, H.W. Van Der VEER & K.O. WINEMILER. 1994. Ecophysiology of marine fish recruitment: a conceptual framework for understanding interannual variability. *Neth.J.Sea Res.*, 32: 135-152.
- NIKINMAA, M. & A. SALAMA. 1998. Oxygen Transport in Fish. En: *Fish Respiration*. S.F.Perry & B.Tufts, Eds. Academic Press. USA. Pp: 141-184.
- NONNOTTE, G. & J.P. TRUCHOT. 1990. Time course of extracellular acid-base adjustments under hypo- or hypertonic conditions in the euryhaline fish *Platichthys flessus*. *J.Fish Biol.*, 36: 181-190.
- NONNOTTE, G., V. MAXIME, J.P. TRUCHOT, P. WILLIOT & C. PEYRAUD. 1993. Respiratory responses to progressive ambient hypoxia in the sturgeon, *Acipenser baeri*. *Respiration Physiology*, 91 : 71-82.
- NORDLIE, F.G. 1978. The influence of environmental salinity on respiratory oxygen demands in the euryhaline teleost, *Ambassis interrupta* Bleeker. *Comp.Biochem.Physiol.*, 59A :271-274.
- NORDLIE, F.G., S.J. WALSH, D.C. HANEY & T.F. NORDLIE. 1991. The influence of ambient salinity on routine metabolism in the teleost *Cyprinodon variegatus* Lacepede. *J.Fish Biol.*, 38: 115-122.
- NORDLIE, F.G. & C.W. LEFFLER. 1975. Ionic regulation and the energetics of osmoregulation in *Mugil cephalus* Lin. *Comp.Biochem.Physiol.*, 51A: 125-131.
- NORDLIE, F.G., W.A. SZELISTOWSKI & W.C. NORDLIE. 1982. Ontogenesis of osmotic regulation in the striped mullet, *Mugil cephalus* L. *J.Fish Biol.*, 20: 79-86.
- NORDLIE, F.G., S.J. WALSH, D.C. HANEY & T.F. NORDLIE. 1991. The influence of ambient salinity on routine metabolism in the teleost *Cyprinodon variegatus* Lacepede. *J.Fish Biol.*, 38: 115-122.

O

- OIKAWA,S. & Y. ITAZAWA. 1985. Gill and body surface areas of the carp in relation to body mass, with specific reference to the metabolism-size relationship. *J.Exper.Biol.*, 117: 1-14.
- OIKAWA,S., Y. ITAZAWA & M. GOTOH. 1991. Ontogenic change in the relationship between metabolic rate and body mass in a sea bream *Pagrus major* (Temminck & Schlegel). *J.Fis Biol.*, 38: 483-496.
- OIKAWA,S., M. TAKEMORI & Y. ITAZAWA. 1992. Relative growth of organs and parts of a marine teleost, the porgy, *Pagrus major*, with special reference to the metabolism-size relationship. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39: 243-249.
- OTT, M.E., N. HEISLER & G.R. ULTSCH. 1980. A re-evaluation of the relationship between temperature and the critical oxygen tension in freshwater fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 337-340.

V. Bibliografía

P

- PALOHEIMO, J.E. & L.M. DICKIE. 1966. Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J.Fish.Res.Board Can*, 23: 869-908.
- PARRY, G. 1960. The development of salinity tolerance in the salmon, *Salmo salar* L. And some related species. *J.Exptl.Biol.*, 37: 425-434.
- PARRY, G. 1966. Osmotic adaptation in fishes. *Biol.Rev.*, 41: 392-444.
- PASCUAL, E., M. YUFERA & A. POLO. 1989. Efecto del fotoperíodo sobre la puesta de dorada, *Sparus aurata*. *Acuicultura Intermareal*. M. Yúfera (Ed.) Inst.Cien.Mar.Andalucía, Cádiz: 237-242.
- PAUL, A.J., J.M. PAUL & R.L. SMITH. 1990. Rates of oxygen consumption of wellowfin sole (*Limanda aspera* (Pallas)) relative to body size, food intake, and temperature. *Journal du Conseil, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47: 205-207.
- PETERSEN, J.K. & L. PIHL. 1995. Responses to hypoxia of plaice, *Pleuronectes platessa*, and dab, *Limanda limanda*, in the south-east Kattegat: distribution and growth. *Environ.Biol.Fish*, 43: 311-321.
- PETERSEN, J.K. & G.I. PETERSEN. 1990. Tolerance, behaviour and oxygen consumption in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), exposed to hypoxia. *J.Fish Biol.*, 37: 921-933.
- PETERSON, M.S. & R.G. GILMORE. 1991. Eco-physiology of juvenile snook *Centropomus undecimalis* (Bloch): life-history implications. *Bull.Mar.Sci.*, 48: 46-57.
- PEYRAUD, C. & A. SERFATY. 1964. Le rythme respiratoire de la carpe (*Cyprinus carpio* L.) et ses relations avec le taux de l'oxygène dissous dans le biotope. *Hydrobiologia*, 23: 165-178.
- PITT, R., O. TSUR & H. GORDIN. 1977. Cage culture of *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 11: 285-296.
- PORTER, C. 1980. Cage culture of gilthead seabream (*Sparus aurata*) in the Gulf of Elat (Aqaba) 1976-1978. *Etud.Rev.C.G.P.M.*, 57: 1-10.
- PREEZ, H.M., W. STRYDOM & P.E.D. WINDER. 1986. Oxygen consumption of two marine teleosts *Lithognatus mormyrus* (Linnaeus, 1758) and *Lithognatus lithognatus* (Cuvier, 1830) (Teleostei: Sparidae). *Comp.Biochem.Physiol.*, 85B: 313-331.

Q

- QUANTZ, G. & A. TANDLER. 1984. The effect of weight and environmental temperature on the oxygen consumption of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae. En: *Research on Aquaculture* (H. Rosenthal & S. Sarig Editors). European Mariculture Society, Special Publication, n° 8: 229-239.

R

- RANDALL, D.J. 1970. Gas exchange in fish. In: *Fish Physiology*. Vol.IV. pp: 253-292. (Eds. Hoar, W.D. & D.J. Randall) Academic Press, New York & London.
- RANDALL, D.J. 1982. The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *J.Exptl.Biol.*, 100: 275-288.
- RANDALL, D.J. 1993. The regulation of breathing in aquatic vertebrates. En: *The Vertebrate Gas Transport Cascade. Adaptations to Environment and Mode of Life*. (Bicudo, J-E-P-W-, Ed.), pp: 54-59. Boca Raton, FL: CRC Press.
- RANDALL, D., W. BURGGREN & K. FRENCH. 1998. *Eckert. Fisiologia Animal. Mecanismos y Adaptaciones*. McGraw-Hill, Interamericana. 790 pp.
- RANTIN, F.T. & K. JOHANSEN. 1984. Responses of the teleost *Hoplias malabaricus* to hypoxia. *Environ.Biol.Fishes*, 11: 21-228.
- RANTIN, F.T. & M.N. FERNANDES. 1986. Responses of the teleost *Hoplias lacerdae* to hypoxia: critical oxygen tension, gill ventilation, extraction and ventilatory requirement. *Comparative Physiology of Environmental Adaptations. 8th Conf.ESCPB*, Strasbourg, France, Abstracts p. 163.
- RANTIN, F.T, A.L. KALININ, M.G. GLASS & M.N. FERNANDES. 1992. Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*). *J.Fish.Biol.*, 141: 805-812.
- RANTIN, F.T, M.G. GLASS, A.L. KALININ, R.M.M. VERZOLA & M.N. FERNANDES. 1993. Cardio-respiratory responses in two ecologically distinct erythrinids (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*) exposed to graded environmental hypoxia. *Environ. Biol. Fishes*, 36: 93-97.
- RAO, G.M.M. 1968. Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity. *Can.J.Zool.*, 46 : 781-785.
- RAO, G.M.M. 1971. Influence of activity and salinity on the weight-dependent oxygen consumption of the rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Marine Biology*, 8: 205-212.
- REFSTIE, T. & A. KITTELSEN. 1976. Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *Aquaculture*, 8: 319-326.
- REQUENA, A., J. FERNANDEZ-BORRAS, I. MARIMON, J. BLASCO & J. PLANAS. 1993. The effects of temperature and salinity on growth, indexes and organ composition of the gilthead sea bream, *Sparus aurata* L. World Aquaculture'93. Torremolinos, España. Mayo 1993.
- REQUENA, A., J. FERNANDEZ-BORRAS & J.PLANAS. 1997. The effects of a temperature rise on oxygen consumption and energy budget in gilthead sea bream. *Aquacult.Internat.*, 5: 415-426.

V. Bibliografía

- RICHARDS, F.P., W.W. REYNOLDS & R.W. McCAULEY. 1977. Temperature preference studies in environmental impact assesments: an overview with procedural recommendations. *J.Fish.Res.Board Can.*, 34: 729-761.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull.Fish.Res.Bd.Can.*, 191: 381pp.
- RICKER, W.E. 1979. Growth Rates and Models. En: *Fish Physiology*. Vol. 8 (W.S. Hoar, D.J. Randall & J. Brett, Ed.). Academic Press, New York and London. pp: 677-743.
- ROCHE, H., K. CHARR & G. PÉRÈS. 1989. The effect of a gradual decrease in salinity on the significant constituents of tissue in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* Pisces). *Comp.Biochem. Physiol.*, 93 A: 785-789.
- RON, B., S.K. SHIMODA, G.K. IWAMA & E.G. GRAN. 1995. Relationships among ration, salinity, 17- α methyltestosterone and growth in the euryhaline tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Aquaculture*, 135: 185-193.
- RUEDA, F.M., J.M. SORIA, F.J.MARTINEZ & S. ZAMORA. 1995. Efecto de la alimentación sobre el patrón de consumo de oxígeno de la lubina. En: *Actas del Vº Congreso Nacional de Acuicultura*. St.Carles de la Ràpita, Mayo'95 (F.Castelló & A.Calderer, Eds.) Public.U.B., Barcelona. pp: 623-628.

S

- SATCHELL, G.H. 1960. The reflex co-ordination of the heart beat with respiration in the dogfish. *J.Exptl.Biol.*, 37: 719-731.
- SCHALLES, J.F. & T.E. WISSING. 1976. Effects of dry pellet diets on the metabolic rates of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J.Fish.Res.Board Can.*, 33: 2443-2449.
- SCHMIT-NIELSEN, K., 1983. Fisiología Animal. Adaptación y Medio Ambiente. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 499 pp.
- SCHRECK, C.B. & P.B. MOYLE. 1990. *Methods for fish Biology* (Schreck & Moyle, Eds.). American Fisheries Society. Bethesda, MD. 684 pp.
- SCHURMANN, H. & J.F. STEFFENSEN. 1992. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *J.Fish Biol.*, 41: 927-934.
- SCHURMANN, H. & J.F. STEFFENSEN. 1997. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod. *J.Fish Biol.*, 50: 1166-1180.
- SCHURMANN, H., G. CLAIREAUX & H. CHARTOIS. 1998. Changes in vertical distribution of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) during a hypoxic episode. En: *Advances in Invertebrates and Fish*

-
- Telemetry*. pp: 207-213. J.P.Lagardère, M.L.Bégout & G.Claireaux (Eds.). Developments in Hydrobiology Series, Kluwer, Dordrecht.
- SHAW, H.M., R.L. SAUNDERS & H.C. HALL. 1975. Environmental salinity : its failure to influence growth of atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *J.Fish Res.Board Can.*, 32 : 1821-1824.
- SHELTON, G. & D.J. RANDALL. 1962. The relation between heart beat and respiration in teleost fish. *Comp.Biochem.Physiol.*, 7 : 237-250.
- SMIRNOV, B.P., I.A. BARYBINA & L.B. KLYASHTORIN. 1987. Relationship between standard metabolism and temperature in juvenile Pacific salmon. *J.Ichthyol.*, 27: 15-22.
- SMITH, M.A.K. & A. THORPE. 1976. Nitrogen metabolism and trophic input in relation to growth in freshwater and salt water. *Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woods Hole*, 150 : 139-151.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- SOOFIANI, N.M. & A.D. HAWKINS. 1982. Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J.Fish Biol.*, 21: 577-592.
- SOOFIANI, N.M. & I.G. PRIEDE. 1985. Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J.Fish Biol.*, 26: 127-138.
- STAUFFER, G.D. 1973. A growth model for salmonids reared in hatchery environments.
- STAUFFER, J.R.Jr. 1986. Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters). *Water Resour.Bull.*, 22: 205-208.
- STEEL, G.D. & J.H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill, New York.
- STEFFENSEN, J.F. 1989. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiol.Biochem.*, 6: 49-59.
- STEFFENSEN, J.F. 1993. Ventilatory and respiratory responses in fish: adaptations to the environment. En: *The Vertebrate Gas Transport Cascade: Adaptations to Environment and Mode of Life*. (Bicudo, J-E-P-W-, Ed.), pp: 60-71. Boca Raton, FL: CRC Press.
- STEFFENSEN, J.F., J.P. LOMHOLT & K. JOHANSEN. 1982. Gill ventilation and O₂ extraction during graded hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder (*Platichthys flesus*) and the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Env.Biol.Fish.*, 7: 157-163.
- STEVENS, E.D. & D.J. RANDALL. 1967. Changes in the gas concentrations in blood and water during moderate swimming activity in rainbow trout. *J.Exp.Biol.*, 46: 329.
- STEWART, N.E., D.L. SHUMWAY & P. DOUDOROFF. 1967. Influence of oxygen concentration on growth of juvenile largemouth bass. *J.Fish.Res.Board Can.*, 24: 475-494.
- SUAU, P. & J. LÓPEZ. 1976. Contribución al estudio de la dorada, *Sparus aurata* L. *Inv.Pesq.*, 40: 169-199.

V. Bibliografía

- SUSANTO, G.N. & M.S. PETERSON. 1996. Survival, osmoregulation and oxygen consumption of YOY coastal largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede) exposed to saline media. *Hydrobiologia*, 323: 119-127.
- SZYPER, J.P. & M.M.F. LUTNESKY, 1991. Ventilation Rate and Behavioral Responses of Juvenile Mahimahi to Temperature and Salinity. *The Progressive Fish-Culturist*, 53: 166-172.

T

- TANDLER, A. & F.W.H. BEAMISH. 1981. Apparent specific dynamic action (SDA), fish weight and level of caloric intake in largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Aquaculture*, 23: 231-242.
- TANDLER, A. & F.W.H. BEAMISH. 1979. Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacépède. *J.Fish Biol.*, 14: 343-350.
- TANDLER, A., F.A. ANAV & I. CHOSHNIK. 1995. The effect of salinity on growth rate, survival and swimbladder inflation in gilthead seabream, *Sparus aurata*, larvae. *Aquaculture*, 135: 343-353.
- TARR, R.J.Q. & B.J. HILL. 1978. Oxygen consumption, food assimilation and energy content of southern african elvers (*Anguilla* sp.). *Aquaculture*, 15: 141-150.
- THETMEYER, H., U. WALLER, K.D. BLACK, S. INSELMANN & H. ROSENTHAL. 1999. Growth of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under hypoxic and oscillating oxygen conditions. *Aquaculture*, 174: 355-367.
- THURSTON, R.V., J.R. PHILLIPS, R.C. RUSSO & S.M. HINKINS. 1981. Increased toxicity of ammonia to rainbow trout, *Salmo gairdneri*, resulting from reduced concentrations of dissolved oxygen. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, 38: 983-988.
- TORT, L., P. LANDRI & J. ALTIMIRAS. 1994. Physiological and metabolic changes of sea bream *Sparus aurata* to short-term acclimation at low salinity. *Comp.Biochem.Physiol (A)*, 108(1): 75-80.
- TOWLE, D.W., GILMAN, M.E. & HEMPEL, J.D. 1977. Rapid modulation of gill Na⁺ +K⁺-dependent ATPase activity during acclimation of the killifish *Fundulus heteroclitus* to salinity change. *J.Exp.Zool.*, 202: 179-186.
- TYTLER, P. & P. CALOW. 1985. *Fish Energetics: New Perspectives*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, 349 pp.

V

- VAHL, O. & J. DAVENPORT. 1979. Apparent specific dynamic action of food in the fish, *Blennius pholis*. *Mar.Biol.Prog.Ser.*, 1: 109-113.

- VETTER, R.D., E.A. LYNN, M. GARZA & A.S. COSTA. 1994. Depth zonation and metabolic adaptation in Dover sole, *Microstomus pacificus*, and other deep-living flatfishes: factors that affect the sole. *Mar.Biol.*, 120: 145-159.
- VILLANI, P. 1976. Allevamento larvale di orata (*Sparus aurata*, L.) riprodotta in condizioni artificiali di laboratorio. *Arch.Oceanogr.Limnol.*, 18 suppl., 3, 78.
- VonOERTZEN, J.A. 1984. Influence of steady-state and fluctuating salinities on the oxygen consumption and activity of some brackish water shrimps and fishes. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 80: 29-46.
- VonOERTZEN, J.A. 1985. Resistance and capacity adaptation of juvenile silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) to temperature and salinity. *Aquaculture*, 44: 321-332.

W

- WALLER, U. 1992. Factors influencing routine oxygen consumption in turbot, *Scophthalmus maximus*. *J.Appl.Ichthyol.*, 8: 62-71.
- WANG, J.Q., H. LUI, H. PO & L. FAN. 1997. Influence of salinity on food consumption, growth and energy conversion efficiency of common carp (*Cyprinus carpio*) fingerlings. *Aquaculture*, 148: 115-124.
- WATANABE, W.O., D.H. ERNST, M.P. CHASAR, R.I. WICKLUND & B.L. OLLA. 1993. The effects of temperature and salinity on growth and feed utilization of juvenile, sex-reversed male Florida red tilapia cultured in a recirculating system. *Aquaculture*, 112: 309-320.
- WEDEMEYER, G.A. & D.J. McLEAY. 1981. Methods for determining the tolerance of fishes to environmental stressors. En: *Stress and Fish* (A.D. Pickering Eds.). Academic Press, New York. pp: 247-275.
- WESTERS, H. & K.M. PRATT. 1977. Rational design of hatcheries for intensive salmonid culture, based on metabolic characteristics. *Progressive Fish-Culturist*, 39: 157-165.
- WHITWORTH, W.R. 1968. Effects of diurnal fluctuations of dissolved oxygen on the growth of brook trout. *Fish.es.Board Can.*, 25: 579-584.
- WINBERG, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Belorussian State University, Minsk. Traducido por *Fish.Res.Board Transl.Ser.*, 194: 251.
- WINBERG, G.G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish.Res.Bd.Can.Transl.Ser.*, Vol.194, 202pp.
- WOHLSCHLAG, D.E. & J.M. WAKEMAN. 1978. Salinity stresses, metabolic responses and distribution of the coastal spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Cont.mar.Sci.*, 21: 171-185.

V. Bibliografía

- WOO, N.Y.S. 1990. Metabolic and osmoregulatory changes during temperature acclimation in the red sea bream, *Chrysophrys major*, implications for its culture in the subtropics. *Aquaculture*, 37: 197-208.
- WOO, N.Y.S. & S.I. CHEUNG. 1980. Metabolic effects of starvation in the snakehead, *Ophiocephalus maculatus*. *Comp.Biochem.Physiol.*, 67A: 623-627.
- WOO, N.Y.S. & S.P. KELLY. 1995. Effects of salinity and nutritional status on growth and metabolism of *Sparus sarba* in a closed seawater system. *Aquaculture*, 135: 229-238.
- WOOTON, R. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London. 404 pp.
- WURTS, W.A., R.R. STICKNEY. 1993. Growth rates of juvenile red drum *Sciaenops ocellatus* reared on commercial salmon feed in fresh and salt water. *J.World Aquaculture Soc.*, 24: 422-424.

Y

- YAMAGISHI, H. 1969. Postembryonal growth and its variability of the three marine fishes with special reference to the mechanism of growth variation in fishes. *Res.Popul.Ecol.* (Kyoto), 11: 14-33.
- YEAGER, D.P. & G.R. ULTSCH. 1989. Physiological regulation and conformation: a BASIC program for the determination of critical points. *Physiological Zoology*, 62: 888-907.

Z

- ZANUY, S. & M. CARRILLO. 1985. Annual cycles of growth, feeding rate, gross conversion efficiency and hematocrit levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) adapted to two different osmotic media. *Aquaculture*, 44: 11-25.
- ZOHAR, Y. & H. GORDIN. 1979. Spawning kinetics in the gilthead sea-bream, *Sparus aurata* L. After low doses of human chorionic gonadotropin. *J.Fish Biol.*, 15: 665-670.
- ZOHAR, Y., R. BILLARD & C. WEIL. 1984. La reproduction de la daurade (*Sparus aurata*) et du bar (*Dicentrarchus labrax*): Connaissance du cycle sexuel et controle de la gametogenese et de la ponte. *L'Aquaculture du bar et des Sparides*, INRA PUBL.: 3-24.