

SUSCEPTIBILIDAD A DIVERSOS FACTORES ECOLOGICOS EXTREMOS,  
EN PECES DE LA PAMPASIA BONAERENSE,  
EN CONDICIONES DE LABORATORIO.

Trabajo de Tesis presentado para optar al  
título de Doctor en Ciencias Naturales  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata

-1988-

por

Sergio Enrique Gómez

Director: Lic. Raúl Horacio Arámburu

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

BIBLIOTECA

Inventario n° ..... 938 ..... Top : T 514  
Fecha de Ingreso ..... 22/8/88 .....  
Compra ..... Donación .....  
Librería ..... Precio .....

Este trabajo se dedica a  
Elsa, Nelly y Rubén.

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por el otorgamiento de las becas que permitieron realizar este trabajo.

A mi Director Raúl H. Arámburu por sus enseñanzas, confianza y apoyo permanente.

A mis Profesores Hugo L. López, Roberto C. Menni y Amalia M. Miquelarena por su constante estímulo y sus sensatas críticas.

A todos los integrantes del Laboratorio de Vertebrados de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) y a los miembros del Instituto de Limnología "Raúl A. Ringuelet" (UNLP) por su apreciada colaboración.

A mis colegas y amigos que con su apoyo hicieron más fácil y grata la realización de este trabajo: J. BARLA, G. BISBAL, J. CASCIOTTA, A. CIONE, E. CRESPO, V. CUSSAC, P. GOMEZ CARRILLO, R. IRIART, J. IWASZKIW, E. OTTURI, O. PADIN, L. PROTOGINO y O. VACCARO.

INDICE

I.INTRODUCCION.	1
I.1.Antecedentes.	2
I.2.Objetivos.	7
II.MATERIALES Y METODOS (parte general).	
II.1.Captura, transporte e identificación de ejemplares.	9
II.2.Mantenimiento, alimentación y enfermedades.	11
II.3.Equipos e instrumentos para experimentación.	
a.Acuarios de experimentación.	16
b.Control de temperatura y termómetros.	17
c.Cuba para gradientes de temperatura.	18
d.Técnica de aclimatación.	20
e.Equipo para respirometría y otros.	22
II.4.Definiciones, diseños experimentales y técnicas estadísticas.	23
-con dos tablas y dos figuras.	
III.METABOLISMO, NIVEL LETAL DE OXIGENO Y RESPIRACION AEREA.	
III.1.Introducción.	33
III.2.Materiales y métodos.	36
III.3.Resultados.	
a.Metabolismo.	39
b.Niveles letales de oxígeno disuelto.	39
c.Respiración aérea y sobrevivencia fuera del agua.	40
III.4.Conclusiones y discusión.	
a.Metabolismo.	43
b.Niveles letales de oxígeno disuelto.	45
c.Respiración aérea y sobrevivencia fuera del agua.	47
-con seis tablas y cinco figuras.	

## IV.LA INANICION COMO FACTOR LETAL.

IV.1.Introducción.	62
IV.2.Materiales y métodos.	65
IV.3.Resultados.	69
a.Relación largo-peso e índice de condición.	69
b.El tiempo de resistencia.	71
c.Tasa de disminución de peso.	73
IV.4.Conclusiones y discusión.	74
a.Relación largo-peso e índice de condición.	76
b.El tiempo de resistencia.	79
c.Tasa de disminución de peso.	82
-con nueve tablas y nueve figuras.	

V.SUSCEPTIBILIDAD DE ALGUNAS ESPECIES DE PECES A  
CONDICIONES EXTREMAS DE SALINIDAD.

V.1.Introducción.	104
V.2.Materiales y métodos.	107
V.3.Resultados.	109
V.4.Conclusiones y discusión.	112
-con ocho tablas y tres figuras.	

VI.LA TEMPERATURA COMO FACTOR LETAL Y ALGUNOS DE  
SUS EFECTOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO.

VI.1.Introducción.	129
a.Letalidad.	130
b.Comportamiento.	135
c.Antecedentes y objetivos.	137
VI.2.Materiales y métodos.	139
VI.3.Comportamiento en gradientes verticales de temperatura.	144

VI.4. Estudio comparativo de la susceptibilidad a temperaturas extremas.	
a. Temperaturas letales máximas en gradientes ascendentes (TL50').	148
b. TL50' en gradientes de distintas velocidades; efecto del tamaño corporal; experiencias de recuperación.	150
c. Descripción de la muerte por calor en algunas especies de peces.	155
d. Temperaturas letales mínimas en gradiente y bajo condiciones fijas.	161
VI.5. La tolerancia térmica en <u>Cnesterodon decemmaculatus</u> .	163
a. Zona de tolerancia térmica.	164
b. Velocidad de aclimatación; última temperatura letal.	168
c. Fotoperíodo; diferencias poblacionales.	171
VI.6. Conclusiones y discusión.	
a. Comportamiento.	177
b. Letalidad.	180
c. Tolerancia térmica en <u>Cnesterodon decemmaculatus</u> .	189
-con dieciseis tablas y dieciseis figuras.	
VII. DISTRIBUCION, FACTORES ECOLOGICOS Y CONCLUSIONES GENERALES.	
VII.1. Introducción.	232
VII.2. Distribución geográfica en la Provincia de Buenos Aires.	233
VII.3. Rangos de concentración de oxígeno, salinidad y temperatura.	237

VII.4.Mortandad por factores ambientales extremos.	246
VII.5.Conclusiones generales. -con cinco tablas y dos figuras.	250
VIII.RESUMEN.	
VIII.1.Introducción.	269
VIII.2.Materiales y métodos (parte general).	270
VIII.3.Metabolismo, nivel letal de oxígeno y respiración aérea.	272
VIII.4.La inanición como factor letal.	274
VIII.5.Susceptibilidad de algunas especies de peces a condiciones extremas de salinidad.	276
VIII.6.La temperatura como factor letal y algunos de sus efectos sobre el comportamiento.	279
VIII.7.Distribución, factores ecológicos y conclusiones generales.	283
IX.BIBLIOGRAFIA CITADA.	287

## I. INTRODUCCION.

En la Región Neotropical existen aproximadamente 2000 especies de peces de agua dulce, esta ictiofauna está ampliamente diversificada en cuanto a "tipos ecológicos" y ocupa una gran variedad de ambientes acuáticos; no obstante la información ecológica y fisiológica existente es relativamente escasa.

En el Río de la Plata se han registrado algo más de 140 especies de peces, pero solo 24 llegan a la Cuenca del Río Salado (RINGUELET, 1975); y se ha señalado que la pauperización íctica al Sur de esta cuenca se debe a que la temperatura y salinidad son factores limitantes para la dispersión de ciertas especies. Casi no hay trabajos experimentales a favor de esta hipótesis, y en general se han realizado muy pocos estudios ecofisiológicos en peces neotropicales tendientes a determinar la resistencia a factores letales o a condiciones ambientales extremas.

### I.1. Antecedentes.

Un animal no puede existir separadamente de su ambiente, los fisiólogos comparativos reconocen esta asociación e intentan describir y explicar los diversos mecanismos por los cuales los animales compensan las alteraciones ambientales. Paralelamente los ecólogos examinan esos mismos factores ambientales pero están mucho más interesados en la forma en que afectan a la distribución, éxito y abundancia de los organismos que en los procesos fisiológicos involucrados. La relación entre estas dos disciplinas y la Biogeografía es clara si se considera que los organismos con márgenes más amplios de tolerancia para todos los factores ambientales son los que tienen más probabilidades de es

tar extensamente distribuidos (ODUM, 1972: 116.

Fisioecología y Ecofisiología son términos que se han empleado para describir puntos de vista intermedios entre los nombrados (PIANKA, 1982: 72), y pueden ser empleados toda vez que la Ecología y Fisiología tengan objetivos comunes; tal como lo señala HOAR (1978: 332) "es absurdo intentar una clara subdivisión de intereses".

En la Ictiología neotropical uno de los trabajos más antiguos con un enfoque ecofisiológico es el de CARTER y BEADLE (1930, 1931) quienes estudian la composición de la ictiofauna de los esteros del Chaco Paraguayo en relación con el medio ambiente, haciendo énfasis en las adaptaciones de los peces a las condiciones críticas, principalmente la baja concentración de oxígeno disuelto y elevada temperatura del agua.

Gran parte del impulso de la Fisiología de peces neotropicales se debe a la existencia en esta región de especies capaces de efectuar respiración aérea como: Lepidosiren paradoxa, Synbranchus marmoratus, Callichthys callichthys, Hoplosternum thoracatum y muchos otros. Las adaptaciones de estos organismos captaron desde muy antiguo la atención de los fisiólogos y se han publicado excelentes revisiones (JOHANSEN, 1968, 1970) sobre este tema que es objeto de permanentes estudios (KRAMER y McCLURE, 1980, 1981).

Los trabajos referidos a factores letales o limitantes son mucho más escasos, BASTOS (1956) estudia los niveles letales de oxígeno en algunas especies, BRAGA (1975) presenta un estudio experimental sobre la resistencia a la temperatura y salinidad en algunas especies de Serrasalmus con implicancias zoogeográficas.

cas. Los efectos letales de la temperatura para algunas especies de Brasil han sido tratados por RIETZLER et al (1981) y RANTIN y PETERSEN (1985). ARRATIA (1983) realiza un trabajo sobre los habitats preferidos en Siluriformes de Chile.

El empleo de peces como animales de laboratorio es muy antiguo. Es indudable que el desarrollo de la piscicultura permitió resolver tempranamente problemas de alimentación, transporte y manejo, que son las etapas previas y fundamentales para la experimentación con peces; debe señalarse que la acuicultura comenzó en China en el siglo V (a.c.) y que en nuestro país la carpa se introdujo probablemente a mediados del siglo XIX y la salmonicultura se inició en la región cordillerana en 1904 (FUSTER DE PLAZA y PLAZA, 1949).

Con estas salvedades, en Argentina los trabajos más antiguos referidos a Biología experimental son los de MUZLERA (1934 y 1935) quien estudia los efectos de la temperatura sobre la pigmentación de Jenynsia l. lineata, y aspectos relacionados con su reproducción. No obstante LAHILLE (1912: 20) ya había indicado la necesidad de emplear peces en estudios experimentales comentando: "para dilucidar las causas de las epidemias es indispensable efectuar experimentos... es indispensable tener animales en buen estado para poder realizar luego inoculaciones y transmisiones. Tratándose de peces y demás animales acuáticos es indispensable por consiguiente tener acuarios, así como los medios para proveerlos y mantenerlos".

SZEPSENWOL (1938) realiza algunas experiencias con Jenynsia lineata estudiando la influencia del trasplante de ojos sobre los cromatóforos. El empleo de peces, y técnicas experimentales, en la resolución de problemas de interés aplicado fue re-

marcado por SICCARDI (1941), quien es la primera en señalar en Argentina "la utilidad de los peces como reactivo biológico". Jenynsia l. lineata en su condición de pez eurihalino fue objeto de detallados estudios anatómicos (SICCARDI y SORIA, 1965 a y b) y experimentales (THORMAHLEN DE GIL, 1949; SORIANO SEÑORANS y ORSI, 1960; GARCIA ROMEU et al, 1964; GLUZMAN DE PASCAR, 1968). Estas líneas de investigación no continuaron en Argentina, y en tiempos más recientes la Fisiología de peces dulceacuícolas se orientó hacia el metabolismo energético (entre otros FREYRE et al, 1980; PARMA DE CROUX y LORENZATTI, 1981 a y b; FREYRE et al, 1984) o la nutrición (PARMA, 1980; PARMA DE CROUX y LORENZATTI, 1985).

No obstante que la Taxonomía y Ecología de peces son disciplinas ampliamente desarrolladas en Argentina, los estudios ecofisiológicos sobre factores letales o limitantes son muy escasos, registrándose solo cuatro antecedentes. THORMAHLEN DE GIL (1949) estudia la resistencia de Jenynsia l. lineata frente a distintas soluciones salinas artificiales y aguas naturales. DIONI y REARTES (1975) presentan un estudio de temperaturas letales en algunas especies del Paraná Medio "para interpretar la estructura registrada en las tanatocenosis, o la adaptación ecofisiológica de una especie determinada respecto de las temperaturas normales en su área de distribución". Finalmente se debe señalar que PARMA DE CROUX (1983c, 1987) ha determinado los niveles letales mínimos de oxígeno disuelto para Hoplias m. malabaricus y Pimelodus albicans.

La Zoogeografía puede ser considerada como un aspecto de la Ecología (véase MULLER, 1979: 13) y en América del Sur se ha desarrollado de forma simultánea con el conocimiento taxonómico de los peces. Desde fines del siglo pasado hasta el presente

diversos autores realizaron contribuciones importantes proveyendo para América del Sur distintos esquemas ictiogeográficos, éstos han sido convenientemente reseñados y comentados por RINGUELET (1975: 4-11). En la Argentina MAC DONAGH (1934) estudia el ámbito de dispersión de la ictiofauna paranense al Sur y al Oeste del territorio; posteriormente POZZI (1945) presenta un importante trabajo sobre distribución basándose fundamentalmente en un criterio hidrográfico.

RINGUELET et al (1967a: 19-34) plantean los fundamentos para un esquema de la ictiogeografía argentina y una reseña ecológica de algunos ambientes acuáticos representativos; en ese mismo trabajo (pág. 35) estos autores proporcionan una interpretación causal de la ictiogeografía de la Provincia de Buenos Aires de la siguiente manera: "La fauna íctica de la provincia de Buenos Aires, más allá del margen rioplatense, sigue siendo paranense hasta las sierras australes, pero con un notorio empobrecimiento que no responde a la separación de las cuencas hidrográficas... Las causas de este notable empobrecimiento no pueden achacarse solamente a la separación de cuencas sino principalmente a una causa ecológica, cual es la calidad química de la mayor parte de las aguas superficiales bonaerenses, con un tenor de cloruros y sulfatos ligeramente elevado que las tipifica como ambientes mesohalinos u oligohalinos. La mayor parte de las formas paranenses son hipohalinas, a juzgar por los datos de salinidad conocidos de los ambientes en donde viven, y además de aguas templadas. Las observaciones comprueban una correlación entre el factor salinidad y la escasez o pauperización de peces paranenses, sean adultos o para sus estados de desarrollo, lo cual está comprobado respecto del Sábalo y algunas otras especies."

En el mismo año de aparición de ese trabajo, FREYRE

(1967) comunica un caso de mortandad masiva de peces en Laguna Chascomús por efecto del frío, y BONETTO et al (1967) reportan varios sucesos similares en ambientes diversos del Paraná Medio.

En 1975 RINGUELET publica su extenso trabajo donde propone un esquema ictiogeográfico para América del Sur y resume gran parte de los datos disponibles sobre ecología de peces argentinos de agua dulce; en referencia a la ictiofauna bonaerense (páginas 44 y 87) comenta que "la transición o brusca pauperización parece coincidir con un frente ecológico en donde uno o varios factores cambian y se convierten en limitantes... son dos factores principales los responsables, la temperatura (por defecto) y el tenor de sales disueltos (por exceso)".

El esquema ictiogeográfico de RINGUELET (1975) en lo referente a la Subregión Austral y el Dominio Andino, fué modificado por ARRATIA et al (1983).

Otros autores aportaron evidencias u opiniones apoyando la hipótesis de que la salinidad y bajas temperaturas son limitantes para los peces paranoplatenses; como LULING (1981a), que refiriéndose a las lagunas de Guaminí (Pcia. de Bs.As.) comenta "tienen una salinidad que vá en aumento desde la primera hasta la quinta (desde el Noreste hacia el Suroeste), en forma correspondiente disminuye el inventario de peces tanto en número de especies como también en número de individuos en dirección de Norte a Sur". En relación a las mortandades de peces por factores extremos en el Paraná Medio BONETTO et al (1969) señalaron que "se trata de un fenómeno que se repite todos los años con variable intensidad, conduciendo a la pérdida de una muy importante biomasa de peces".

En éste contexto diversos autores (DIONI y REARTES, 1975; BRAGA, 1975; entre otros) han remarcado la necesidad de estudios ecofisiológicos sobre la ictiofauna neotropical, que proporcionen una interpretación causal de fenómenos ecológicos y zoogeográficos. Tal como lo señalara RINGUELET (1961) "Un aspecto de singularísima importancia es acercarse al conocimiento de los factores ecológicos determinantes de la presencia de tales o cuales especies. En la mayor parte de los casos las conclusiones son meras hipótesis, lo que se ha descubierto son concordancias o coincidencias. Como la Ecología experimental es una realidad asequible, practicable con individuos aislados o agrupados, con poblaciones y aún con comunidades, la Zoogeografía tiene a su alcance un medio poderoso para la resolución de urgentes problemas. La posibilidad de comprobar mediante experiencias de laboratorio y en la naturaleza cuales son los límites de tolerancia, la persistencia de antiquísimas modalidades fisiológicas (indicio de insólitos orígenes), cómo se realiza el poblamiento en substratos suministrados por el investigador, nos lleva a comprender que existe también una verdadera Zoogeografía experimental".

### I.2.Objetivos.

El trabajo que aquí se presenta es una contribución amplia a la ecofisiología de peces dulceacuícolas, y fundamentalmente sobre algunos factores letales o limitantes que muy posiblemente influyen o determinan la distribución geográfica y/o producen segregación ecológica en distintas especies bonaerenses. Sus objetivos son:

- 1 - Estudiar el efecto letal de cuatro variables ambientales (concentración de oxígeno, inanición, salinidad y temperatura) en distintas especies de peces y establecer en cada caso un or-

den de susceptibilidad entre las mismas.

2 - Evaluar los principales factores que alteran la resistencia específica a las variables mencionadas; en especial para el caso de la temperatura como factor letal.

3 - Emplear los resultados que se obtengan de los estudios de resistencia a la salinidad y temperatura para contrastar la hipótesis de RINGUELET (1975: 44 y 87), que señala a estos dos factores como los causales de la pauperización íctica de los cuerpos de agua bonaerenses al Sur del Río de la Plata.

Los cuatro temas básicos se han tratado en secciones independientes (III a VI) incluyendo en cada una de ellas las tablas, figuras y conclusiones correspondientes; por diversos motiuvos no todas las especies se han estudiado con igual intensidad ni en todos los temas. En la sección II se han agrupado métodos y técnicas que son generales para todos los estudios. La comparaución entre algunos de los resultados experimentales y la informaución ecológica y zoogeográfica disponible se presenta en la sección VII. Los resultados y conclusiones más relevantes de todos los tópicos tratados se han resumido en la sección VIII. Debido a que las referencias muchas veces son comunes a varias secciones, éstas se han compilado de manera conjunta (sección IX).

## II.MATERIALES Y METODOS (parte general).

### II.1.Captura, transporte e identificación de ejemplares.

Para realizar experiencias o series de experiencias de fisiología en laboratorio es necesario disponer de un número elevado de ejemplares de cada una de las especies en estudio; éstos deben ser de un tamaño lo más homogéneo posible y con preferencia todos procedentes de una misma localidad.

Se realizaron 33 viajes de campaña a diversas localidades (fundamentalmente bonaerenses) con el objeto de coleccionar el material para experimentación, este básicamente consiste en ejemplares de: Pimelodella laticeps, Corydoras paleatus, Jenynsia lineata lineata, Cnesterodon decemmaculatus y Cichlasoma facetum. Además de las nombradas se dispuso, en menor cantidad, de ejemplares de otras 10 especies. La posición sistemática de todas las especies utilizadas en experimentación y el número total de ejemplares empleado en cada caso se exponen en la Tabla II.1.

Los ejemplares fueron capturados en las localidades indicadas en la Tabla II.2. con una red de arrastre (largo 750 cm, alto 120 cm, profundidad de copo 180 cm y diámetro de malla 5 mm) según el método descrito por FREYRE et al (1980), o con una red de mano ("copo") de 50 cm de diámetro de boca. Durante los viajes de campaña, además de la captura de ejemplares, se realizaron algunas mediciones de características ambientales y observaciones de campo, estos datos se presentan y discuten en la sección VII.

Para el transporte de los ejemplares se utilizó un mé-

todo similar al descrito por FREYRE et al (1980) al que se le introdujeron las siguientes modificaciones: cada recipiente está provisto de un bombeador de aire a baterías que por medio de una manguera de polietileno y un "difusor" libera aire en forma de finas burbujas en el interior de un tubo de PVC de 2 cm de diámetro (Figura II.1.). Este dispositivo genera una corriente de agua horizontal que orienta a los peces, impidiendo que se golpeen y oxigenando el agua.

Una vez en el laboratorio se aplica la siguiente técnica para introducir los peces en los acuarios: por medio de un "sifón" se hace gotear agua del acuario dentro del recipiente de transporte (velocidad = 80 gotas/minuto); al llenarse el recipiente se lo vacía parcialmente (el agua se devuelve al acuario) y se repite el procedimiento de "goteo". Luego de repetir la maniobra un par de veces, el agua en que fueron transportados los animales se ha mezclado totalmente con el agua del acuario, y los peces pueden colocarse en él. Esta maniobra se realiza volcando lentamente el agua del recipiente de transporte en el acuario hasta que salgan los peces. El procedimiento descrito tiene por objeto impedir que los ejemplares sufran los efectos del cambio repentino de temperatura y condiciones físico-químicas del agua.

Una reducida cantidad de material empleado en experimentación fué colectado y cedido al autor por diversas personas, según el siguiente detalle: Gambusia affinis procedentes de un lago artificial en la ciudad de Mendoza (E.Crespo, nov/83); Hatcheria macraei, Lago Argentino Santa Cruz (O.Padín, sept/85); Rhamdia sapo, ovas fecundadas obtenidas en laboratorio a partir de reproductores capturados en la Laguna Chis-Chis (V.Cussac, 1984) que fueron incubadas hasta el nacimiento de los alevinos,

éstos fueron criados hasta alcanzar el tamaño deseado para las experiencias.

Los ejemplares de las distintas especies fueron identificados utilizando las claves de RINGUELET et al (1967a), para la actualización de la sistemática se ha seguido el criterio de LOPEZ et al (1987).

## II.2.Mantenimiento, alimentación y enfermedades.

Las técnicas y equipos utilizados para el cuidado de los peces no difieren mayormente de las habituales empleadas en acuicultura (ver: FREY, 1961; YAÑIZ, 1955). Se detallan a continuación los aspectos más importantes de las técnicas y equipos empleados.

Para mantener bajo condiciones controladas a los ejemplares, desde la captura hasta el momento de experimentación, se equipó el laboratorio con acuarios construidos íntegramente de vidrio y pegado con adhesivo sintético a base de siliconas (Sylastic - 732 RTV). Se detalla el total de acuarios utilizados y sus medidas externas en centímetros:

Cantidad	Alto	Ancho	Largo	Superficie libre (cm <sup>2</sup> )	Volúmen efectivo (litros)
5	27,5	20	36	672	16.464
3	30	50	100	4851	121.275
1	25	22	65	1356	29.849
1	18	46	64	2944	52.992
1	33,5	35	68	2278	29.730
1	25	25	100	2376	54.648

De esta manera se dispone de 12 acuarios para mantenimiento de

peces, con una capacidad total de 663 litros y una superficie libre de 2,6 metros cuadrados.

En general, se empleó agua corriente (Ph = 7 aprox.) , que previamente a su uso fué estacionada por un lapso de 48 horas. Durante este período el agua se depositó en tanques apropiados y se agitó por burbujeo de aire comprimido, para decolorarla. Respecto a otras técnicas, la diferencia fundamental consiste en que se trabajó con los acuarios a "fondo limpio", es decir, sin capa de grava o arena que lo cubra y sin el filtro biológico de placas habitualmente empleado en acuarismo.

La calidad del agua fué mantenida con un filtrado permanente mediante "filtros esponja internos", "filtros de caja externos" (ambos son impulsados por aire comprimido) y/o filtros eléctricos marca Dynaflo (USA). El material filtrante se renueva o limpia cada 20 días. Semanalmente mediante "sifoneo", se renueva un 25% del volúmen total del acuario, extrayendo si multáneamente los restos de alimento, heces, etc. Un compresor suministra el aire comprimido necesario para impulsar los filtros y airear el agua. Previamente a su incorporación a los acuarios, el aire es filtrado para impedir que ingresen aceite y partículas extrañas. Adicionalmente se emplearon aireadores a bobina marca El Argentino (Ind.Arg.) o similares.

Los peces fueron alimentados diariamente con carne o hígado vacuno picado, alimento balanceado para peces (marcas Cargill, Vitackraf y Tetra) y una pasta hecha en base a: hígado vacuno, espinaca, huevo, harina de avena, sal y azúcar (SORIN , 1974). Los alimentos mencionados se suministran en forma alternada una o dos veces por día, dependiendo de las características de cada especie. Para alimentar a los Cichlasoma facetum de ma-

yor tamaño se empleó como forraje a Cnesterodon decemmaculatus o ejemplares juveniles de diversas especies.

Para alimentar a los alevinos de Rhamdia sapo se les suministró Artemia salina y yema de huevo durante las tres primeras semanas de vida, luego de ese período se cambió la alimentación y se les dió el mismo alimento que a las otras especies de peces. A medida que los individuos ván creciendo se separan los más grandes de cada acuario, procurando mantener los lotes del tamaño lo más homogéneo posible para impedir el canibalismo. Durante todo el desarrollo y hasta obtener el tamaño deseado para experimentación los ejemplares fueron mantenidos a temperatura ambiente (22° a 25°C). Los ejemplares de aproximadamente 3 cm muestran hábitos lucífugos y una marcada tendencia a ingerir detritus; ambos hechos ya comentados por otros autores (LUCHINI y CRUZ RANGEL, 1981).

Es un hecho conocido que la captura, transporte y cambio en las condiciones del agua predisponen al pez a diversas enfermedades. De las especies estudiadas, aparentemente la más susceptible a las enfermedades es Pseudocurimata gilberti y la más resistente Corydoras paleatus. En base a numerosas observaciones se pudo determinar que la mortalidad en acuarios se debe fundamentalmente a tres factores que generalmente aparecen en forma cronológica:

1-La captura con red de arrastre provoca lesiones en numerosos ejemplares. Al ser examinados los peces en acuarios estas lesiones se manifiestan como derrames bajo la piel, pérdida de escamas, laceraciones en la epidermis, etc. y al efecto traumático de las heridas se le suma el del "stress"; por este motivo puede morir entre el 10 y 20 % de los ejemplares capturados, entre el momento de la captura y las 48 horas posteriores.

2-En un primer momento el pez se encuentra debilitado por efecto del "stress" de la captura y el transporte; además las pequeñas heridas suelen infectarse rápidamente, por lo que, aproximadamente 5 días después de la captura, es común que algunos peces muestren síntomas de Saprolegnia sp. y/o Ichthyophthirius sp.

Saprolegnia sp. es un ficomycete muy común sobre pequeñas heridas o ulceraciones de la piel (LAHILLE, 1912), provocadas en este caso por el manipuleo. Se comporta como un parásito facultativo, ya que además de atacar peces o huevos el micelio del hongo puede proliferar sobre tejido animal o vegetal en descomposición (ALEXOPOULUS, 1966); aunque la herida sea pequeña (por ejemplo la pérdida de una escama), el animal es infectado rápidamente y si no se lo trata a tiempo muere aproximadamente en 36 horas.

Ichthyophthirius sp. es un ciliado que produce la enfermedad conocida como "punto blanco". Como factor determinante, se menciona el "stress" y las malas condiciones físicas o debilidad de los ejemplares. El ciclo de vida ha sido descrito por LAHILLE (1912).

Debido a estos dos factores, y no obstante a la terapéutica medicamentosa empleada, puede morir un 20% o más de los ejemplares.

3-El tercer factor de mortalidad es la "ascitis infecciosa bacteriana" la que en general no está relacionada a problemas de transporte o captura. Se presenta en cualquier momento en acuarios que han sido descuidados en cuanto a limpieza, filtrado de agua, mala alimentación, o hacinamiento de los ejemplares; por

esta causa puede morir un número variable de ejemplares, según sea la rapidez y efectividad del tratamiento utilizado.

No se encontró para la ictiofauna argentina referencias concretas a terapéuticas empleadas; para el tratamiento de estas enfermedades se recurrió a las técnicas y dosis indicadas por AMLACHER (1964) para especies del hemisferio norte. Se detallan a continuación las drogas y dosis usadas con éxito para la curación de las enfermedades mencionadas:

-Saprolegniasis: baños de 10 minutos de duración con una mezcla de permanganato de potasio ( $MnO_4K_2$ ) en una concentración de 0,2 gr/litro y cloruro de sodio (ClNa) en una concentración de 10 gr/litro.

-Punto blanco: Succinato de Chloromycetín en una concentración de 7,5 mgr/litro, junto con oxalato de malaquita en una concentración de 0,1 gr cada 5 litros; ambos medicamentos se colocan directamente en el agua del acuario.

-Ascitis infecciosa bacteriana: Succinato de Chloromycetín en una concentración de 10 mgr/litro, colocado directamente en el agua del acuario.

Las dosis expuestas son ligeramente distintas a las citadas para especies exóticas. No se encontró ninguna referencia sobre el empleo del Succinato de Chloromycetín en peces. Las dosis que se utilizaron son aproximadamente 5 veces menores que las conocidas para el Palmitato de Chloromycetín en el tratamiento de enfermedades en especies exóticas.

### II.3. Equipos e instrumentos para experimentación.

#### a) Acuarios de experimentación:

A los efectos de realizar experiencias bajo condiciones controladas de luz y temperatura se diseñaron y construyeron dos cajas dentro de las cuales se coloca el acuario de experimentación. El material utilizado en la construcción es aglomerado (13 mm de espesor), y las medidas internas de la caja son: 60,5 x 40 x 31,5 cm, el interior está revestido con telgopor color blanco de 13 mm. de espesor. Para poder observar el comportamiento de los ejemplares, el frente es de vidrio de 4 mm de espesor. Adosado a la tapa, y a los efectos de la iluminación, se instaló un tubo fluorescente de 15 watts conectado a un reloj interruptor (marca Lascano tipo 681,40 Amp. Ind. Arg.).

La tapa de la caja es móvil por medio de bisagras, y presenta tres orificios de 8 mm de diámetro que permiten introducir el termómetro en diferentes lugares del acuario de experimentación. Un dispositivo en forma de embudo adosado a la tapa permite introducir peces en el acuario sin abrir la caja para no alterar su equilibrio térmico. En la pared posterior de la caja una escotadura pequeña permite introducir las mangueras de aire, agua y conductores eléctricos.

El acuario de experimentación está construido íntegramente por vidrio (5 mm de espesor) pegado con adhesivo Silastic 732 RTV. Sus medidas externas son: 60 x 35 x 20 cm y lleno de agua hasta 2,5 cm de su borde tiene un volumen útil de 35,8 litros y una superficie libre de 1.121 cm<sup>2</sup>. Entre este acuario y el frente de vidrio de la caja queda una capa aislante de aire de 2 cm de espesor; dentro del acuario se colocó una serpentina

de vidrio (320 cm de largo y 5 mm de diámetro) por la que se puede hacer circular líquido refrigerante.

Para lograr una temperatura homogénea en todo el acuario de experimentación y airear el agua, se hizo burbujear de manera continua aire comprimido por medio de una "piedra difusora" colocada en el fondo y en el centro del mismo. Además se utilizó para forzar la circulación del agua un filtro para acuarios marca Dynaflo (Modelo 410, 150 litros/hora, USA) que se instaló colgado del borde de la cara posterior del acuario, en el espacio libre entre éste y la caja. La toma de agua del filtro se colocó a 15 cm del fondo y la expulsión a 1,5 cm de la superficie del agua. La corriente de agua así generada impide la estratificación térmica y no afecta la normal natación de los peces.

#### b) Control de temperatura y termómetros:

Para determinar temperaturas letales máximas en gradientes ascendentes, se utilizó como fuente de calor una resistencia eléctrica en forma de "U" de 32 cm de largo y 3 mm de diámetro con camisa de acero inoxidable, y una potencia de 300 watts/hora (Marca Termo-Cuar Ind.Arg.).

Variando la potencia de la resistencia con un regulador de intensidad de corriente, se pueden obtener distintos valores de potencia (previa calibración del aparato). Esto sirve para obtener distintas velocidades de ascenso de temperatura en la pecera de experimentación, lograr velocidades similares en acuarios de distintas dimensiones, o bien para mantener temperaturas constantes por un cierto tiempo. Para realizar las experiencias se coloca la resistencia descripta dentro del acuario

(en posición central) y se conecta con el "regulador de intensidad de corriente" que se encuentra fuera de la caja de experimentación.

Para las experiencias en las que se requiere mantener una temperatura constante menor que la temperatura ambiente, durante períodos cortos de tiempo, se utilizó un baño termostático para bajas temperaturas marca Colora (W.Germany) modelo KT 30 S, equipado con bomba centrífuga de 20 litros/minuto de capacidad y termostato por contacto de mercurio (marca Jumo). Con este equipo se puede regular la temperatura deseada en  $\pm 0,05$  °C dentro de la batea del baño; alternativamente se puede hacer circular agua refrigerada por la serpentina del acuario de experimentación.

Como instrumento de medición se utilizó un termómetro de mercurio marca Salber (N° 8 Ind.Arg.), cuya mínima graduación es de  $0,1^{\circ}\text{C}$  y rango desde  $-0,4^{\circ}\text{C}$  hasta  $+50,3^{\circ}\text{C}$ , y en el que se puede apreciar  $1/4$  de décima de grado. La precisión del instrumento, según el fabricante, es de  $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ . Además se emplearon termómetros adicionales graduados a  $0,5^{\circ}$ ,  $0,1^{\circ}$  y  $0,05^{\circ}$  que fueron calibrados con el descrito anteriormente.

### c) Cuba para gradientes verticales de temperatura:

Se diseñó y construyó una cuba de experimentación que permite generar gradientes verticales estables de temperatura y estudiar el comportamiento de los peces bajo esas condiciones. El diseño está inspirado en el presentado por MULLER y FRY (1976) pero su funcionamiento es distinto; consta de una cuba construída en vidrio pegado de 5,5 mm de espesor, con las siguientes dimensiones externas: alto 65,5 cm, ancho 13,5 cm y

largo 22,5 cm (ver Figura II.2.).

Toda la superficie exterior, menos el frente, está recubierta por "telgopor" blanco de 18 mm de espesor. Dos paneles fijos de vidrio dividen la cuba en tres compartimientos verticales internos: el compartimiento izquierdo comunica con el central por la parte inferior, y el compartimiento derecho comunica con el central por la parte superior. Ambas aberturas de comunicación se encuentran parcialmente obturadas por rejas, que mantienen al animal en el compartimiento central impidiendo que se desplace hacia los laterales. En el lado externo de la cara posterior se encuentra una escala graduada en unidades arbitrarias, teniendo treinta y una unidades de dos centímetros de altura cada una.

El compartimiento derecho lleva en su interior una fuente regulable de calor y un "difusor de aire comprimido" para mantener homogénea su temperatura. El compartimiento izquierdo lleva en su interior un "extractor de calor" y un difusor de aire. Un dispositivo de madera permite colocar varios termómetros de mercurio, dentro del compartimiento central, a diferentes profundidades preestablecidas.

De esta manera cuando la cuba se encuentra llena de agua hasta su nivel de trabajo, con la fuente de calor y el extractor de calor funcionando, en la columna de agua del compartimiento central se genera un gradiente de temperatura vertical estable; el extremo superior permanece caliente y el inferior frío. Como ejemplo se expone uno de los muchos perfiles térmicos utilizados (profundidad: cm - temperatura: °C): 2 - 29,10; 8 - 24,65; 24 - 22,10; 40 - 20,60; 56 - 14,50. Las temperaturas extremas del gradiente a utilizar en cada experiencia son determi-

nadas "a priori" de manera que la temperatura de aclimatación de los peces sea intermedia entre ellas. El uso detallado de la cuba se explica en la sección VI.2-3.

d) Técnica de aclimatación:

El fenómeno de aclimatación será tratado y definido en las secciones II.4. y VI.1., sólo se expone aquí la técnica de aclimatación que esencialmente consiste en mantener a un grupo de individuos a una temperatura fija por un dado período de tiempo. El punto más delicado es poder determinar cuanto tiempo debe permanecer un pez a una dada temperatura, para estar totalmente aclimatado a esa temperatura.

Datos de diversos autores (BRETT, 1956) parecen indicar que la aclimatación a altas temperaturas se lleva a cabo más rápidamente que la aclimatación a bajas temperaturas. Estos "tiempos de aclimatación" dependen de la especie y temperatura en cuestión y no pueden conocerse "a priori". En esta investigación se ha adoptado arbitrariamente un período de ocho días como el necesario para una completa aclimatación.

Los peces fueron aclimatados en acuarios de 16 litros o mayores, convenientemente aireados y filtrados, manteniéndolos a la temperatura de aclimatación deseada por un tiempo igual o mayor a ocho días. La temperatura se reguló por medio de termostatos del tipo utilizado en acuicultura (marca "El Argentino" o "Acua-Term", de 30 o 40 watts de potencia); estos termostatos son capaces de mantener la temperatura aproximadamente constante, con un rango de variación de +/- 0,5°C.

Para aclimatar peces a temperaturas menores que la am-

biente se instaló un acuario dentro de una cámara frigorífica, regulada a + 5°C. De esta manera, y colocando en el acuario un termostato del tipo ya descrito, se puede lograr y mantener cualquier temperatura de aclimatación mayor a + 5°C.

En los acuarios en que se aclimatan peces a altas temperaturas (30°C o más), la evaporación del agua es un factor importante, por lo que, para mantener la concentración de sales es necesario el agregado periódico (día por medio) de agua destilada hasta completar el volúmen de agua inicial.

Otro factor importante es la estratificación térmica; en los acuarios de aclimatación, las piedras difusoras y filtros deben colocarse de modo tal que las burbujas de aire produzcan una corriente de agua en dirección vertical (especialmente en las proximidades del calefactor), para mantener la homogeneidad térmica del medio.

En los poiquiloterms la tasa metabólica y la actividad aumentan en función de la temperatura corporal (SCHMIDT-NIELSEN, 1976). Al estar los peces en equilibrio térmico con el agua, cuando se los aclimata a altas temperaturas, el mencionado aumento del metabolismo implica un aumento en la ingesta de alimentos; por lo que se debe suministrar alimento en exceso durante todo el período de aclimatación.

Durante el período de aclimatación, por lo general, no se realiza cambio del agua del acuario, y en caso de ser necesario, por superar la cantidad de desechos la capacidad del filtro, se renueva 1/4 del volúmen de agua por igual volúmen de agua previamente estacionada y calefaccionada a la temperatura de aclimatación.

Durante este período se controló la temperatura tres o cuatro veces por día; la temperatura de aclimatación se calculó como la media aritmética de todos los datos registrados durante ese período, además de la temperatura de aclimatación media ( $T_a$ ); para cada experiencia se controló la temperatura máxima durante la aclimatación ( $T_{aM}$ ) y la temperatura mínima durante la aclimatación ( $T_{am}$ ).

En general, mientras no se indique lo contrario, durante el período de aclimatación los peces fueron mantenidos bajo un fotoperíodo variable de 8 a 12 horas luz - 16 a 12 horas oscuridad. Muchas veces se aclimató simultáneamente en un único acuario a varios grupos de peces; en estos casos se utilizaron jaulas y rejillas plásticas para separar las diferentes especies y evitar interacciones, o impedir que se mezclen grupos que recibieron distintos tratamientos.

#### e) Equipo para respirometría y otros:

Para las experiencias sobre metabolismo y nivel letal de oxígeno se utilizó el equipo original descrito por FREYRE et al, (1981, 1984); éste consta de dos cabezales de acrílico donde se alojan el termómetro, electrodo, bomba centrífuga y un dispositivo para compensar las variaciones de presión dentro del equipo. Ambos cabezales se unen con juntas herméticas a una cámara cilíndrica intercambiable donde se coloca el pez. El instrumento de medición utilizado es un electrodo para oxígeno (oro-plata) marca "Orion Research" (USA) modelo 97-08, conectado a un peachímetro marca "Parsec" (Ind.Arg.); este equipo tiene una precisión de +/- 0,05 ppm en el rango de 0 a 14 ppm de oxígeno disuelto.

La salinidad de las soluciones empleadas se controló me

dianete un conductímetro o a través de la determinación del residuo sólido.

Las mediciones de longitud standard de los peces se realizaron con un calibre metálico, cuya mínima graduación es de 0,01 milímetro. El peso de los ejemplares fué tomado con una balanza química con una precisión de +/- 0,01 gramo o con una balanza electrónica marca "Mettler" (W.G.) cuya mínima graduación es de 0,0001 gramo.

Durante el desarrollo de las experiencias el tiempo fué medido con un cronómetro digital marca "Casio". Para el procesamiento estadístico de los datos se utilizó una calculadora marca "Texas" modelo TI - 59.

#### II.4. Definiciones, diseños experimentales y técnicas estadísticas.

Para una dada variable ambiental existen niveles letales (o dosis letales) superiores e inferiores entre los cuales el animal puede vivir, este intervalo constituye su región de tolerancia; fuera de estos límites el organismo es afectado y morirá después de un cierto tiempo de resistencia. El nivel letal que separa la zona de tolerancia de la zona de resistencia por definición es aquel que produce la muerte de la mitad de los individuos mientras que el resto sobrevive indefinidamente; este valor se denomina "nivel letal para el 50%" o "dosis letal para el 50% (DL50)". De esta manera la mortalidad en la zona de resistencia depende de dos factores: la magnitud del factor letal y el tiempo de exposición a ese factor.

El término susceptibilidad no tiene un significado pre

ciso, y se utiliza indistintamente en referencia a la tolerancia y/o resistencia de un organismo.

En el caso particular de la temperatura, los niveles letales no son fijos sino que dependen de la historia térmica del animal, este fenómeno se denomina aclimatación y es interpretado como el acostumbramiento fisiológico a una dada temperatura no letal fija llamada temperatura de aclimatación ( $T_a$ ). Debido a que muchas otras respuestas fisiológicas, además de la letalidad, dependen de la temperatura de aclimatación, ésta ha sido prefijada y controlada durante el período anterior a cada experiencia. Se denomina temperatura de exposición ( $T_e$ ) aquella a la cual se realiza una experiencia, es un valor prefijado y que se mantiene constante durante todo el ensayo; puede ser igual o distinto a la  $T_a$ . Tanto  $T_a$  como  $T_e$  son variables controladas por el experimentador.

Existen básicamente tres diseños experimentales distintos para evaluar la susceptibilidad a factores extremos:

- 1) experiencias de cambio agudo
- 2) tiempo de resistencia
- 3) dosificación de mortalidad

Estos tres métodos son comúnmente empleados en los estudios de tolerancia térmica (HART, 1947), y algunos de ellos se aplican también en el estudio de muchos otros factores letales. Bajo determinadas condiciones experimentales el segundo y tercer método producen resultados totalmente equivalentes, proveen una medida del nivel letal bajo condiciones fijas; mientras que el primero lo hace en condiciones experimentales cambiantes (HOAR, 1978: 335).

1) En las experiencias de cambio agudo, se parte de una condi-

ción inicial en que el grupo o individuo se encuentra a un nivel no letal dentro de su zona de tolerancia. A partir de allí se altera gradualmente el nivel de la variable ambiental, de modo que su valor no es fijo sino que cambia en el tiempo y los animales mueren a distintos niveles de la misma. La velocidad de cambio de la variable comúnmente es prefijada y controlada por el experimentador. Este método se utiliza en los estudios de nivel letal de oxígeno disuelto y de temperaturas letales máximas o mínimas; como estimador del nivel letal se utiliza el promedio aritmético de los valores individuales de muerte. Esta estimación del nivel letal siempre es mayor (menor) que el nivel letal máximo (mínimo) calculado por cualquiera de los otros métodos (véase DOUDOROFF y SHUMWAY, 1970; FRY, 1971). Esta medida del nivel letal suele denominarse "máximo (o mínimo) crítico", la técnica en detalle se volverá a tratar y discutir en la sección VI.

2) El método del "tiempo de resistencia" consiste en transferir repentinamente a un grupo de peces desde un nivel no letal en su zona de tolerancia, a un nivel letal fijo y preestablecido por el experimentador. De esta manera a medida que el tiempo transcurre los animales mueren y se registra los tiempos individuales de muerte ( $t_m$ ). Como estimador algunos autores utilizan el "tiempo mediano de resistencia" (PARRY, 1958; IVLEV, 1961), mientras que otros emplean el "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ) calculado como el promedio geométrico de los tiempos individuales de muerte (entre otros FRY et al, 1946; FRY, 1971; DAYE y GARSIDE, 1975):

$$t_{R50} = \text{antilog} \left[ \frac{\sum (\log t_m)}{N} \right]$$

En los casos en que no muere el 100% de los individuos, pero ha muerto un porcentaje mayor al 50%, el  $t_{R50}$  se estima mediante

una transformación "probit". El desarrollo de la técnica en detalle puede verse en FRY et al (1946).

Aquí se adoptó esta forma de cálculo para el  $tR_{50}$ , y dado que es un promedio geométrico su intervalo de confianza se calcula sobre la escala logarítmica y luego se lo transforma a la escala lineal (intervalo asimétrico) de la forma indicada por SOKAL y ROHLF (1979: 421). Este método se aplicó en los estudios de resistencia a la inanición, salinidad y temperatura.

Un método alternativo derivado de la medición de  $tR_{50}$  fué desarrollado por FRY et al (1946), mediante el cual se puede calcular el nivel letal para el 50%; las mediciones dentro de la zona de resistencia permiten determinar cual es el límite entre las zonas de resistencia y tolerancia. Este método alternativo se volverá a tratar en la sección VI.1.a. y VI.5.a. .

3) La "dosificación de mortalidad" es la técnica corrientemente empleada en bioensayos (STEPHAN, 1977; WARD y PARRISH, 1982) y fué aplicada en peces originariamente por FRY et al (1942). Consiste en exponer repentinamente grupos de animales a distintos niveles de la variable letal durante un tiempo fijo; transcurrido este tiempo en cada grupo se ha producido un determinado porcentaje de mortalidad y a partir de ellos se calcula el nivel letal para el 50% de los individuos. Este método se emplea para estudiar la resistencia a las bajas temperaturas y se explica en detalle en la sección VI.2.

Cuando se estudia un factor letal distinto a la temperatura, siempre se aclimata previamente a los ejemplares a una temperatura ( $T_a$ ) próxima o igual a la temperatura de exposición ( $T_e$ : fija) que se utilizará en el ensayo.

Para todos los animales se impuso un período de observación variable, pero siempre mayor a 20 días, desde la captura hasta el momento de experimentación; y durante los últimos 8 días los peces fueron aclimatados a la temperatura deseada.

En la gran mayoría de los casos la mínima unidad experimental es un grupo de 5 o más individuos de una especie; en este grupo todos los ejemplares proceden de la misma localidad y tienen tamaños similares. En este trabajo, salvo indicación contraria, no se ha tenido en cuenta el efecto del tamaño corporal. No obstante, como referencia en todas las experiencias se ha registrado la longitud standard de los individuos calculándose la longitud standard media del grupo.

Para realizar una experiencia, se llena el acuario de experimentación con agua proveniente del acuario de mantenimiento (en el que se encuentran los peces) y se la estabiliza a la temperatura de exposición deseada ( $T_e$ ). El ensayo comienza cuando los animales son transferidos de uno a otro acuario, exponiéndolos a una determinada situación experimental; finalizada ésta se mide la longitud y/o el peso de los individuos.

El cálculo de las relaciones lineales entre dos variables, siendo una de ellas prefijada y controlada por el experimentador, se realizó de acuerdo al "Modelo I de regresión lineal simple" (SOKAL y ROHLF, 1979: 449). En los casos donde se estudia la relación entre tres variables, para el ajuste de los planos de regresión se utilizó la técnica de Moroney descrita por FREYRE et al (1980).

Las constantes correspondientes a las regresiones de la relación largo-peso fueron calculadas aplicando la técnica de

"regresión funcional" (RICKER, 1973), donde la pendiente se obtiene efectuando el cociente entre la pendiente calculada por "cuadrados mínimos" y el coeficiente de correlación. El intervalo de confianza para la pendiente de la regresión funcional fué calculado con las fórmulas de Jolicuer y Moismann (RICKER, 1975).

Los tests de "t" para una diferencia de medias y de significación del coeficiente de regresión se han tomado de SOKAL y ROHLF (1979). Para comprobar la significación de la asociación entre dos variables (X-Y), independientemente de sus valores absolutos, se ordenaron sus respectivos valores y se calculó el "coeficiente de correlación ordenada de Kendall (T)". Este método no paramétrico puede verse extensamente en DANIEL (1978: 307), o resumidamente en SOKAL y ROHLF (1979: 582); la hipótesis nula es "X e Y son independientes" y la alternativa "X e Y están asociadas de manera directa (o inversa)".

ORDEN	FAMILIA		N
CYPRINI FORMES	CHARACI DAE	<u>Cheirodon i. interruptus</u> (Jenyns, 1842)	7
	CURIMATI DAE	<u>Curimata gilberti</u> (Quoy y Gaimard, 1824)	29
SILURI FORMES	PIMELODI DAE	<u>Pimelodella laticeps</u> (Eigenmann, 1917)	181
		<u>Rhamdia sapo</u> (Valenciennes, 1840)	47
	TRICHOMYCTERI DAE	<u>Hatcheria macraei</u> (Girard, 1855)	4
	CALLICHTHYI DAE	<u>Callichthys callichthys</u> (Linné, 1758)	5
		<u>Corydoras paleatus</u> (Jenyns, 1842)	297
	LORICARII DAE	<u>Otocinclus arnoldi</u> (Regan, 1909)	4
<u>Hypostomus commersoni</u> (Valenciennes, 1840)		4	
ATHERINI FORMES	JENYNSI I DAE	<u>Jenynsia l. lineata</u> (Jenyns, 1842)	111
	POECILII DAE	<u>Gambusia affinis</u> (Baird y Girard, 1854)	6
		<u>Cnesterodon decemmaculatus</u> (Jenyns, 1842)	859
PERCI FORMES	CICHLI DAE	<u>Phalloceros caudimaculatus</u> (Hensel, 1868)	74
		<u>Cichlasoma facetum</u> (Jenyns, 1842)	244
		<u>Gymnogeophagus australis</u> (Eigenmann, 1907)	5

Tabla II.1. Posición sistemática de las especies de peces tratadas y número total de ejemplares utilizados en experimentación (N).

- 1 - Riberas del Río de la Plata y ambientes lénticos de la zona de Núñez (Capital Federal), 3 de abril de 1983.
- 2 - Canales y zanjones en INTA Delta, Otamendi, Partido de Campana (Bs.As.), 15 de abril de 1983.
- + 3 - Laguna Yalca, Partido de Chascomús (Bs.As.), 22 y 23 de mayo de 1983.
- # 4 - Arroyo Pereira, Partido de Berazategui (Bs.As.), 31 de julio de 1983.
- # 5 - Zanjones y canales próximos al camino en Punta Lara, Partido de Ensenada (Bs.As.), 31 de julio de 1983.
- 6 - Pequeñas lagunas artificiales en las cercanías de Pila, Partido de Pila (Bs.As.), 11 de septiembre de 1983.
- + 7 - Laguna Chis-Chis, Partido de Chascomús (Bs.As.), 9 de noviembre de 1983.
- + 8 - Cañada "El Cazador", Partido de Escobar (Bs.As.), 7 de abril de 1984.
- + 9 - Laguna San Jorge, Partido de Chascomús (Bs.As.), 28 de abril de 1984.
- + 10 - Río Paraná en San Pedro, Partido de San Pedro (Bs.As.), 27 de mayo de 1984.
- 11 - Laguna de Chascomús, Partido de Chascomús (Bs.As.), 1 de junio de 1984.
- + 12 - Río Paraná en San Pedro, 24 de junio de 1984.
- # 13 - Zanjones y canales próximos al camino en Punta Lara, 8 de julio de 1984.

(continúa)

Tabla II.2. Localidades y fechas de captura de los ejemplares utilizados para experimentación; para las señaladas con + se indican características fisicoquímicas en Tabla VII.3., en las indicadas con # se encontró mortandad de peces atribuible al frío (ver sección VII.4.).

- 14 - Arroyo "Los Toldos" en Laguna de Chascomús, 11 de julio de 1984.
- # 15 - Cañada "El Cazador", 27 de agosto de 1984.
- 16 - Laguna de Chascomús, 3 y 24 de noviembre de 1984.
- 17 - Zanjones y canales próximos al camino en Punta Lara, 12 de diciembre de 1984 y 22 de abril de 1985.
- + 18 - Arroyo Valdez en Laguna Chascomús, 26 de abril de 1985.
- + 19 - Laguna Chascomús y Arroyo Valdez en Chascomús, 29 de agosto de 1985.
- + 20 - Laguna Chascomús, 11 de octubre de 1985.
- + 21 - Canales artificiales en Punta Lara, 11 de diciembre de 1985.
- + 22 - Laguna Chascomús, 22 de diciembre de 1985.
- + 23 - Laguna Chascomús, 19 de marzo de 1986.
- + 24 - Arroyo El Pescado (Partido de Berisso, Bs.As.), 11 de abril de 1986.
- + 25 - Laguna Chascomús y canales artificiales en zonas próximas, 19 de diciembre de 1986.
- + 26 - Arroyos y canales artificiales en las proximidades de Fuentes (Sta.Fe), 5 de enero de 1987.
- + 27 - Laguna Chascomús, 21 de enero de 1987.
- 28 - Laguna Chascomús, 27 de febrero de 1987.
- + 29 - Alrededores de la ciudad de Posadas (Misiones), 1 de marzo de 1987.
- 30 - Arroyos y zanjones artificiales en Sierra de la Ventana (Partidos de Tornquist y Cnel. Pringles), 10 y 11 de mayo de 1987.
- 31 - Lago del Bosque en la ciudad de La Plata (Partido de La Plata, Bs.As.), 5 y 12 de junio de 1987.
- 32 - Lago del Bosque en la ciudad de La Plata, 28 de octubre de 1987.
- 33 - Laguna Chascomús, 19 de noviembre de 1987.

Tabla II.2. (continuación).

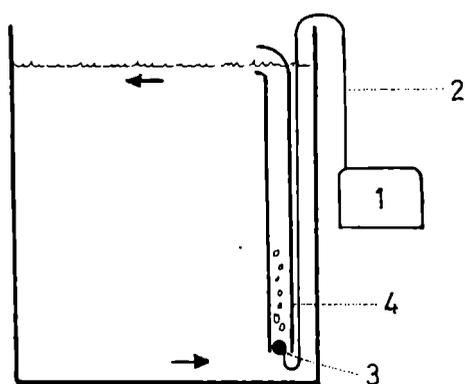


Figura II.1. Bidón de transporte. 1: bombeador de aire a baterías, 2: manguera de polietileno, 3: difusor, 4: caño de PVC.

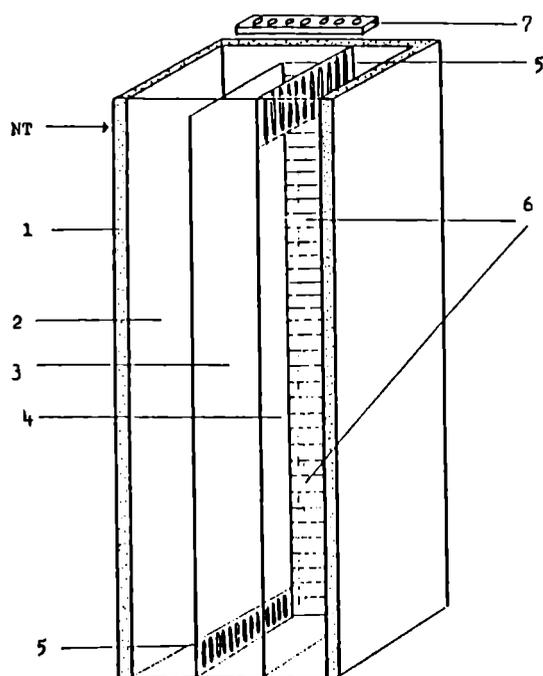


Figura II.2. Cuba para gradientes verticales de temperatura. 1: aislación, 2, 3 y 4: compartimientos izquierdo, central y derecho, 5: rejas, 6: escala, 7: porta termómetros, NT: nivel de trabajo.

### III.METABOLISMO, NIVEL LETAL DE OXIGENO Y RESPIRACION AEREA.

#### III.1.Introducción.

El metabolismo energético es uno de los aspectos fisiológicos de los peces dulceacuícolas que recientemente ha generado un interés considerable en Argentina. FREYRE et al (1981) señalan que "el estudio del metabolismo cuantificando el dispendio energético unido a datos sobre crecimiento, alimentación y composición poblacional permite la integración de esta taxocenosis al balance energético del ecosistema...". La cuantificación de las principales vías energéticas en ecosistemas acuáticos tiene un interés aplicado en la medida que la creciente influencia de industrias contaminantes y la construcción de represas pueden llegar a producir cambios estructurales profundos. En referencia a peces y represas del Río Paraná MARGALEF (1983b: 41) comenta que "hay que esperar una reorganización total del ecosistema, quizá con la expansión de especies que actualmente no son las más abundantes" y en este sentido es importante el conocimiento de los requerimientos de oxígeno de los peces en relación a sus posibilidades de adaptación a las nuevas condiciones (PARMA DE CROUX, 1983c).

La respiración acuática de los peces es un tema ampliamente desarrollado por la ictiofisiología, existiendo excelentes obras de revisión (FRY, 1957; WIMBERG, 1960; PHILLIPS, 1969; BRETT y GROVES, 1979). Tal como lo señala FRY (1957: 23) la tasa metabólica propiamente hablando debería ser medida en términos de rendimiento calorífico (métodos calorimétricos), pero de ordinario se ha tomado la tasa de consumo de oxígeno como una medida general del metabolismo. De los tres métodos utiliza

bles para determinar la tasa de consumo de oxígeno en organismos acuáticos, el más comúnmente empleado es medir la disminución de la concentración de oxígeno en un recipiente cerrado, de manera que la tasa respiratoria del organismo es proporcional a la pendiente de la curva de contenido de oxígeno y tiempo.

En los peces el consumo de oxígeno está influenciado por múltiples factores, entre los más importantes se mencionan: tamaño corporal, nivel de actividad, estado fisiológico, temperatura, salinidad y contenido de oxígeno (y otros gases) del agua. La relación entre tamaño del cuerpo y metabolismo ha sido descrita, por todos los autores, mediante la conocida ecuación de alometría:

$$y = b \cdot P^a$$

donde  $y$  es el consumo de oxígeno por unidad de tiempo y  $P$  el peso del cuerpo.

Por otra parte el consumo de oxígeno aumenta con el aumento de temperatura, y en general un incremento de  $10^{\circ}\text{C}$  provoca que la velocidad de consumo de oxígeno aumente al doble o al triple. Una de las relaciones más difundida y adoptada por numerosos autores (WIMBERG, 1960; SCHMIDT-NIELSEN, 1976; HOAR, 1978) es:

$$y_2 = y_1 \cdot Q_{10}^{(T_2 - T_1/10)}$$

donde  $y_i$  es la velocidad de consumo de oxígeno a la temperatura  $T_i$  y  $Q_{10}$  es una constante que en el caso de los peces y para temperaturas comprendidas entre  $20^{\circ}\text{C}$  y  $30^{\circ}\text{C}$  vale aproximadamente 2 (WIMBERG, 1960). No obstante existen otras relaciones postuladas para vincular ambas variables que pueden verse en FREYRE et al (1980: 420) o más extensamente en FRY (1971: 40).

De acuerdo al nivel de actividad desarrollado (HOAR, 1978: 269; BRETT y GROVES, 1979: 290) se reconocen al menos tres tipos de metabolismo: - standard: situación de mínima actividad observada; - activo: corresponde al más elevado y continuo nivel de actividad alcanzable experimentalmente; - rutina: situación donde todos los movimientos del pez son normales y espontáneos. FRY (1947, 1971) indica que la diferencia entre el metabolismo standard y el activo representa la cantidad de respiración disponible para realizar una actividad. Generalmente en los peces las determinaciones se realizan en un estado de actividad normal que corresponde al metabolismo de rutina (FREYRE et al, 1980; PARMA DE CROUX y LORENZATTI, 1981a).

En función de la fisiología de cada especie hay unas concentraciones mínimas de oxígeno disuelto en el agua por debajo de las cuales la respiración es insuficiente, y si la exposición es prolongada o si el oxígeno disminuye a concentraciones aún menores los peces mueren por anoxia, en términos generales este nivel mínimo no es superior a 4 mg de oxígeno por litro (DOUDOROFF y SHUWAY, 1970); pero numerosas especies de peces pueden sobrevivir a esta condición respirando en el aire.

En la ictiofauna argentina existen numerosas especies de peces capaces de realizar respiración aérea complementaria (RINGUELET, 1975: 40), también llamada respiración bimodal, tomando el oxígeno disuelto en el agua o alternativamente captando aire atmosférico; algunos, como por ejemplo Synbranchus marmoratus, son capaces de sobrevivir fuera del agua por largo tiempo resistiendo a la deshidratación con diversas estrategias; otros, como los pertenecientes al género Hoplosternum, son respiradores aéreos obligados y mueren si no se les permite el libre acceso a la superficie (JOHANSEN, 1970; ver además sección VII.).

Sin embargo en nuestro país solo se ha estudiado el metabolismo de rutina en especies de respiración unimodal (respiración acuática exclusiva) y de las ocho estudiadas solo una pertenece al Orden Siluriformes (ver Tabla III.2.). El tema es de singular interés si se considera que en determinados ambientes los Siluriformes de respiración aérea pueden ser una fracción muy importante de la biomasa presente (CARTER y BEADLE, 1931; NEIFF, 1981: 141).

Corydoras paleatus está ampliamente distribuida en la Argentina, y al igual que las restantes especies del género presenta respiración bimodal; KRAMER y McCLURE (1980) comprobaron que el órgano respiratorio de Corydoras aeneus es la parte posterior del intestino, la captación del aire se realiza por la boca y la expulsión por el ano. El objetivo de este trabajo es la determinación del metabolismo de rutina en C. paleatus en condiciones de respiración acuática exclusiva. Se desea verificar además si C. paleatus es un respirador aéreo obligado, y si la condición de respirador aéreo está asociada a una poca tolerancia a la concentración de oxígeno disuelto; para lo cual se determinan las concentraciones letales en ésta especie y comparativamente en un Siluriforme de respiración acuática exclusiva (Pimelodella laticeps). Experiencias adicionales permiten evaluar la capacidad de sobrevivencia fuera del agua en ambas especies.

### III.2. Materiales y métodos.

Los individuos utilizados fueron capturados en localidades bonaerenses y mantenidos en acuarios durante un tiempo igual o mayor a veinte días antes de la experimentación; las

técnicas de captura y mantenimiento se han descrito en la sección II.1-2. Se utilizaron en total 60 ejemplares de Corydoras paleatus y, con fines de comparación, 35 ejemplares de Pimelodella laticeps. La determinación del consumo de oxígeno de C. paleatus se realizó utilizando la metodología descrita por FREYRE et al (1980). Una vez que se ha introducido al ejemplar en el respirómetro se mantiene el circuito de éste abierto de manera que el agua del acuario circule libremente y el animal no agote innecesariamente el oxígeno mientras se recupera del stress provocado por el manipuleo. Por este motivo en todos los casos se impuso un tiempo de 1 a 2 horas desde la introducción del animal en el respirómetro hasta el cierre del circuito. A partir de ese momento ( $t = 0$ ) se registró la concentración de  $O_2$  dentro de la cámara a intervalos de tiempo regulares, empleándose intervalos de 15, 30 ó 45 minutos, dependiendo esto del tamaño del ejemplar y la temperatura de exposición. El equipo empleado y el método de cálculo para el plano de regresión se han descrito en la sección II.3-4, los detalles de construcción del respirómetro empleado pueden verse en FREYRE et al (1981).

Para la determinación de las concentraciones de oxígeno letal y "puntos de volteo", en C. paleatus y P. laticeps, se utilizó la metodología descrita por PARMA DE CROUX (1983). Esta, esencialmente, consiste en introducir al individuo en el respirómetro realizando observaciones periódicas hasta que el individuo se "voltea" y luego muere por anoxia, registrándose las concentraciones de oxígeno correspondientes. El punto de volteo es definido, por esta autora, como el "momento en que los peces manifestaron disnea pronunciada, incapacidad para mantener el equilibrio, recostándose sobre uno de los flancos o

bien volteándose sobre el dorso y redujeron los desplazamientos". En ambos tipos de experimentos la temperatura de exposición se mantuvo lo más constante posible al nivel deseado. Una vez finalizadas las experiencias se registró el peso fresco de los individuos con una precisión de  $\pm 0,01$  gramo.

En las experiencias donde se estudia el efecto del libre acceso a la superficie las frecuencias de respiraciones aéreas por individuo se calcularon efectuando el cociente entre el número total de respiraciones observadas en el grupo y el número de individuos que compone el grupo.

Para estudiar la capacidad de sobrevivencia fuera del agua se utilizó una cámara de vidrio en la cual los animales son expuestos al aire en condiciones de humedad relativa (HR%) y temperatura controladas. Los animales son retirados del acuario de mantenimiento y colocados en la cámara a un "tiempo inicial" ( $t = 0$ ) a partir de allí se registran los tiempos de muerte individuales, la experiencia finaliza con la muerte del último individuo. Para cada grupo se toma como indicador el "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ), cuya forma de cálculo ya ha sido descrita (sección II.4.).

Las experiencias en las que se estudia la pérdida de peso por deshidratación se efectuaron de la siguiente manera: un individuo es colocado en la cámara de vidrio anteriormente descrita bajo condiciones controladas y suspendido por medio de un delgado hilo de cobre (sujeto a sus espinas pectorales) a una balanza electrónica. En estas condiciones se registra el peso del individuo (con una precisión de  $\pm 0,0001$  gr) a intervalos de tiempo regulares y hasta la muerte del mismo.

### III.3. Resultados.

#### a - Metabolismo.

Utilizando la metodología expuesta se realizaron 20 experiencias, con individuos de 0,57 a 5,53 gramos de peso y temperaturas de exposición comprendidas entre 16,0° y 30,0°C. Los valores de consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ : en  $mg \cdot h^{-1} \cdot gr^{-1}$ ), peso del individuo (P: en gr) y temperatura ( $\bar{T}_e$ : en °C) para cada experiencia realizada se exponen en la Tabla III.1. En base a esos resultados se calculó el plano de regresión que vincula el consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ : variable independiente) con el peso del individuo y la temperatura (P y  $T_e$ : variables independientes). El plano de regresión y la ecuación correspondiente se muestran en la Figura III.1. A los efectos de la comparación, se compilaron los datos de metabolismo para distintas especies dulceacuícolas de Argentina, en cada caso la ecuación original propuesta fué recalculada para una temperatura de 20°C (Tabla III.2.).

#### b - Niveles letales de oxígeno disuelto.

Se realizaron 20 experiencias con Pimelodella laticeps (1,24 a 18,58 gramos) y 16 con Corydoras paleatus (0,51 a 5,53 gramos) registrándose las concentraciones de oxígeno correspondientes a letalidad y "punto de volteo". Para cada experiencia la concentración de oxígeno se expresó en miligramos por litro y como porcentaje de saturación (a la temperatura de exposición), los conjuntos de datos para cada especie se exponen en las Tablas III.3. y III.4. y se representan en las Figuras III.2. y III.3. Para cada especie se calcularon las rectas de regresión, entre el nivel letal de oxígeno, expresado en porcentaje

de saturación ( $y$ : variable independiente) y el logaritmo del peso o el peso ( $\log P$  ó  $P$ ) expresado en gramos. Las ecuaciones respectivas se exponen en la Tabla III.5. Los datos disponibles para otras especies neotropicales dulceacuícolas se han recopilado y expuesto en la Tabla III.6.

#### c - Respiración aérea y sobrevivencia fuera del agua.

Se han observado dos tipos básicos de ascensos respiratorios. En el primer caso el animal se encuentra reposando o alimentándose en el fondo, en un momento dado se dirige directamente a la superficie realiza una captación de aire ("respiración") y vuelve al fondo inmediatamente. La maniobra en total dura dos o tres segundos. En el segundo caso el animal asciende pero no llega a la superficie, deteniéndose a un par de centímetros de ésta. En este punto puede volver rápidamente al fondo sin tomar aire o bien nadar cerca de la superficie por espacio de 30 a 80 segundos, luego "respirar" y volver al fondo.

La captación de aire se realiza sacando el hocico fuera del agua por breves instantes, es frecuente que realicen dos o tres captaciones consecutivas antes de volver al fondo. No obstante haber mantenido en cautividad muchos ejemplares de Corydoras paleatus por un largo período de tiempo, en muy pocos casos se observó la expulsión de burbujas de aire por el ano. En cambio, se observó frecuentemente la expulsión de aire por ambos opérculos luego que el animal captó aire en la superficie y comienza el descenso.

Con el propósito de evaluar si Corydoras paleatus es un respirador aéreo obligado se realizó la siguiente experiencia. En un acuario de 32 cm de profundidad se colocaron dos gru

pos de peces de cuatro ejemplares cada uno. El "grupo A" está imposibilitado de realizar respiración aérea, debido a una reja plástica colocada a 10 cm de la superficie y paralela a ésta. El "grupo B" tiene libre acceso a la superficie y se toma como testigo.

El agua es aireada por burbujeo constante de aire comprimido en la cámara del "grupo B". Por medio de un filtro eléctrico se provocó una circulación continua de agua entre ambas cámaras a razón de 150 litros por hora. La temperatura del agua se controló cuatro veces por día, el valor máximo registrado fué de 29,15°C (día 2) y el mínimo de 21,95°C (día 23), el valor medio fué de 25,7°C. La concentración de oxígeno disuelto se determinó día por medio, el valor máximo fué de 8,0 mg/litro y el mínimo de 4,1 mg/litro, que corresponden al 93 y 54% de saturación respectivamente. La experiencia se prolongó por espacio de 24 días, computándose el porcentaje de sobrevivientes y el número de ascensos respiratorios ("intentos de ascensos" en el grupo A) de cada grupo. En estas condiciones, los resultados obtenidos se resumen en la siguiente tabla:

	GRUPO A	GRUPO B
Frecuencia de ascensos respiratorios	27,5 ascen./ind.hora	0,5 ascen./ind.hora
Porcentaje de sobrevivientes	75 %	100 %

Para determinar la capacidad de sobrevivencia fuera del agua de Corydoras paleatus y de Pimelodella laticeps, lotes de 5 ejemplares fueron expuestos al aire atmosférico en dos condiciones de humedad relativa (HR%) distintas y hasta la muerte de todos los individuos del grupo. En todos los casos los individuos fueron aclimatados a una  $T_a = 20,1^\circ\text{C}$  ( $T_{aM} = 20,6^\circ\text{C}$  ;

Tam = 19,5°C). La temperatura de exposición (Te) utilizada fue de 21,6°C. Como indicador se utilizó el "tiempo de resistencia del 50%" (tR50), y una de las experiencias en Corydoras paleatus se repitió tres veces bajo las mismas condiciones (HR > 90%). En las condiciones expuestas los tR50 obtenidos (expresados en minutos), para las dos especies y en las dos condiciones de humedad son:

ESPECIE	HUMEDAD RELATIVA	
	> 90 %	59,4 % a 48,6 %
<u>Corydoras paleatus</u>	815,76	
	936,60	229,01
	1002,84	
<u>Pimelodella laticeps</u>	323,48	110,77

Con el objeto de evaluar si la deshidratación se produce de igual manera en C. paleatus y P. laticeps, cinco individuos de cada especie fueron sometidos al aire atmosférico en condiciones de deshidratación (HR = 59,4% a 48,6% y Te = 21,6°C) y se registró el peso corporal a intervalos de tiempo regulares hasta que se produjo la muerte de los mismos. A los efectos de estandarizar los valores obtenidos, el peso corporal se ha expresado en todos los casos como porcentaje del peso inicial. Las cinco curvas de deshidratación obtenidas para las dos especies en cuestión se muestran en las Figuras III.4. y III.5.

Las velocidades de deshidratación calculadas gráficamente a partir de las curvas mencionadas son de 0,63 a 0,48 % del peso cada 10 minutos en C. paleatus y de 1,32 a 0,85 % del peso cada 10 minutos en P. laticeps. El peso promedio al momento de producirse la muerte es 84,7% en Corydoras paleatus y del 86,1% en Pimelodella laticeps.

### III.4. Conclusiones y discusión.

#### a - Metabolismo.

El exámen de las ecuaciones que vinculan el consumo de oxígeno con el peso (Tabla III.2.) muestra que C. paleatus es altamente atípica, su tasa metabólica es la menor de todas las compiladas; en particular llama la atención el excesivamente bajo valor de "a", que refleja el grado de dependencia del metabolismo con el peso ( $a = 0,4096$ ).

El valor del exponente "a" es un tema largamente discutido, si las tasas metabólicas fueran realmente proporcionales a la superficie y si la forma del cuerpo no cambia el valor del exponente debería ser 0,67 (= 2/3, SCHMIDT-NIELSEN, 1976: 174), y si fuesen proporcionales al peso el exponente sería de 1. Una discusión detallada sobre aspectos teóricos del tema puede verse en BERTALANFFY (1976: 170) o en WIMBERG (1960: 75). FRY (1957: 35) cita para el exponente "a" un valor medio de 0,85 pero con valores que varían de 0,5 a 0,9, BRETT y GROVES (1979: 294) citan valores medios de 0,86 y 0,70. WIMBERG (1960: 85) ha compilado los datos de metabolismo para más de 300 especies de peces, determinando las siguientes relaciones para una temperatura de 20°C:

Ec. 1 Cyprinidos	$y = 0,336 \cdot P^{0,80}$	$a = 0,80 \pm 0,044$
Ec. 2 Cyprinodontiformes	$y = 0,192 \cdot P^{0,71}$	$a = 0,71 \pm 0,042$
Ec. 3 Peces de agua dulce en general (266 datos)	$y = 0,297 \cdot P^{0,81}$	$a = 0,81 \pm 0,014$

Este mismo autor postula además una relación general para todos

los peces:

$$\text{Ec. 4} \quad y = 0,3 \cdot P^{0,8}$$

que ha sido adoptada, entre otros autores, por MARGALEF (1983a: 563). WIMBERG (1960: 105) señala que un valor experimental de "y" no difiere en general en más de 1,43 veces (en cualquier dirección) de lo calculado a través de la Ec. 4, comentando que esto no excluye la posibilidad de desviaciones considerables en casos individuales resultantes de las peculiaridades de una especie. Según la Ec. 4 el metabolismo total de una Corydoras paleatus de 5 gr de peso debería ser de 1,087 mg de O<sub>2</sub>/hora, este valor es más del doble que el calculado (0,542) en la Tabla III.2.

Dentro de este esquema Corydoras paleatus puede ser considerada una "especie peculiar". Debe tenerse en cuenta que los datos de WIMBERG (1960) (así como los de Tabla III.2.) se refieren fundamentalmente a peces "típicos" con escamas, prácticamente se carece de datos sobre Siluriformes. En este sentido los que poseen una proporción relativamente alta de tejidos pesados (Doradidae, Loricariidae, Callichthyidae) son de singular interés ya que su metabolismo es prácticamente desconocido.

Otro caso "atípico" que surge del examen de la Tabla III.2. es Pimelodus maculatus, el consumo allí calculado para 5 gramos de peso es de 1,952 mg de O<sub>2</sub>/hora, este dato prácticamente duplica al valor teórico señalado por WIMBERG (1960) ya comentado. Nuevamente se puede utilizar el argumento anterior, un animal con una probable baja proporción de tejidos pesados tiene un metabolismo relativamente alto. En este punto pueden plantearse distintas hipótesis referidas en particular a qué

proporción del peso total del cuerpo corresponde a tejidos óseos en los diferentes grupos ecológicos de peces y como se relaciona con la tasa metabólica; un segundo aspecto es si esta proporción es constante en todo el rango de tallas o si el grado de osificación aumenta con la edad.

PARMA DE CROUX (1983a: 222) es la primera en la Argentina en señalar que determinadas diferencias metabólicas podrían atribuirse a características ecológicas de la especie. Este concepto ya fue enunciado anteriormente por WIMBERG (1960: 122) postulando que para la comparación de los metabolismos de especies de distintos grupos ecológicos se debe considerar que las diferencias conciernen primero a la actividad y movilidad de los peces, lo que determina su modo de vida, por lo cual estas diferencias deben ser estudiadas bajo metabolismo activo. Estas consideraciones están destinadas a remarcar la necesidad de estudios fisiológicos y anatómicos en Siluriformes que puedan integrarse en una caracterización tipológica y ecológica de los mismos.

#### b - Niveles letales de oxígeno disuelto.

Corydoras paleatus es un respirador aéreo y en condiciones normales un porcentaje muy importante de su consumo total de oxígeno proviene del aire, por lo que la situación de muerte por asfixia (así como la de respiración acuática total descrita en el punto anterior) son situaciones atípicas.

El análisis de correlación entre los niveles de oxígeno letal y el peso (P) del cuerpo (o  $\log P$ ), tanto en Corydoras paleatus como en Pimelodella laticeps, arrojó resultados no significativos ( $p < 0,05$ ) (Tabla III.5.); tal como se podía suponer

observando la gran variación individual en los respectivos diagramas de dispersión (Figuras III.2. y III.3.). En base a esto la concentración (% de saturación) de oxígeno letal y de volteo para ambas especies puede expresarse convenientemente a través de los valores medios ( $\bar{x}$ ) y su desviación típica (s):

	Volteo			Letal		
	$\bar{x}$	s	N	$\bar{x}$	s	N
<u>Pimelodella laticeps</u>	13,10	4,31	15	10,81	4,25	20
<u>Corydoras paleatus</u>	12,64	3,57	11	8,63	4,99	16

Las diferencias entre los valores medios de concentración de oxígeno letal de Pimelodella laticeps y Corydoras paleatus son no significativas ( $t_s = 1,416 < t_{(0,05; 34)} = 2,042$ , n.s.); no obstante ser un respirador aéreo C. paleatus muestra una sensibilidad similar a las bajas concentraciones de  $O_2$  disuelto que P. laticeps.

La gran variación de la resistencia que existe entre individuos de una misma especie parece ser relativamente frecuente (DOUDOROFF y SHUMWAY, 1970). PARMA DE CROUX (1983c:94) en relación a Hoplias malabaricus señala que "los peces pequeños serían menos tolerantes a las bajas tensiones de oxígeno", ésto concuerda con lo señalado por DOUDOROFF y SHUMWAY (1970). El que no exista correlación entre susceptibilidad y peso corporal, en C. paleatus y P. laticeps, puede ser atribuido al pequeño rango de tallas de estas especies.

En la Tabla III.6., donde se expusieron los valores letales y de volteo (en mg  $O_2$  / l) para varias especies, puede observarse que los rangos de variación son muy amplios y superponen en casi todas las especies estudiadas. La menos resistente

parece ser Plagioscion squamosissimus y la más resistente Trachycorystes sp., todas las restantes ocupan posiciones intermedias. BRAGA (1975: 240) menciona que en dos especies de Serrasalmus el volteo se produce a una concentración promedio de 0,65 mg O<sub>2</sub>/l, y DROSTE et al (1982: 45) indica que Lebistes reticulatus sobrevive en concentraciones inferiores a 0,715 mg O<sub>2</sub>/l.

Las concentraciones máximas que producen alteraciones respiratorias y volteo en las especies neotropicales mencionadas varían entre 0,28 y 2,14 mg O<sub>2</sub>/l, siendo algo menores que los valores críticos generales de 1 a 3 mg O<sub>2</sub>/l reportados por diversos autores (DOUDOROFF y SHUMWAY, 1970; DAVIS, 1975; MARGALEF, 1983a).

#### c - Respiración aérea y sobrevivencia fuera del agua.

KRAMER y McCLURE (1980) comprobaron que el órgano respiratorio en Corydoras aeneus es la parte posterior del intestino y que la expulsión de aire se realiza por el ano. La frecuencia de ascensos respiratorios depende fundamentalmente de la presión parcial de oxígeno y esta frecuencia sufre modificaciones significativas por la variación de profundidad, los mismos autores (1981) también han indicado que la duración de la respiración aérea depende de la profundidad. Los resultados experimentales ya expuestos y que se comentan a continuación, concuerdan en términos generales con los señalados para C. aeneus.

C. paleatus es evidentemente un respirador aéreo, pero se pone en duda que la expulsión del aire se realice por el ano. La frecuencia de ascensos respiratorios varió entre 0,5 a 29 ascensos individuo/hora bajo condiciones diversas de oxígeno di -

suelto, profundidad y acceso a la superficie.

Los resultados de la experiencia donde no se les permite el acceso a la superficie (pág. 41) muestran que dentro del rango de temperaturas experimentales y concentraciones de oxígeno no mayores al 54% de saturación (4,1 mg O<sub>2</sub>/l) C. paleatus no es un respirador aéreo obligado. La muerte de un individuo del grupo "A" (el día 15) probablemente se deba a condiciones particulares del mismo. De manera similar, para C. aeneus se ha indicado que sin acceso a la superficie mueren con concentraciones menores a 1 mg O<sub>2</sub>/l; mientras que si la concentración es de 7 mg O<sub>2</sub>/l sobreviven más de 9 días pero con una frecuencia de 33 "intentos de ascenso"/individuo . hora.

Los ejemplares de C. paleatus imposibilitados de efectuar respiración aérea se encuentran evidentemente afectados, pues el número de intentos respiratorios es muy elevado en comparación con el otro grupo. Por otra parte nadan de manera sumamente anormal, no se pueden mantener a media agua y permanentemente están contra el fondo. En base a esto, parece claro que la respiración aérea es un factor que contribuye de manera importante a la flotabilidad de estos organismos.

Con valores relativamente altos de concentración de oxígeno disuelto (4,6 mg/litro a 25,75°C, corresponde a 57,4 % de saturación), y una profundidad de 32 cm, la frecuencia de ascensos en C. paleatus es de 0,5 asc./individuo . hora. Para C. aeneus KRAMER y McCLURE (1980) indican que con concentraciones mayores a 7 mg O<sub>2</sub>/l la frecuencia es de 1 a 3 ascensos/individuo . hora (a 21 cm de profundidad).

Fuera del agua los peces, en general, sufren tres pro-

cesos que de forma simultánea conducen a la muerte, estos son : respiración insuficiente (en mayor o menor grado), pérdida de agua por evaporación a través de las superficies lo que implica el aumento de la concentración del medio interno, y pérdida de agua y electrólitos por orina.

Los resultados obtenidos muestran que, tanto en Pimelodella laticeps como en Corydoras paleatus el tiempo que sobreviven fuera del agua depende de la humedad relativa del aire, obsérvese que los  $t_{R50}$  de ambas especies se incrementan al aumentar la humedad relativa del ambiente; esto se debe a que la pérdida de agua por evaporación disminuye al aumentar la humedad relativa. Por otra parte los  $t_{R50}$  obtenidos para C. paleatus son aproximadamente tres veces mayores que los obtenidos para P. laticeps.

Las curvas de deshidratación, presentadas en las Figuras III.4. y III.5., muestran en todos los casos (independientemente de la especie) que durante la primera hora (aprox.) se pierde agua muy rápidamente, mientras que luego la curva se estabiliza y la pérdida de agua se produce a velocidad relativamente constante. Esto se debe a que en un primer momento se pierde el agua de "escurrimiento", o dicho de otro modo, el agua que está sobre la superficie del cuerpo y la retenida en la cavidad branquial. Luego de esto las ulteriores pérdidas se deben a evaporación a través de las superficies y orina.

Las cinco curvas de deshidratación correspondientes a P. laticeps (Figura III.5.) se muestran "ordenadas". Es decir, individuos de menor peso corporal tienen velocidades (pendientes) de deshidratación mayores que los individuos más pesados. Esto probablemente se debe a que los animales más pequeños tie-

nen más superficie (por unidad de volúmen) por lo que se deshidratan más rápidamente. Este hecho no se observa en C. paleatus (Figura III.4.), posiblemente porque los cinco individuos utilizados tienen tamaños muy similares. El peso de los individuos al momento de producirse la muerte fué de 84,7% en C. paleatus y de 86,1% en P. laticeps, estas diferencias estadísticamente son "no significativas" ( $t_s = 0,6668 < t(0,05; 8) = 2,306$ ).

Por último P. laticeps pierde agua a una velocidad que es aproximadamente dos veces mayor a la de C. paleatus en las mismas condiciones. Esto se debe a que el tegumento de Corydoras paleatus es diferente al de Pimelodella laticeps, en este sentido las dos hileras de placas óseas en los flancos de C. paleatus constituyen en parte una barrera que impide o retarda la pérdida de agua por evaporación. Es por ésto que la elevada capacidad de sobrevivir fuera del agua de C. paleatus no se debe atribuir sólo al fenómeno de respiración aérea, sino también a su baja velocidad de deshidratación.

P (gr)	$\bar{T}_e$ (°C)	$\Delta O_2$ (mg . h <sup>-1</sup> . gr <sup>-1</sup> )
0,57	18,70	0,345377
0,57	26,55	0,451714
0,60	16,00	0,174543
0,64	30,00	0,968200
0,80	24,65	0,219994
1,06	23,40	0,475456
1,06	23,80	0,557015
1,27	21,20	0,558299
1,63	29,50	0,261600
1,81	24,15	0,441909
2,22	27,15	0,234426
2,57	27,80	0,280568
3,11	18,80	0,104844
3,17	28,35	0,181357
3,56	16,20	0,107241
3,57	15,45	0,080077
4,11	21,05	0,099311
4,38	24,45	0,145280
4,80	17,90	0,131016
5,53	27,20	0,150600

Tabla III.1. Corydoras paleatus, consumo de oxígeno expresado en miligramos por hora y por gramo de pez ( $\Delta O_2$ ) en 20 ejemplares. Para cada experiencia se indica además el peso del individuo (P) y la temperatura de exposición ( $\bar{T}_e$ ).

Especie	y = b · P <sup>a</sup>	y					Referencia
		P = 1	P = 5	P = 1	P = 5	P = 5	
<u>Oligosarcus jenynsi</u>	0,312366 · P <sup>0,815385</sup>	0,312366	1,160362	0,312366	1,160362	0,312366	FREYRE et al 1984.
<u>Astyanax eigenmanniorum</u>	0,311533 · P <sup>0,841908</sup>	0,311533	1,207737	0,311533	1,207737	0,311533	FREYRE et al 1982.
<u>Bryconamericus iheringi</u>	0,323367 · P <sup>0,810275</sup>	0,323367	1,191389	0,323367	1,191389	0,323367	FREYRE et al 1980.
<u>Hoplias malabaricus</u>	0,588 · P <sup>0,543</sup>	0,588	1,409023	0,588	1,409023	0,588	PARMA DE CROUX 1983, a.
<u>Apareiodon affinis</u>	0,473283 · P <sup>0,7398</sup>	0,473283	1,556750	0,473283	1,556750	0,473283	PARMA DE CROUX et al 1981, a.
<u>Prochilodus platensis</u>	0,523 · P <sup>0,67</sup>	0,523	1,537487	0,523	1,537487	0,523	PARMA DE CROUX 1983, b.
<u>Pimelodus maculatus</u>	0,780 · P <sup>0,570</sup>	0,780	1,952124	0,780	1,952124	0,780	PARMA DE CROUX et al 1981, b.
<u>Corydoras paleatus</u>	0,280130 · P <sup>0,409600</sup>	0,280130	0,541574	0,280130	0,541574	0,280130	
<u>Odontesthes b. bonariensis</u>	0,350930 · P <sup>0,758711</sup>	0,350930	1,189972	0,350930	1,189972	0,350930	FREYRE et al 1981.

Tabla III.2. Consumo de oxígeno (y: en mg O<sub>2</sub> · hora<sup>-1</sup>) en función del peso fresco (P: en gramos) para nueve especies de peces de agua dulce de la Argentina. Las respectivas ecuaciones están recalculadas para una temperatura de 20°C; se indica además el consumo total calculado para individuos de uno y cinco gramos de peso (P = 1, P = 5) en las distintas especies.

P (gr)	Te (°C)	Concentración de O <sub>2</sub>			
		Volteo		Letal	
		mgr . l <sup>-1</sup>	% sat	mgr . l <sup>-1</sup>	% sat
0,51	21,30	0,800	9,259	0,425	4,919
0,57	18,70	1,600	17,660	1,200	13,245
0,57	26,55	-	-	1,700	21,465
0,60	16,00	0,900	9,414	0,675	7,061
0,64	30,00	-	-	0,325	4,316
1,06	23,40	0,850	10,204	0,700	8,403
1,27	21,20	0,950	10,983	0,500	5,780
1,63	29,50	-	-	0,270	3,562
1,81	24,15	-	-	0,250	3,041
2,57	27,80	1,525	19,627	0,900	11,583
3,17	28,35	0,700	9,091	0,400	5,195
3,56	16,20	-	-	0,600	6,303
4,11	21,05	1,050	12,111	0,675	7,785
4,38	24,45	1,250	15,263	1,175	14,347
4,80	17,90	1,050	11,413	0,675	7,337
5,53	27,20	1,100	14,031	1,075	13,712

Tabla III.3. Corydoras paleatus, concentraciones de oxígeno letal y de volteo (expresadas en miligramos por litro y como porcentaje de saturación) en 16 ejemplares. Para cada experiencia se indica además el peso del individuo (P) y la temperatura de exposición (Te).

P (gr)	Te (°C)	Concentración de O <sub>2</sub>			
		Volteo		Letal	
		mgr . l <sup>-1</sup>	% sat	mgr . l <sup>-1</sup>	% sat
1,24	27,87	1,250	16,108	1,225	15,786
1,41	26,68	1,050	13,291	1,000	12,658
1,96	15,40	0,375	3,874	0,150	1,550
2,46	15,75	0,700	7,292	0,550	5,729
2,50	28,10	1,300	16,796	1,075	13,889
2,53	23,45	-	-	0,850	10,204
3,39	23,85	0,800	9,673	0,800	9,673
5,34	16,75	1,375	14,581	1,050	11,135
6,12	27,55	1,325	16,965	1,275	16,325
6,13	27,50	-	-	0,950	12,164
6,86	23,15	0,750	8,971	0,725	8,672
7,35	21,30	-	-	0,650	7,523
7,97	27,10	0,875	11,146	0,775	9,873
9,00	24,05	1,100	13,366	0,900	10,936
12,60	16,18	-	-	0,500	5,252
12,89	24,45	1,050	12,836	1,025	12,531
13,53	18,17	-	-	0,500	5,464
14,25	27,35	1,125	14,386	1,000	12,788
15,87	28,15	1,300	16,839	1,300	16,839
18,58	27,20	1,600	20,408	1,350	17,219

Tabla III.4. *Pimelodella laticeps*, concentraciones de oxígeno letal y de volteo (expresadas en miligramos por litro y como porcentaje de saturación) en 20 ejemplares. Para cada experiencia se indica además el peso del individuo (P) y la temperatura de exposición (Te).

Espece		r	N
<u>Corydoras paleatus</u>	$z = 0,31355 \cdot P + 7,90761$	0,1087	16
	$z = -0,25665 \cdot \log P + 8,68523$	-0,0195	16
<u>Pimelodella laticeps</u>	$z = 0,18846 \cdot P + 9,37837$	0,2364	20
	$z = 1,61137 \cdot \log P + 9,59532$	0,1387	20

Tabla III.5. Corydoras paleatus y Pimelodella laticeps, ecuaciones ensayadas para relacionar el nivel de oxígeno letal (z) expresado como porcentaje de saturación con el peso del individuo (P) expresado en gramos. Se indica además el coeficiente de correlación (r) y el número de pares de datos (N).

Especie	Peso (gr)	Temperatura (°C)	Concentración de oxígeno (mg/l)			referencia
			mínima de supervivencia	volteo	letal	
<u>Prochilodus platensis</u>	#	-	-	-	< 0,60	DIONI et al 1975
<u>Hoplias m. malabaricus</u>	3,20-124,7	13,0-28,0	2,00	0,35-0,90 (0,585)	0,30-0,80 (0,500)	PARMA DE CROUX 1983a
<u>Pimelodella laticeps</u>	1,24-18,58	15,4-28,2	-	0,37-1,60 (1,065)	0,10-1,35 (0,882)	-
<u>Corydoras paleatus</u>	0,51-5,53	16,0-30,0	-	0,70-1,60 (1,070)	0,25-1,70 (0,722)	-
<u>Trachycorystes sp.</u>	38,0-55,0	28,5-29,0	3,21	0,23-0,28 (0,264)	-	BASTOS 1956
<u>Astronotus ocellatus</u>	38,0-62,0	27,3-28,5	2,65	0,26-0,44 (0,376)	-	BASTOS 1956
<u>Plagioscion squamosissimus</u>	16,0-20,0	29,5-30,0	4,00	0,94-2,14 (1,532)	-	BASTOS 1956

Tabla III.6. Concentraciones de oxígeno disuelto correspondientes a la mínima de supervivencia, punto de volteo y letal en siete especies de peces de agua dulce; se señalan los valores mínimos-máximos y el promedio entre paréntesis. Para cada especie se indica además el rango de pesos y temperaturas de experimentación.

# Corresponde a individuos de 11,5 a 17,5 cm. de longitud standard.

$$\Delta O_2 = \frac{0,0034404 \cdot \bar{T}_e^{1,4686443}}{P^{0,590400}}$$

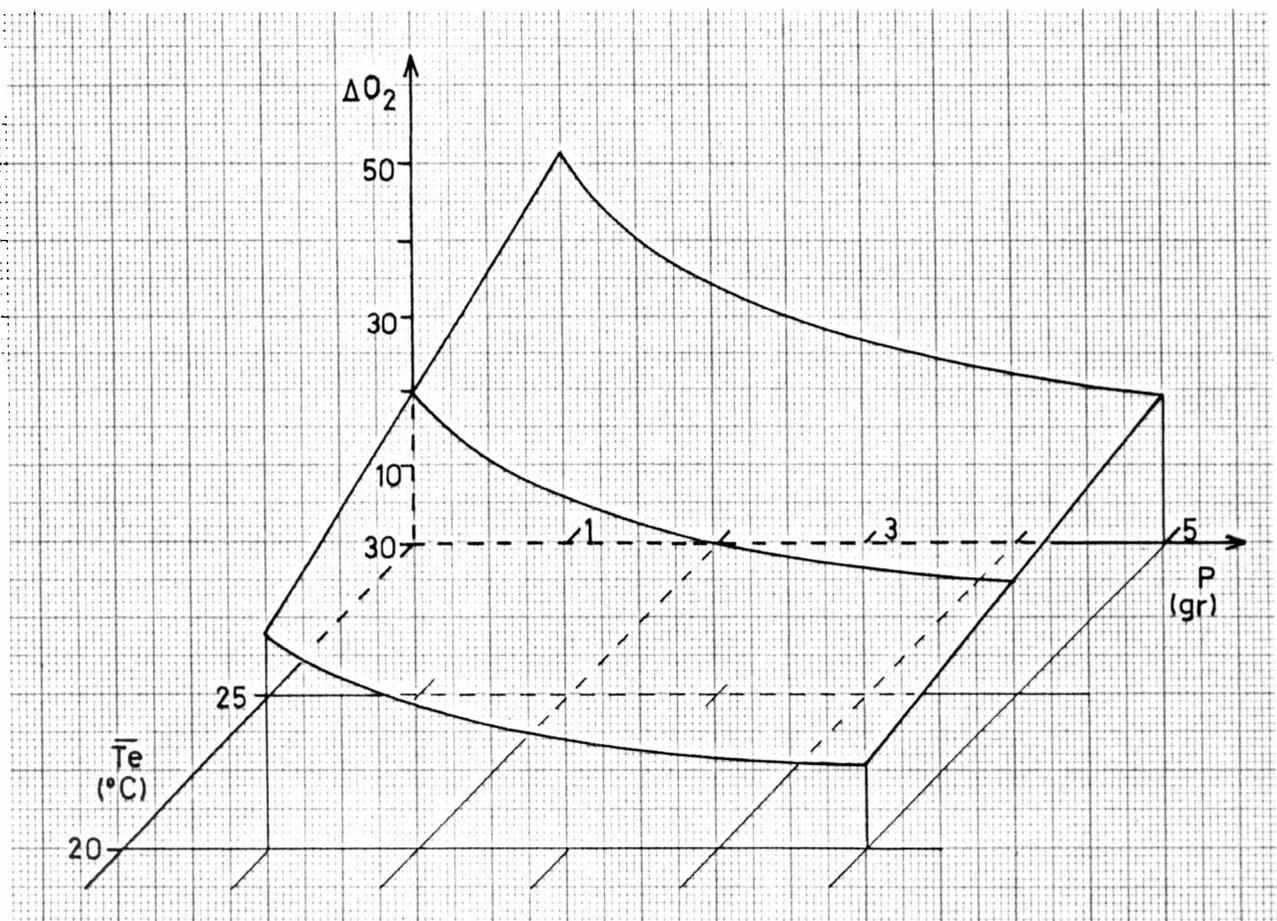


Figura III.1. Corydoras paleatus, ecuación y plano de regresión de la tasa de consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ ) en función de la temperatura de exposición ( $\bar{T}_e$ ) y el peso del individuo ( $P$ );  $N = 20$ ;  $S = 0,0994$ ;  $r = 0,7880$ . A partir de datos de Tabla III.1.  $\Delta O_2$ : en  $\text{mg} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gr}^{-1}$ .

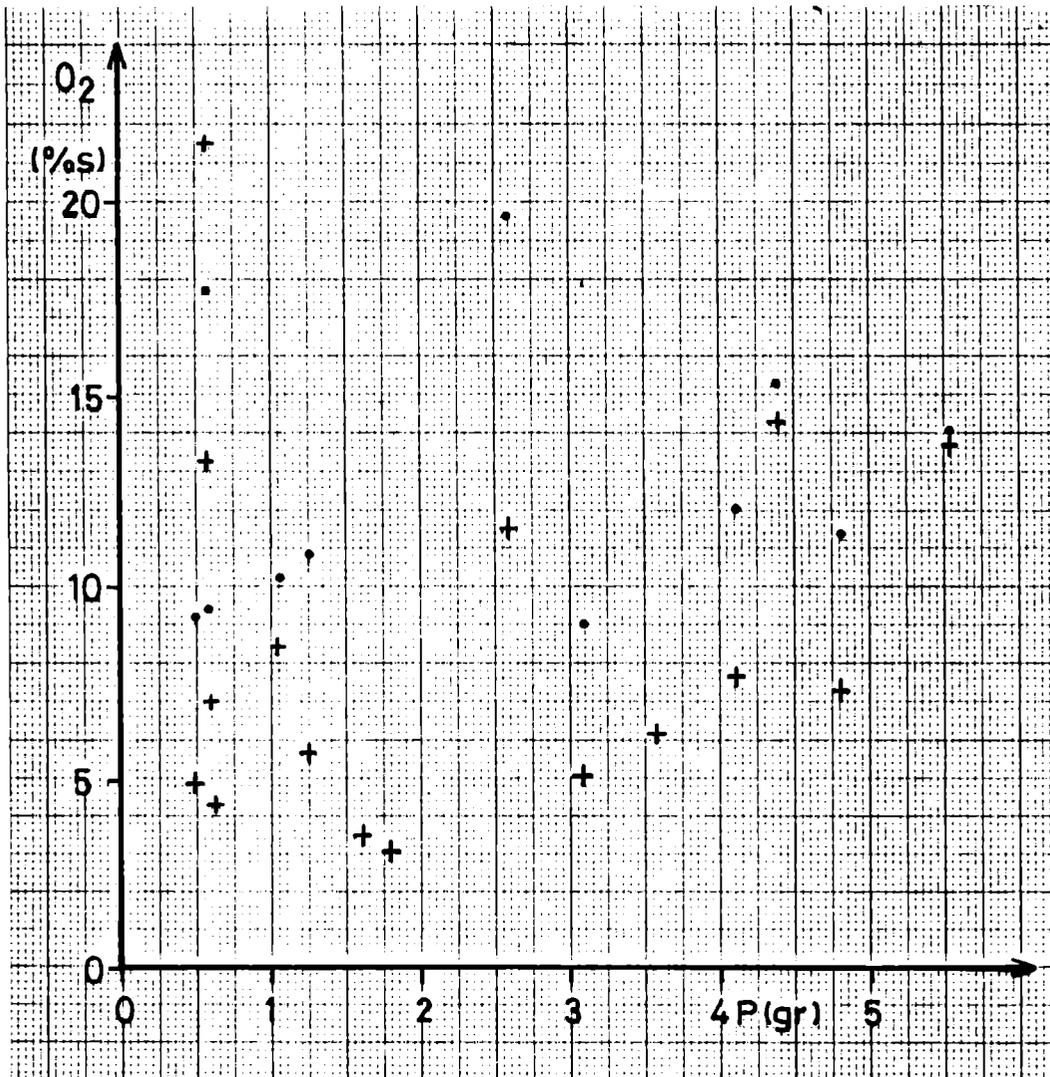


Figura III.2. Corydoras paleatus, diagrama de dispersión de niveles de oxígeno disuelto ( $O_2$ ) correspondientes al punto de volteo (•) o muerte (+) en función del peso del individuo (P), según datos de Tabla III.3.

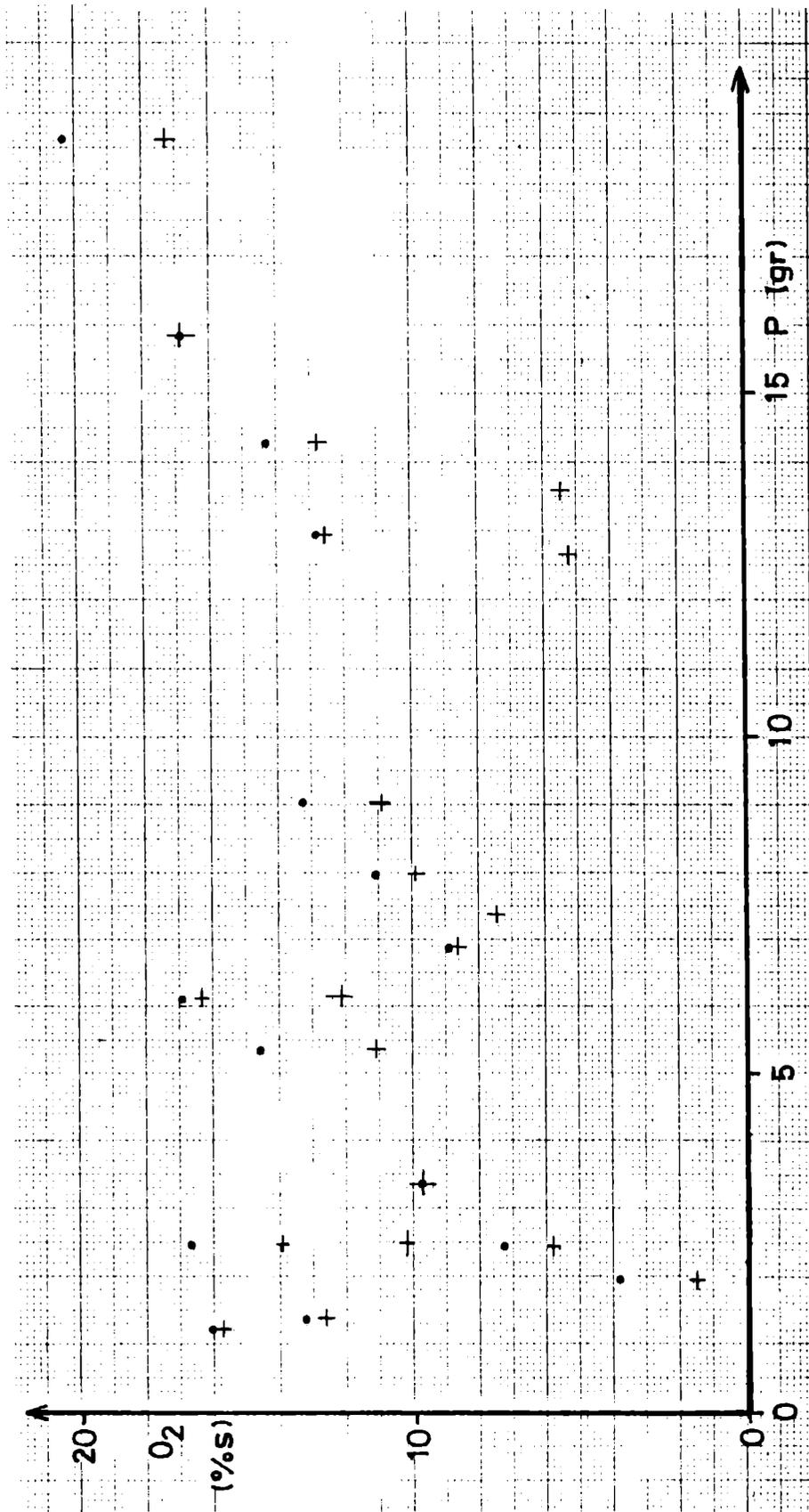


Figura III.3. Pimelodella laticeps, diagrama de dispersión de niveles de oxígeno disuelto ( $O_2$ ) correspondientes al punto de volteo (•) o muerte (+) en función del peso del individuo (P), según datos de

Tabla III.4.

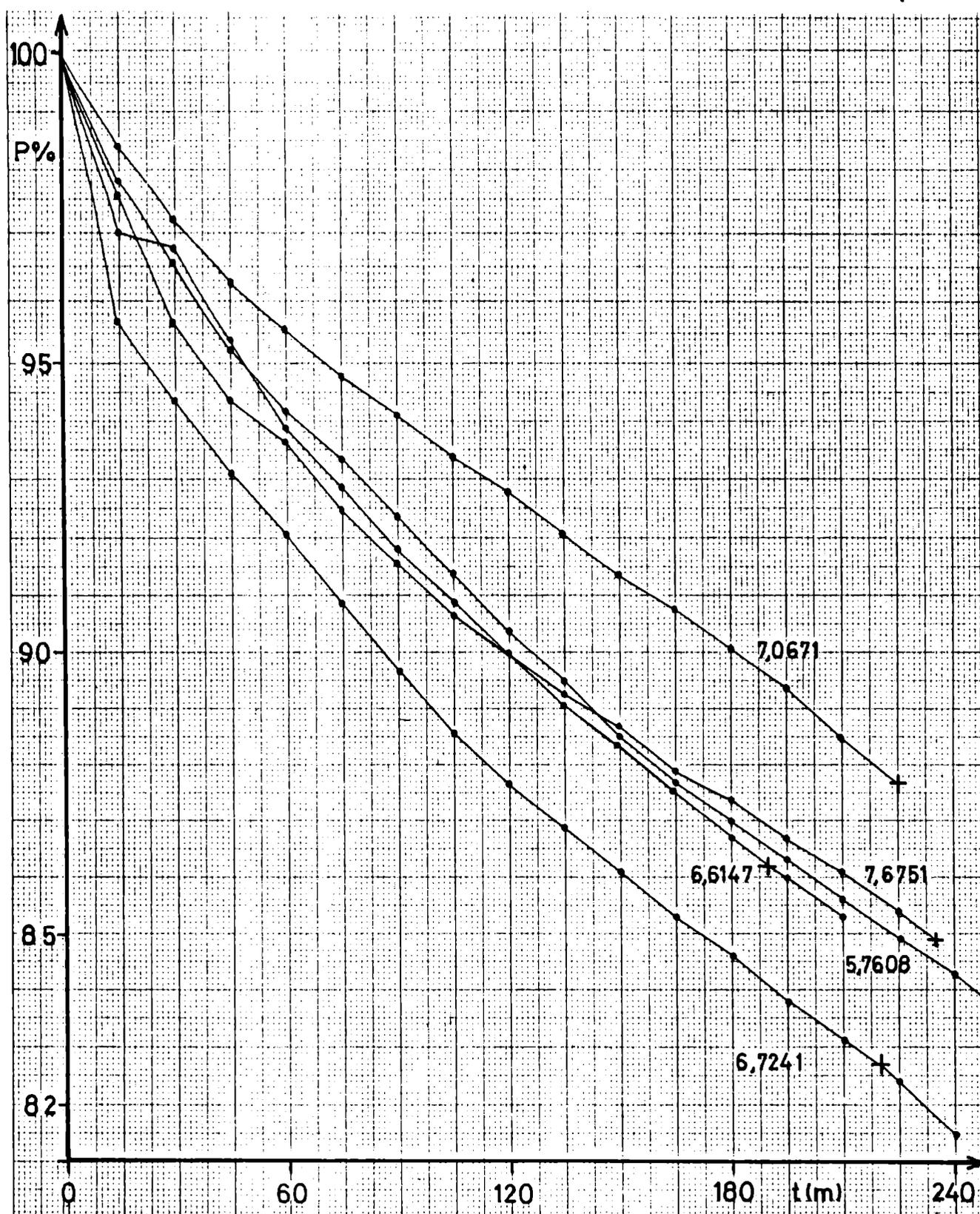


Figura III.4. *Corydoras paleatus*, porcentaje del peso (%P) en función del tiempo (t) en condiciones de deshidratación (HR = 59,4% a 48,6%). El número asociado a cada curva indica el peso inicial en gramos, y la cruz (+) indica el momento en que se produjo la muerte del individuo. El ejemplar de 5,7608 gr murió a los 285 m con 82,2%P.

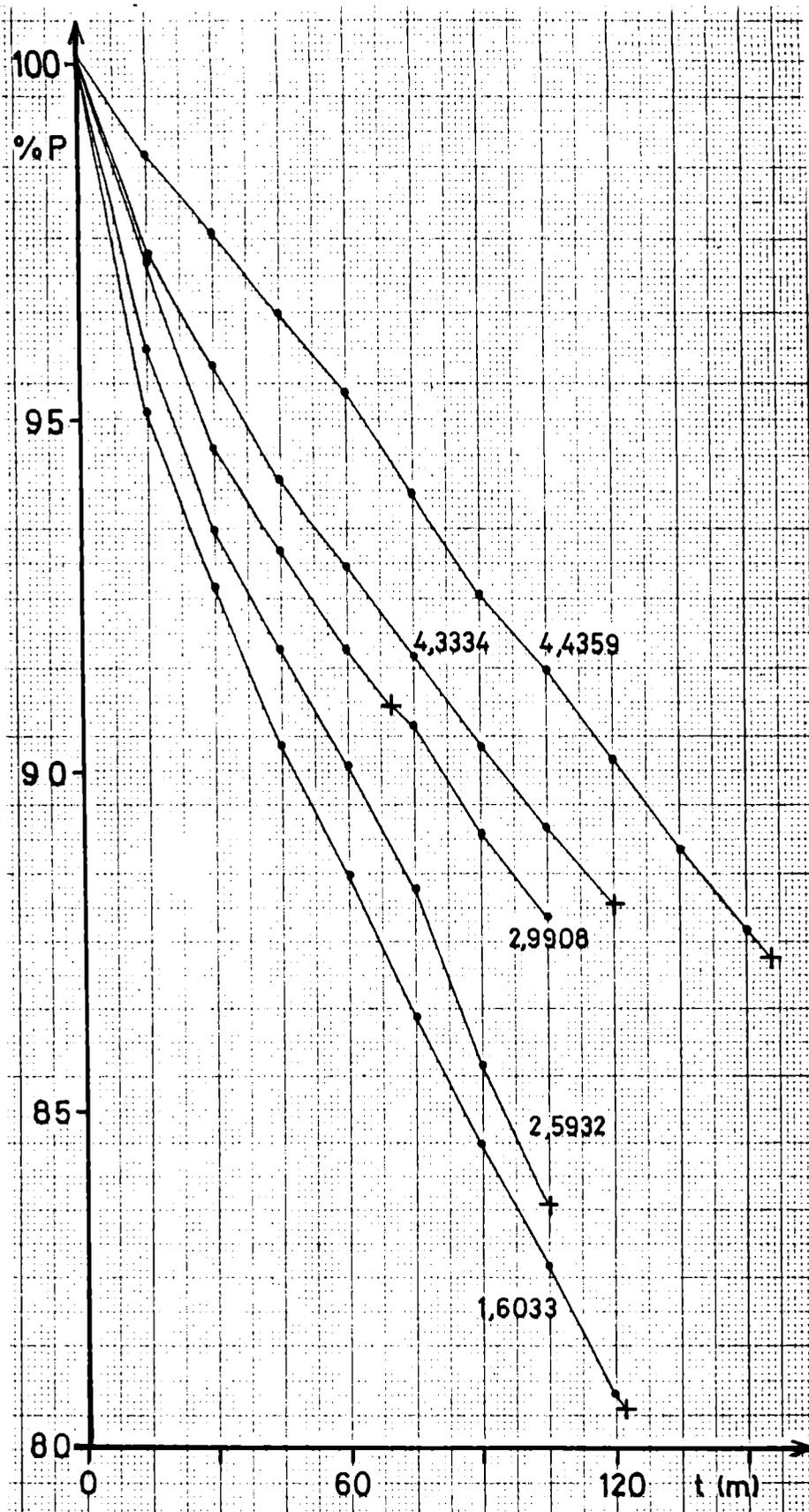


Figura III.5. *Pimelodella laticeps*, porcentaje del peso (% P) en función del tiempo (t) en condiciones de deshidratación (HR = 59,4 % a 48,6 %). El número asociado a cada curva indica el peso inicial en gramos, y la cruz (+) indica el momento en que se produjo la muerte del individuo.

#### IV.LA INANICION COMO FACTOR LETAL.

##### IV.1.Introducción.

La alimentación de los peces es un tema que se ha desarrollado extensamente en Argentina, los datos básicos cualitativos para numerosas especies de agua dulce han sido compilados por RINGUELET et al (1967 a). La mayoría de los estudios de ecología trófica existentes tienen como objetivo conocer el espectro trófico de las distintas especies, sus afinidades y relaciones con las diversas comunidades y establecer la situación o nivel trófico dentro del circuito bioenergético general del ecosistema acuático (GNERI y ANGELESCU, 1951; OLIVEROS, 1980; OLIVA et al, 1981).

Por otra parte la acuicultura de especies de interés comercial desarrolló estudios de biología experimental referidos a crecimiento y/o eficiencia de alimentación en cautividad con dietas artificiales en Odontesthes bonariensis (LUCHINI et al, 1983), Leporinus obtusidens (PARMA, 1980), Pimelodus maculatus (PARMA DE CROUX y LORENZATTI, 1985) y Rhamdia sapo (AMUTIO et al, 1985).

En lo referido a la ictiofauna de las lagunas bonaerenses, un esquema básico general respecto al hábitat y relaciones tróficas puede verse en RINGUELET (1975: 49 y 112). DESTEFANIS y FREYRE (1972) tratan la ubicación ecológica de las distintas especies de acuerdo a sus relaciones tróficas con distintas comunidades, los aspectos cualitativos y cuantitativos más detallados han sido presentados por ESCALANTE (1982, 1983 a y b, 1984).

La falta de alimento es para los peces un factor importante de supervivencia (MARGALEF, 1983a:562), por lo que la inanición (o la limitada oferta de alimento) es considerada como

una causa limitante del crecimiento de poblaciones y ha sido una de las principales nociones conectadas con la dinámica de poblaciones (IVLEV, 1961). En relación al pejerrey (Odontesthes bonariensis) RINGUELET et al (1980) han comentado que: Las relaciones alimentarias son uno de los rasgos de interdependencia entre organismos de diferentes comunidades, y de gran trascendencia en cuanto que la disponibilidad alimentaria es, en último término, uno de los factores de la "resistencia ambiental" que frena o limita la extensión de la población.

Se ha señalado que los peces comen más intensamente y que la ingesta es mayor después de períodos de inanición o alimento escaso; de este modo el déficit en las reservas del cuerpo se recupera tan pronto como se le dá la oportunidad, pero si la inanición es prolongada se alcanza cierto punto donde los efectos son irreversibles y la compensación por aumento de la ingesta de alimento ya no es posible (PETER, 1979: 127-128).

No obstante la importancia teórica y aplicada del tema existen pocos estudios experimentales sobre los efectos de la inanición en los peces. La revisión más completa sobre la "ecología de la inanición" es la publicada por IVLEV (1961), quien además ha establecido las bases metodológicas para este tipo de estudios.

Si a un individuo no se le suministra alimento sufre una disminución gradual de peso corporal hasta que finalmente muere. Considerando un grupo de peces en inanición la pérdida total de peso vivo, a lo largo del tiempo, se debe a la suma de dos factores: adelgazamiento o disminución del peso de los individuos y muerte de los individuos. Ambos sucesos contribuyen a la pérdida total de peso vivo y pueden ser estudiados por sepa-

rado mediante técnicas distintas.

Según IVLEV (1961: 255) cuando se investigan los fenómenos de subalimentación o inanición las variables fundamentales son: 1- el nivel de alimentación, que es el porcentaje de la ración requerida para sustento, 2- la longitud del período de inanición, 3- el grado de adelgazamiento, expresado como porcentaje de peso perdido y 4- la intensidad de la reacción biológica, medida como el tiempo promedio requerido para producir la muerte del cincuenta por ciento de los individuos.

Además de estas variables y la resistencia específica a la inanición prolongada que pueden presentar las distintas especies, se debe tener en cuenta al menos otros dos factores. La edad (o tamaño corporal), ya que el problema de la inanición es más agudo en los organismos en crecimiento los cuales son particularmente sensibles a la insuficiencia de alimento. Los factores ambientales que pueden acelerar o retardar el proceso, en particular la temperatura cuyo aumento acelera el metabolismo; es de esperar que temperaturas mayores produzcan tiempos de resistencia a la inanición menores y al menos teóricamente estos tiempos de resistencia podrían usarse como indicadores de la tasa metabólica.

En esta sección se presenta un estudio comparativo entre tres especies de peces bonaerenses de la resistencia a la inanición, considerando además la influencia de la temperatura y tamaño corporal, con el objeto de establecer un orden de susceptibilidad entre especies de distinto modo alimentario y nivel trófico.

#### IV.2. Materiales y Métodos.

Se utilizaron ejemplares de Cichlasoma facetum, Corydoras paleatus y Pimelodella laticeps que fueron capturados en localidades bonaerenses y mantenidos en acuarios con alimentación normal, según técnicas ya descriptas (sección II.), hasta el momento de iniciar las experiencias.

Los acuarios de experimentación tienen una capacidad de 120 litros y están divididos en su interior por rejillas, en ellos se puede mantener bajo condiciones homogéneas a los individuos agrupados por especie y tamaño con el objeto de evitar interacciones.

El procedimiento experimental consiste en trasladar un grupo de animales desde el acuario de mantenimiento al acuario de experimentación, ese momento se considera tiempo cero y hasta el final de la experiencia los animales no reciben ningún tipo de alimento. Cada grupo está compuesto por un número variable de individuos de tamaño homogéneo de una de las especies consideradas.

Es necesario asegurar la absoluta privación de alimento durante la experiencia, para ello se filtra constantemente el agua de los acuarios y los filtros eléctricos e internos se limpian semanalmente. Además es importante trabajar con una elevada tasa de recambio de agua (mayor a 50 litros/semana) eliminando los desechos por sifoneo. Los peces que mueren se retiran lo antes posible para evitar que sean devorados por sus compañeros, la temperatura del agua se mantiene lo más constante posible al nivel de experimentación deseado.

Al comenzar la experiencia y cada intervalos de tiempo regulares (7 días) se registra el peso del grupo de peces según la siguiente técnica: se capturan simultáneamente con una red de mano todos los peces del grupo y se los deja escurrir durante quince segundos, luego se los pesa y se los devuelve al acuario; se repite la maniobra tres veces y el promedio aritmético de esos valores es el peso del grupo al momento considerado (Pt), éste se expresa en gramos o como un porcentaje del peso inicial del grupo (Pt%).

Además del peso del grupo, diariamente se controla si ha muerto algún individuo. En ese caso, al momento de producirse la muerte se toma en fresco la longitud standard en milímetros, peso del cadáver en gramos y el tiempo de muerte en días.

La temperatura media de exposición ( $\bar{T}_e$ ) para cada grupo se calcula como el promedio aritmético de los valores diarios registrados.

Para evaluar la resistencia de cada especie se tomó como indicador el " tiempo de resistencia del 50 % " ( $t_{R50}$ ) calculado para cada grupo en la forma ya descripta (sección II.4.).

Con el objeto de contar con un patrón de comparación se capturaron y sacrificaron 105 individuos " normales " (que no sufrieron inanición) de las especies nombradas, registrándose para cada individuo el peso fresco y la longitud standard.

Se calculó el " índice de condición " (K), para cada uno de los individuos normales y muertos por inanición, mediante la fórmula ( WEATHERLEY , 1972: 75 ) :

$$K = \frac{10^5 \cdot P}{Lst^3}$$

donde Lst es la longitud standard en milímetros y P el peso en gramos.

Tomando por separado los conjuntos de individuos normales y muertos por inanición se estudiaron las respectivas relaciones longitud standard-peso, para cada especie, mediante la fórmula (WEATHERLEY, 1972; RICKER, 1979; FREYRE et al, 1983):

$$P = a \cdot Lst^b$$

y mediante una transformación logarítmica:

$$\log P = \log a + b \cdot \log Lst$$

Dado que no se puede plantear una relación de dependencia entre ambas variables (Lst y P), para el cálculo de los parámetros "log a", "b" e intervalos de confianza se aplicó el criterio de "regresión funcional" ya descrito (sección II.4.).

Debido a que no todos los grupos contaban con el mismo número de individuos, a los efectos de estandarizar, se calculó el "peso promedio inicial" ( $\bar{P}_i$ ) siendo éste el cociente entre el "peso inicial del grupo" ( $P_i$ ) y el número de individuos que lo componen (N).

El "peso total de los cadáveres" ( $P_c$ ) se calculó como la suma de los pesos de todos los cadáveres del grupo, este valor también se puede expresar como porcentaje del peso total inicial: la notación  $P_{ct}$  indica la suma de los pesos de los cadáveres que se han acumulado hasta el momento t.

El peso del grupo en un momento t ( $P_t$ ) está dado por la expresión:

$$P_t = (P_i - P_{ct}) - P_{pt}$$

donde  $P_{pt}$  es el "peso perdido por adelgazamiento" en el grupo hasta el momento  $t$ , despejando el  $P_{pt}$  equivale a:

$$P_{pt} = (P_i - P_{ct}) - P_t$$

De manera similar, una vez finalizada la experiencia el "peso total perdido por adelgazamiento" en el grupo ( $P_p$ ) se calculó como:

$$P_p = P_i - P_c$$

Para poder comparar los distintos grupos se calculó el "peso perdido promedio por adelgazamiento" ( $\bar{P}_p$ ):

$$\bar{P}_p = (P_i - P_c) / N$$

Este valor ( $\bar{P}_p$ ) representa la pérdida promedio de peso (o consumo promedio de reservas) que sufre un individuo del grupo, de peso inicial promedio  $\bar{P}_i$ , desde el inicio de la experiencia hasta su muerte por inanición bajo determinadas condiciones experimentales.

Debido a que los animales de un grupo mueren en tiempos distintos se puede aproximar que ese "consumo" promedio ( $\bar{P}_p$ ) fue realizado en un "tiempo promedio", este tiempo es el  $t_{R50}$ . Además el "consumo" promedio puede referirse también al peso promedio inicial del grupo ( $\bar{P}_i$ ).

En base a estas consideraciones, para cada grupo se calculó una "tasa de disminución del peso" ( $\Delta P$ ) expresada como peso perdido por unidad de tiempo y de peso de pez:

$$\Delta P = \frac{\bar{P}_p}{\bar{P}_i \cdot t_{R50}} \cdot \frac{1000}{24}$$

La multiplicación por la constante  $1000/24$  permite expresar a  $\Delta P$  en unidades de miligramos  $\cdot$  hora<sup>-1</sup>  $\cdot$  gramo<sup>-1</sup>. Otra forma de cálculo, más sencilla y totalmente equivalente a la anterior,

es:

$$\Delta P = \frac{(P_i - P_c) \cdot 1000}{P_i \cdot tR50 \cdot 24}$$

Los planos de regresión de  $tR50$  versus  $\bar{P}_i$  y  $\bar{T}_e$  en las tres especies, y de  $\Delta P$  versus  $\bar{P}_i$  y  $\bar{T}_e$  en Corydoras paleatus se calcularon según la forma descrita en la sección II.4.

#### IV.3. Resultados.

Mediante la metodología expuesta se realizaron trece experiencias en las tres especies nombradas utilizándose en total 136 individuos con temperaturas de exposición medias ( $\bar{T}_e$ ) comprendidas entre 19,32° y 30,05°C, registrándose tiempos de muerte individuales entre 6 y 196 días.

##### a) Relación largo-peso e índice de condición:

Los valores de peso corporal, longitud standard e índice de condición, al momento de producirse la muerte en todos los individuos tratados de las distintas especies se han colocado en las Tablas IV.1. a IV.3. Para los individuos "normales" utilizados como testigos los mismos valores para las tres especies se exponen en las Tablas IV.4. a IV.7. En las Figuras IV.1. a IV.3. se han representado las curvas largo-peso para los individuos normales y muertos por inanición.

El exámen de las relaciones largo-peso muestra dos tipos aparentemente distintos de curvas. En Corydoras paleatus (Figura IV.1.) las dos curvas no se intersectan y son aproximadamente "paralelas", tienen un exponente similar y sus respectivos intervalos de confianza ( $p < 0,05$ ) muestran que no hay diferen-

cias significativas entre ambos exponentes. Esto se puede interpretar como que para cualquier longitud standard el peso de un individuo muerto es una proporción constante del peso de un individuo vivo de igual longitud. A partir de las ecuaciones expuestas en la Figura IV.1. se ha calculado que en promedio los individuos mueren al alcanzar el 72,5% de su peso inicial.

Las curvas de individuos normales y muertos por inanición para Cichlasoma facetum (Figura IV.2.) y Pimelodella laticeps (Figura IV.3.) se muestran divergentes. En ambos casos los intervalos de confianza de los exponentes no se superponen y las curvas se intersectan en valores próximos al cero. Utilizando las ecuaciones expuestas en las figuras y la condición: Peso normal = Peso de muerte por inanición, se han calculado extrapolando los puntos de intersección:

	Lst		P
<u>Cichlasoma facetum</u>	16,21 mm	y	0,1266 gr
<u>Pimelodella laticeps</u>	17,56 mm	y	0,0670 gr

Para las tres especies se han calculado los valores promedio de K ( $\bar{K}$ ) y su desviación típica (s) para el rango de tallas estudiadas (ver Tablas IV.1. a IV.6.) en individuos normales (n) y muertos por inanición (i), realizándose un "test t" (sección II.4.) para comparar los valores de K:

		$\bar{K}$	s	N	$t_s$	
<u>C. paleatus</u>	(n)	3,759	0,3441	40	12,185	s.
	(i)	2,968	0,3075	64		
<u>C. facetum</u>	(n)	3,903	0,6139	30	10,361	s.
	(i)	2,658	0,3785	39		
<u>P. laticeps</u>	(n)	1,355	0,1813	35	15,105	s.
	(i)	0,741	0,1294	28		

Hay diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ) entre el  $\bar{K}$  de los individuos normales y muertos por inanición, en las tres especies.

b) El tiempo de resistencia:

El desarrollo típico de una de las experiencias realizadas, con Pimelodella laticeps, puede verse en la Figura IV.4. y Tabla IV.7. A medida que el tiempo transcurre los individuos van muriendo y el peso total del grupo disminuye, el primer individuo murió el día 24 y la experiencia finalizó el día 106. Al principio de la experiencia la pérdida de peso por adelgazamiento es rápida, mientras que la mortalidad es pequeña. En la fase media y final la mortalidad aumenta y los pocos individuos sobrevivientes se encuentran en un estado de extrema inanición y su pérdida de peso por adelgazamiento es pequeña. Durante toda la experiencia la curva de peso de los cadáveres aumenta de manera simultánea con la mortalidad.

Al finalizar la experiencia el peso total de los cadáveres y el peso perdido por adelgazamiento representaban el 55,71% y 44,23% respectivamente, del peso inicial del grupo ( $P_i = 10,5$  gr). La curva de peso del grupo en función del tiempo es útil como un método preliminar de análisis porque depende de dos factores: adelgazamiento y mortalidad.

Al tratar grupos de distinto tamaño corporal se verifica que la disminución del peso es más veloz en animales pequeños que en grandes bajo las mismas condiciones de experimentación. Este efecto se ilustra en la Figura IV.5. (Corydoras paleatus) y IV.6. (Cichlasoma facetum), obsérvese que en ambos casos la curva para individuos "pequeños" se encuentra desplazada hacia la

izquierda respecto de la correspondiente a individuos "grandes".

El aumento de temperatura produce un efecto similar, acelerando la disminución del peso del grupo. En la Figura IV.7. se muestra una experiencia en que dos grupos de Cichlasoma face-  
tum de un tamaño corporal semejante fueron expuestos a temperaturas distintas; la curva para 29,17°C está desplazada hacia la izquierda y el  $tR_{50}$  es menor que para la curva de 19,32°C.

Para cada experiencia los datos básicos se han resumido en la Tabla IV.8.; no se han colocado los tiempos de muerte individuales por razones de espacio pero para dar una idea del rango de variación se indican los tiempos de muerte del primero ( $t_m$ ) y último ( $t_M$ ) individuos del grupo y la desviación típica ( $s$ ) del logaritmo de tiempo de muerte individual ( $\log t_m$ ).

Para la comparación entre las distintas especies y grupos se puede utilizar el peso promedio inicial " $\bar{P}_i$ " como un estimador del tamaño de los individuos al comenzar la experiencia. Un exámen de la Tabla IV.8. muestra que en todos los casos el tiempo de resistencia del 50% ( $tR_{50}$ ) aumenta con el aumento de  $\bar{P}_i$  y disminuye con el aumento de la temperatura de exposición.

En base a estas consideraciones se calcularon, para cada especie, los planos de regresión que vinculan el tiempo de resistencia del 50% ( $tR_{50}$  - variable dependiente) con el peso promedio inicial y la temperatura de exposición ( $\bar{P}_i$  y  $\bar{T}_e$  - variables independientes). En cada caso se ensayaron dos ecuaciones (Tabla IV.9.) obteniéndose el mejor ajuste para el plano calculado en base a las tres variables en escala aritmética.

En la Figura IV.8. se han sintetizado todas las experiencias realizadas graficando el  $tR50$  en función de  $\bar{T}_e$  y  $\bar{P}_i$  simultáneamente, además se ha representado el plano de regresión para Corydoras paleatus según la ecuación de Tabla IV.9. Al comenzar una experiencia ( $t = 0$ ) el grupo (o individuo) se encuentra ubicado sobre el plano definido por los ejes  $\bar{T}_e$  y  $\bar{P}_i$ , el tercer eje indica el tiempo que tardarán en morir por inanición el 50% de los ejemplares ( $tR50$ ). El examen de la Figura IV.8. muestra que Corydoras paleatus es la especie menos resistente; en todos los casos su  $tR50$  es menor o igual a los de Cichlasoma facetum o Pimelodella laticeps. Cichlasoma facetum es menos resistente que Pimelodella laticeps en tallas pequeñas (menores a 2 gr de  $\bar{P}_i$  aproximadamente) y en tallas mayores la situación es exactamente inversa.

c) Tasa de disminución del peso ( $\Delta P$ ):

La "tasa de disminución del peso" ( $\Delta P$ ) representa el consumo de reservas por unidad de tiempo y de peso de pez que realiza un grupo (o individuo) bajo determinadas condiciones experimentales (Tabla IV.8.).

Dado que  $\Delta P$  ha sido calculado de manera semejante a como se realiza con la tasa de consumo de oxígeno (ver sección III.3.) se lo puede relacionar con el peso promedio inicial y la temperatura de exposición adoptando un modelo con escala logarítmica en las tres variables (FREYRE et al, 1981, 1984). En la Figura IV.9. se representa la ecuación y el plano de regresión para Corydoras paleatus que vincula la "tasa de disminución de peso" ( $\Delta P$ : variable dependiente) con el peso promedio inicial y la temperatura de exposición ( $\bar{P}_i$  y  $\bar{T}_e$  : variables independientes).

Se puede plantear como hipótesis que: la tasa de disminución del peso ( $\Delta P$ ), en condiciones de inanición, es equivalente a la tasa de consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ ) y que ambas tasas difieren en un valor constante.

En Corydoras paleatus a partir de los resultados expuestos en la sección III.3. se puede recalcular el consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ ) para una temperatura de 20°C, expresado en mg  $O_2$  . hora<sup>-1</sup> . gramo<sup>-1</sup>:

$$\text{Ec. 1.} \quad \Delta O_2 = \frac{0,2801297}{P^{0,5904003}}$$

Utilizando el coeficiente oxicalórico dado por BRETT (1985): 3,25 cal/mg  $O_2$  la ecuación se puede escribir como:

$$\text{Ec. 2.} \quad \Delta C = \frac{0,9104216}{P^{0,5904003}}$$

donde  $\Delta C$  está expresado en calorías . hora<sup>-1</sup> . gramo<sup>-1</sup>. La tasa de disminución del peso ( $\Delta P$ ) recalculada para una temperatura de 20°C, a partir de la ecuación de la Figura IV.9. es:

$$\text{Ec. 3.} \quad \Delta P = \frac{0,1918567}{P^{0,6322243}}$$

donde  $\Delta P$  está expresado en mg . hora<sup>-1</sup> . gramo<sup>-1</sup>. Efectuando el cociente entre la Ec. 2. y Ec. 3. se llega a la siguiente relación entre calorías (cal) y miligramos (mg) de peso fresco de Corydoras paleatus:

$$\text{Ec. 4.} \quad \text{cal/mg} = 4,745321 \cdot P^{0,041824}$$

#### IV.4. Conclusiones y discusión.

Una mejor interpretación de los resultados puede obtenerse si se considera el modo alimentario y nivel trófico de las

tres especies estudiadas, con este propósito se expone la siguiente síntesis.

Corydoras paleatus: DESTEFANIS y FREYRE (1972) la señalan como consumidor de plancton relacionada secundariamente con el bentos. RINGUELET (1975) la coloca en el grupo de peces de régimen alimentario variado algófagos y microanimalívoros de fondo, detritívoros, mesoanimalívoros. ESCALANTE (1983a:461) señala que "teniendo en cuenta su alimento básico o principal (larvas de Chironomiidae, Copepoda y Cladocera no planctónicos) esta especie vive asociada al fondo, o por lo menos lo frecuenta para buscar allí gran parte de su alimento". OLIVEROS (1980) la ubica como consumidora de Bentos y Pleuston no limnético variando la composición de su dieta según el biotopo pudiendo ser carnívora u omnívora.

Cichlasoma facetum: DESTEFANIS y FREYRE (1972) indican que es consumidora de Pleuston relacionada secundariamente con el Bafon. RINGUELET (1975) la coloca en el grupo de peces frequentadores de aguas vegetadas, micro y mesoanimalívoros. ESCALANTE (1984: 567) comprueba estas observaciones indicando que los organismos grandes vinculados al fondo y/o a la vegetación acuática (larvas de Chironomiidae, adultos de insectos, araneidos, gasterópodos, anfípodos y peces) forman la mayor parte del volumen alimentario total.

Pimelodella laticeps: es señalada por DESTEFANIS y FREYRE (1972) como consumidora de Plancton relacionada secundariamente con el Bentos. RINGUELET (1975) la coloca en el grupo de peces micro y mesoanimalívoros. ESCALANTE (1984) cita en el contenido alimentario escasas algas, cladóceros, copépodos (Cyclopoida) y Palaeomonetes sp., coincidiendo con las observaciones anteriores.

OLIVEROS (1980) señala que Pimelodella gracilis es carnívora con sumiendo Plancton y Bentos de origen no limnético (litoral).

Además se debe señalar que las tres especies no son migradoras y que se han reportado variaciones en la composición del espectro trófico, dependiendo éstas del biotopo y la época del año.

a) Relación largo-peso e índice de condición:

La comparación de las curvas largo-peso en Corydoras paleatus (pág. 69 ) señala que el peso de un cadáver equivale a un 72,5% del peso inicial para cualquier longitud standard. No obstante a partir de los datos de la Tabla IV.8. se puede calcular que los cadáveres representan en promedio un 82,1% del peso inicial, esta diferencia probablemente se deba a que los ejemplares normales utilizados como testigos se encontraban en mejores condiciones que los utilizados para las experiencias. En Corydoras paleatus el hecho que ambas curvas sean "paralelas" puede indicar que los individuos de mayor peso poseen, en proporción, una cantidad igual de reservas que los individuos pequeños.

Los datos presentados para Cichlasoma facetum y Pimelodella laticeps (pág. 70 ), en que las curvas largo-peso de individuos normales y muertos por inanición se intersectan, deben ser tomados con precaución dado que se trata de valores extrapolados; con esta salvedad los resultados pueden interpretarse de la siguiente manera: si a un individuo de C. facetum (o P. laticeps) que tenga la longitud y peso indicados para el punto de intersección no se le suministra alimento muere de inanición sin disminuir su peso corporal. Una posible explicación es la combinación de dos factores, la tasa metabólica es máxima (o muy al-

ta) y el individuo está en una etapa de crecimiento en que no tiene reservas. A favor de estas hipótesis se debe considerar que las tallas indicadas corresponden prácticamente a estadios larvales, no obstante se requiere una comprobación experimental. Las curvas divergentes indican en ambos casos que los individuos de mayor peso poseen en proporción, una cantidad más grande de reservas que los individuos pequeños.

La comparación entre las curvas de individuos normales y muertos por inanición se ha realizado suponiendo que la longitud del animal permanece constante durante el período de inanición, aunque esto debe corroborarse. Dado que el tamaño de la cabeza muy probablemente no se altere durante el proceso, una buena aproximación puede obtenerse estudiando el "índice cefálico" ( $\text{Long. cabeza} \cdot 100 / \text{Long. standard}$ ) en individuos normales y muertos por inanición.

El empleo del índice de condición (K) es desaconsejado por muchos autores (ver WEATHERLEY, 1972: 75) porque, entre otras razones, muchas especies muestran diferencias de K significativas entre sexos después de la madurez sexual y debido a que las poblaciones sufren cambios considerables en su condición promedio, reflejando la fluctuación estacional normal en su balance metabólico. No obstante otros autores han considerado que el K es una herramienta útil para expresar la "robustez" relativa de una especie. Al respecto ONI et al (1983) comentan que: el factor de condición es una medida de como la masa se distribuye por unidad de volumen, es un mejor índice del crecimiento y condición fisiológica del pez, puesto que el pez es un objeto de tres dimensiones. En la determinación del factor de condición el peso del pez es considerado como una función del volumen del

cuerpo, de este modo ( $K$ ) es equivalente a la densidad del pez.

Adoptando este criterio y siguiendo la metodología de ONI et al (1983) se compararon los valores de  $\bar{K}$  expuestos para cada especie (pág. 70), los individuos normales de Corydoras paleatus y Cichlasoma facetum tienen una robustez equivalente dado que no hay diferencias significativas entre los respectivos valores de  $\bar{K}$  ( $t_s = 1,245$  n.s. con  $p < 0,05$ ). Mientras que Pimelodella laticeps es una especie menos robusta.

Un análisis similar puede realizarse en base a los cadáveres, obsérvese que el  $\bar{K}$  de C. paleatus muertas por inanición es mayor que el  $\bar{K}$  de C. facetum en las mismas condiciones, ambos valores muestran diferencias significativas ( $t_s = 4,540$  s. con  $p < 0,05$ ). En base a la robustez relativa de los individuos muertos por inanición, las tres especies pueden ser ordenadas de manera decreciente: C. paleatus, C. facetum y P. laticeps. Muy probablemente el peso relativo del esqueleto (y otros tejidos poco combustibles como escamas y placas) en cada especie es el factor que determina este ordenamiento.

Resultados equivalentes se obtienen si se examinan los valores porcentuales de peso de los cadáveres ( $P_c\%$ , Tabla IV. 8.), C. paleatus presenta los cadáveres de mayor peso relativo y P. laticeps los de menor.

A partir de los valores de  $\bar{K}$  de individuos normales y muertos por inanición (pág. 70) se puede estimar si un determinado individuo procedente de un ambiente natural es "normal" o se encuentra en un estado próximo a la muerte por inanición.

b) Tiempo de resistencia:

Las características generales de las experiencias realizadas son muy semejantes a las señaladas por IVLEV (1961); compárese la Figura IV.4.A., Pimelodella laticeps, con la Figura IV.4.B., Silurus glanis. Inicialmente la pérdida de peso por adelgazamiento es rápida, durante los primeros 10 a 15 días de experiencia y según la especie este valor puede alcanzar hasta un 20% del peso inicial; luego la pendiente disminuye pues los individuos sobrevivientes se encuentran en un estado extremo de inanición y la disminución de su peso es muy lenta, durante el tercio final de la experiencia en algunos casos puede ocurrir un ligero aumento de la pendiente. Estas observaciones concuerdan en términos generales con las señaladas por IVLEV (1961: 264): "Las características del adelgazamiento fueron uniformes para todas las especies y experimentos realizados y pueden ser expresadas gráficamente por una curva sigmoidea asimétrica". Las distintas pendientes observadas en este proceso deben ser atribuidas al consumo de distintos tipos de reservas.

La mortalidad aumenta rápidamente hasta un cierto valor que comúnmente es menor que el 50%, allí muestra una relativa estabilidad por un cierto tiempo, luego sobreviene un nuevo período de alta mortalidad hasta la finalización de la experiencia.

Así como al inicio de la experiencia el factor primordial de disminución del peso del grupo es el adelgazamiento, al final lo es la mortalidad. Las curvas de peso del grupo en función del tiempo (Figura IV.4. a IV.7.) resumen ambos factores y son útiles como un método preliminar de comparación.

En las tres especies estudiadas se verifica que el tiempo de resistencia en condiciones de inanición disminuye con la temperatura de exposición y aumenta con el peso de los individuos. Las ecuaciones lineales expuestas en la Tabla IV.9. (ver además Figura IV.8.) permiten predecir para cada especie el tiempo que tardará en morir de inanición un individuo o grupo bajo determinadas condiciones experimentales.

La metodología expuesta trae aparejados dos problemas importantes. El primero es la dificultad de mantener un grupo de peces bajo control diario un período largo de tiempo, los animales deben ser retirados del acuario ni bien se produce la muerte. Por otra parte al no poder mantenerse a los ejemplares individualizados hay que trabajar en "grupos" recurriendo a valores promedio. En el "tiempo de resistencia del 50%" hay dos posibles fuentes de error que actúan en sentidos opuestos. Primeramente debe considerarse la posible alimentación que realicen los animales, no obstante los recaudos experimentales, ésto aumentaría el  $tR_{50}$ . El segundo factor es el relativo stress que provoca la maniobra semanal de pesaje, ésto puede provocar un consumo extra de energía que disminuiría el  $tR_{50}$ .

No se ha evaluado en este estudio la posible incidencia de la maniobra semanal de pesaje sobre la mortalidad, el exámen de los "tiempos de muerte mínimos" ( $t_m$ , Tabla IV.8.) sugiere que esos individuos no han muerto por inanición, aunque ésta bien puede ser el factor desencadenante. IVLEV (1961: 255) no pesa a los ejemplares (la disminución del peso es calculada sacrificando sub-muestras), sin embargo, también ha señalado que en todas sus experiencias una pequeña cantidad de individuos mueren inicialmente mostrando una resistencia "anormalmente" reducida.

Se debe señalar que IVLEV realiza su estudio con larvas criadas en laboratorio y no considera a la temperatura como factor que altere la resistencia a la inanición. Respecto al tamaño corporal señala que: "el problema de la inanición es más agudo en el caso de organismos en crecimiento, los cuales son particularmente sensibles a la insuficiencia de alimento... los animales más jóvenes muestran un tiempo de resistencia más corto", paralelamente demuestra que la resistencia depende del tamaño corporal (Long. standard) y no de la edad. MARGALEF (1983a: 562) comenta estos resultados, indicando: "los animales mayores pueden resistir mejor en épocas difíciles, lo que constituye un factor de selección que opera a favor de la corpulencia".

Las diferencias específicas observadas durante el proceso de inanición han sido atribuidas a la mayor o menor movilidad que poseen las especies pertenecientes a distintos "grupos ecológicos", IVLEV (1961: 260) postula que: "Los juveniles de especies predadoras (Silurus glanis) son los más resistentes, seguidos por los bentófagos (Rutilus caspius) y finalmente los planctófagos (Alburnus alburnus), no hay duda que la mayor resistencia del predador es una característica desarrollada en el curso de la evolución y está relacionada con la naturaleza de la búsqueda de alimento bajo condiciones naturales". Los resultados aquí presentados confirman parcialmente esta hipótesis, a partir de las ecuaciones de la Tabla IV.9., considerando una temperatura de exposición de 20°C y un peso de tres gramos, los tiempos de resistencia para cada especie son:

<u>Cichlasoma facetum</u>	105 días
<u>Pimelodella laticeps</u>	86 días
<u>Corydoras paleatus</u>	63 días

Obsérvese que C. paleatus es la especie que presenta mayor rela

ción con el bentos, mientras que C. facetum es una especie predatoria micro y mesoanimalívora. Además de las características tróficas señaladas el "tipo morfológico" puede ser un factor importante, la poca resistencia a la inanición de Corydoras paleatus puede deberse en parte al costo energético de transportar una cantidad relativa mayor de tejidos "pesados" (ver además pág 78 ); una mejor aproximación al problema puede obtenerse estudiando las posibles relaciones entre el  $tR50$  y el índice de condición (K) u otras variables morfológicas como por ejemplo el peso del esqueleto.

c) Tasa de disminución del peso ( $\Delta P$ ):

El expresar la tasa metabólica en forma de calorías liberadas es relativamente frecuente (PARMA DE CROUX y LORENZATTI, 1981a), aunque el valor exacto del coeficiente que debe emplearse ha sido ampliamente discutido. BRETT (1985) indica un coeficiente oxicalórico de 3,25 cal/mg  $O_2$ , y este valor fue empleado aquí para convertir los miligramos de oxígeno consumidos (en el catabolismo de un sustrato) en calorías liberadas durante el metabolismo de rutina de Corydoras paleatus (pág.74, Ec.1. y 2.).

La tasa de disminución del peso en condiciones de inanición ( $\Delta P$ ) se ha comparado con la tasa de consumo de oxígeno (expresada en calorías,  $\Delta C$ ) bajo el supuesto que ambos metabolismos corresponden a niveles similares de actividad. Por otra parte se debe señalar que ambas tasas metabólicas fueron obtenidas en forma independiente empleando dos lotes de animales y técnicas experimentales distintas. De esta comparación se obtiene que las calorías suministradas por adelgazamiento de un miligramo de peso fresco en C. paleatus responde a la relación:

$$\text{Ec.4. } \text{cal/mg} = 4,745321 \cdot P^{0,041824}$$

en condiciones de inanición y a 20°C.

BRETT y GROVES (1979: 289) indican los siguientes valores de energía metabólica disponible contenida en los distintos recursos corporales de los peces:

Carbohidratos	4,10	Kcal/gr
Grasas	9,45	"
Proteínas	4,80	"

obtenidos por métodos calorimétricos en base a Salmónidos del Hemisferio Norte.

A partir de la Ec. 4 (págs. 74 y 83), y para dos pesos que corresponden al rango estudiado, la relación calorías/miligramos de peso fresco en C. paleatus es:

Peso (gr)	Relación: cal/mg
1	4,74
5	5,08

bajo la suposición que ambos metabolismos (rutina e inanición) son iguales. Por otra parte si se considera que el metabolismo de los ejemplares en inanición es un 20% menor que el metabolismo de rutina, para un ejemplar de 5 gramos de peso se obtiene una relación de 4,06 cal/mg. Estas aproximaciones concuerdan ampliamente con las relaciones cal/mg mencionadas por BRETT y GROVES (1979), más si se considera que éstos son valores promedio surgidos del consumo de distintas reservas durante el proceso de inanición (fundamentalmente carbohidratos y grasas).

La relación, entre tasa metabólica ( $\Delta O_2$  o  $\Delta C$ ) y la tasa de disminución del peso en inanición ( $\Delta P$ ), aquí expuesta, de

be ser tomada como una hipótesis preliminar que requiere de un mayor aporte de datos experimentales, sin los cuales no se pueden enunciar más conclusiones que las presentadas.

Lst (mm)	P (gr)	K	Lst (mm)	P (gr)	K
20,7	0,31	3,495	34,6	1,22	2,945
23,3	0,38	3,004	35,3	1,11	2,523
24,9	0,42	2,721	36,2	1,32	2,783
24,9	0,43	2,785	37,3	1,44	2,775
26,0	0,50	2,845	37,5	1,65	3,129
26,1	0,51	2,868	39,9	1,72	2,708
26,3	0,53	2,914	40,3	1,82	2,781
26,3	0,62	3,408	40,4	2,06	3,124
26,4	0,52	2,826	42,2	2,24	2,981
26,5	0,50	2,687	42,8	2,16	2,775
26,5	0,54	2,902	44,1	3,02	3,521
27,5	0,61	2,933	44,8	2,65	2,947
27,9	0,71	3,269	44,9	3,09	3,414
28,2	0,66	2,943	45,0	2,72	2,985
28,4	0,57	2,488	45,0	3,62	3,973
29,0	0,58	2,378	45,2	2,86	3,097
29,7	0,76	2,901	45,4	3,07	3,281
29,7	0,77	2,939	45,5	2,82	2,994
30,0	0,78	2,889	45,5	3,31	3,514
30,5	0,75	2,643	46,2	3,30	3,346
30,9	0,86	2,915	46,2	3,58	3,630
31,1	0,96	3,191	46,5	2,80	2,795
31,4	0,93	3,004	46,5	3,27	3,252
31,7	1,01	3,171	46,9	2,85	2,763
31,9	1,01	3,111	47,8	2,67	2,445
32,8	1,00	2,834	48,0	3,36	3,038
33,2	0,96	2,623	51,0	4,08	3,076
33,3	1,07	2,898	51,4	4,36	3,211
33,7	1,14	2,979	52,7	4,03	2,753
33,9	0,89	2,284	55,5	5,05	2,954
33,9	1,11	2,849	55,5	5,42	3,170
34,1	1,02	2,572	56,3	5,42	3,037

Tabla IV.1. Corydoras paleatus, valores de la longitud standard (Lst) y peso (P) para 64 ejemplares en el momento de producirse la muerte por inanición. Se indica también el índice de condición (K).

Lst (mm)	P (gr)	K
23,0	0,30	2,466
24,4	0,33	2,272
26,4	0,52	2,826
26,9	0,66	3,391
27,0	0,62	3,150
27,2	0,51	2,534
28,7	0,80	3,384
29,1	0,71	2,881
29,2	0,72	2,892
29,4	0,72	2,833
29,7	0,81	3,092
29,8	0,71	2,683
30,0	0,73	2,704
30,5	0,46	1,621
30,5	0,86	3,031
30,7	0,73	2,523
30,7	0,75	2,592
30,8	0,83	2,841
30,9	0,80	2,712
31,9	0,95	2,926
32,5	0,73	2,127
32,5	0,91	2,651
32,5	0,94	2,738
32,8	1,01	2,862
33,0	0,88	2,449
33,2	0,92	2,514
35,7	1,46	3,209
35,8	1,49	3,247
35,9	1,10	2,377
36,7	1,37	2,771
38,7	1,32	2,277
38,9	1,60	2,718
40,8	1,68	2,474
41,8	1,71	2,341
41,8	1,89	2,588
42,5	1,77	2,306
42,7	1,87	2,402
47,1	2,03	1,943
56,4	4,17	2,324

Tabla IV.2. Cichlasoma facetum valores de longitud standard (Lst) y peso (P) para 39 ejemplares en el momento de producirse la muerte por inanición. Se indica también el índice de condición (K).

Lst (mm)	P (gr)	K
35,0	0,34	0,793
37,0	0,40	0,790
37,6	0,53	0,997
37,7	0,49	0,915
38,0	0,46	0,838
38,2	0,49	0,879
38,5	0,60	1,051
39,1	0,53	0,887
40,4	0,48	0,728
40,7	0,51	0,756
41,9	0,58	0,789
42,3	0,54	0,713
42,3	0,54	0,713
44,4	0,61	0,697
44,8	0,72	0,801
45,1	0,65	0,709
45,4	0,78	0,834
45,5	0,54	0,573
45,7	0,68	0,712
69,9	2,33	0,682
71,0	2,32	0,648
73,4	2,42	0,612
73,5	2,40	0,604
75,7	2,48	0,572
78,2	3,15	0,659
79,0	2,74	0,556
81,0	2,95	0,555
84,7	4,08	0,671

Tabla IV.3. Pimelodella laticeps, valores de longitud standard (Lst) y peso (P) para 28 ejemplares en el momento de producirse la muerte por inanición. Se indica también el índice de condición (K).

Lst (mm)	P (gr)	K
20,4	0,27	3,180
22,7	0,48	4,104
24,8	0,58	3,803
25,5	0,67	4,041
26,5	0,67	3,600
30,0	1,10	4,074
30,8	1,10	3,765
31,4	1,15	3,715
32,3	1,25	3,709
32,7	1,27	3,632
34,6	1,51	3,645
34,6	1,52	3,670
34,7	1,32	3,159
34,7	1,37	3,279
34,9	1,57	3,693
35,5	1,56	3,487
37,2	1,82	3,535
38,2	1,91	3,426
40,0	2,25	3,516
40,6	2,54	3,795
41,0	2,43	3,526
41,3	2,49	3,535
41,6	2,72	3,778
43,5	3,63	4,410
44,4	4,04	4,616
44,5	3,41	3,870
46,0	2,92	3,000
46,6	3,91	3,864
47,3	4,17	3,941
52,3	5,47	3,824
53,0	6,72	4,514
54,1	5,76	3,638
55,9	6,61	3,784
57,0	7,50	4,050
57,4	7,68	4,061
58,0	7,54	3,864
59,6	7,07	3,339
63,0	9,60	3,839
66,0	11,49	3,997
65,7	11,62	4,097

Tabla IV.4. Corydoras paleatus, valores de longitud standard (Lst) y peso (P) para 40 ejemplares que no sufrieron inanición. Se indica también el índice de condición (K).

Lst (mm)	P (gr)	K
22,8	0,37	3,122
23,8	0,47	3,486
24,7	0,51	3,384
24,9	0,64	4,146
25,6	0,63	3,755
26,4	0,62	3,370
28,0	0,76	3,462
29,7	1,09	4,161
33,3	1,19	3,223
33,4	1,21	3,247
33,4	1,23	3,301
33,4	1,24	3,328
34,0	1,39	3,537
34,1	1,53	3,859
35,4	1,57	3,539
35,9	1,97	4,258
36,0	1,52	3,258
36,3	1,68	3,512
38,0	2,66	4,848
39,0	2,74	4,619
40,0	3,29	5,141
42,0	3,48	4,697
43,8	3,46	4,118
45,0	4,10	4,499
46,4	3,52	3,524
48,0	5,02	4,539
49,0	6,15	5,227
52,0	6,26	4,452
56,0	6,90	3,929
57,0	6,57	3,548

Tabla IV.5. Cichlasoma facetum, valores de longitud standard (Lst) y peso (P) para 30 ejemplares que no sufrieron inanición. Se indica también el índice de condición (K).

Lst (mm)	P (gr)	K
33,2	0,49	1,339
33,2	0,51	1,394
41,0	0,84	1,219
43,9	1,03	1,217
47,2	1,60	1,522
49,9	2,06	1,658
51,1	1,67	1,252
53,4	1,76	1,156
53,9	1,92	1,226
55,5	2,11	1,234
56,6	2,69	1,484
57,0	2,64	1,425
59,3	2,41	1,156
60,8	2,66	1,184
61,8	2,79	1,182
62,9	3,37	1,354
63,2	3,22	1,276
64,5	3,66	1,364
64,7	3,43	1,266
66,3	3,96	1,359
66,6	3,18	1,077
67,7	4,98	1,605
71,3	5,99	1,653
71,8	6,67	1,802
72,3	4,18	1,106
72,3	4,95	1,310
73,0	4,27	1,098
74,9	5,37	1,278
77,4	5,96	1,285
82,7	7,68	1,358
83,0	8,91	1,558
83,7	8,41	1,434
89,3	10,55	1,481
93,0	13,43	1,670
94,0	12,10	1,457

Tabla IV.6. Pimelodella laticeps, valores de longitud standard (Lst) y peso (P) para 35 ejemplares que no sufrieron inanición. Se indica también el índice de condición (K).

t	N %	Pt		Pct		Ppt	
		gr	%	gr	%	gr	%
0	100	10,50	100,00	0	0	0	0
7	100	9,33	88,86	0	0	1,17	11,14
14	100	9,00	85,71	0	0	1,50	14,29
21	100	8,42	80,19	0	0	2,08	19,81
28	90	8,06	76,76	0,54	5,14	1,90	18,10
35	80	7,14	68,00	1,26	12,00	2,10	20,00
42	80	6,23	59,33	1,26	12,00	3,01	28,67
49	80	6,36	60,57	1,26	12,00	2,88	27,43
56	80	5,92	56,38	1,26	12,00	3,32	31,62
63	80	6,02	57,36	1,26	12,00	3,22	30,64
70	80	5,43	51,71	1,26	12,00	3,81	36,29
77	60	4,40	41,90	2,28	21,71	3,82	36,38
84	50	3,54	33,71	2,81	26,76	4,15	39,52
91	30	2,36	22,48	3,79	36,10	4,35	41,43
98	30	2,09	19,90	3,79	36,10	4,62	44,00
105	20	1,38	13,14	4,47	42,57	4,65	44,23
106	0	0	0	5,85	55,71	4,65	44,23

Tabla IV.7. Pimelodella laticeps, porcentaje de sobrevivientes (N %) en función del tiempo (t) en condiciones de inanición. Para cada t se indica el peso del grupo (Pt), el peso de los cadáveres (Pct) y el peso perdido por adelgazamiento (Ppt), los porcentajes están referidos al peso inicial del grupo ( $P_i = 10,5$  gr).  $N = 10$ ,  $\bar{T}_e = 19,32^\circ\text{C}$ , datos adicionales en Tabla IV.8. (Grupo 3). Ver además figura IV.4.

GRUPO	1	2	3	4	5	6
Pi (gr)	45,25	41,67	17,50	30,00	7,44	7,19
N	10	10	5	22	10	10
$\bar{P}i$ (gr)	4,525	4,167	3,500	1,364	0,744	0,719
$\bar{L}st$ (mm)	46,51	48,60	44,88	33,76	21,71	27,24
$\bar{T}e$ (°C)	29,97	22,61	23,22	22,61	30,05	19,32
Pc (gr)	33,16	35,03	14,77	24,50	6,34	5,99
Pc (%)	73,28	84,07	84,40	81,67	85,75	83,33
$\bar{P}p$ (gr)	1,209	0,664	0,546	0,250	0,106	0,120
tm m (días)	35	35	55	6	6	14
tm M (días)	122	196	92	94	30	53
s	0,1462	0,2375	0,0826	0,2724	0,2743	0,1540
tR50 (días)	78,40	70,55	70,57	42,19	15,58	28,30
$\Delta P$ (mgr/h.gr)	0,14200	0,09411	0,09211	0,18105	0,38114	0,24539

Tabla IV.8. Corydoras paleatus, tiempos de resistencia del 50 % (tR50) y disminución del peso por hora y gramo de pez ( $\Delta P$ ) en condiciones de inanición. Para cada grupo se indica además: el peso inicial del grupo ( $Pi$ ), número de individuos ( $N$ ), peso inicial promedio ( $\bar{P}i$ ), longitud standard media ( $\bar{L}st$ ), temperatura de exposición ( $\bar{T}e$ ), peso total de los cadáveres ( $Pc$ ), peso perdido promedio ( $\bar{P}p$ ), tiempo de muerte mínimo (tm m), tiempo de muerte máximo (tm M) y la desviación típica (s) de log tm.

GRUPO	<u>C. facetum</u>				<u>P. laticeps</u>		
	1	2	3	4	1	2	3
Pi (gr)	38,80	14,19	8,58	14,21	60,53	10,37	10,50
N	10	10	10	10	9	10	10
$\bar{P}i$ (gr)	3,880	1,419	0,858	1,421	6,725	1,037	1,050
$\bar{L}st$ (mm)	42,30	31,17	28,48	32,09	76,27	40,85	41,29
$\bar{T}e$ (°C)	22,61	19,32	22,61	29,71	23,22	30,05	19,32
Pc (gr)	20,51	9,60	5,97	8,76	24,87	5,13	5,85
Pc (%)	52,86	67,66	69,58	61,65	41,09	49,48	55,71
$\bar{P}p$ (gr)	1,829	0,459	0,261	0,545	3,962	0,524	0,465
tm m (días)	86	34	41	20	62	34	24
tm M (días)	153	83	64	31	156	63	106
s	0,0869	0,1339	0,0625	0,0732	0,1299	0,0840	0,2313
tR50 (días)	123,2	53,05	50,43	25,98	112,9	47,92	69,94
$\Delta P$ (mgr/h.gr)	0,15946	0,25399	0,25134	0,61518	0,21741	0,43936	0,26383

Tabla IV.8. (continuación). Cichlasoma facetum y Pimelodella laticeps, tiempos de resistencia del 50 % (tR50) y disminución del peso por hora y gramo de pez ( $\Delta P$ ) en condiciones de inanición. Para cada grupo se indica además: el peso inicial del grupo (Pi), número de individuos (N), peso inicial promedio ( $\bar{P}i$ ), longitud standard media ( $\bar{L}st$ ), temperatura de exposición ( $\bar{T}e$ ), peso total de los cadáveres (Pc), peso perdido promedio ( $\bar{P}p$ ), tiempo de muerte mínimo (tm m), tiempo de muerte máximo (tm M) y la desviación típica (s) de log tm.

Corydoras paleatus

	a	b	c	N	r	S
tR50 = a . $\bar{P}\bar{i}$ - b . $\bar{T}\bar{e}$ + c	14,820663	1,007780	38,654705	6	0,9813	5,4745
log tR50 = a . log $\bar{P}\bar{i}$ - b . log $\bar{T}\bar{e}$ + c	0,741536	1,027026	2,858832	6	0,9512	9,4390

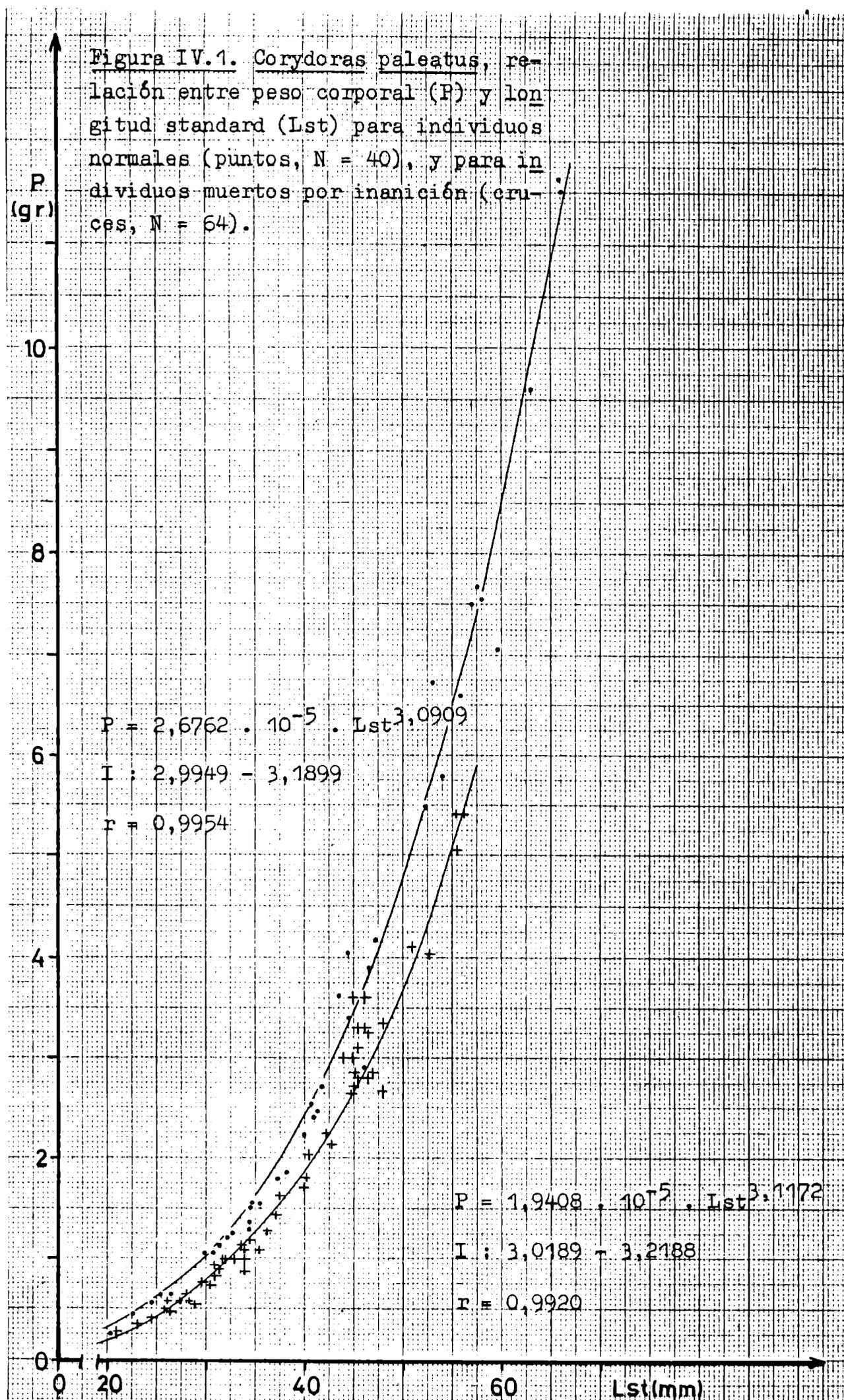
Cichlasoma facetum

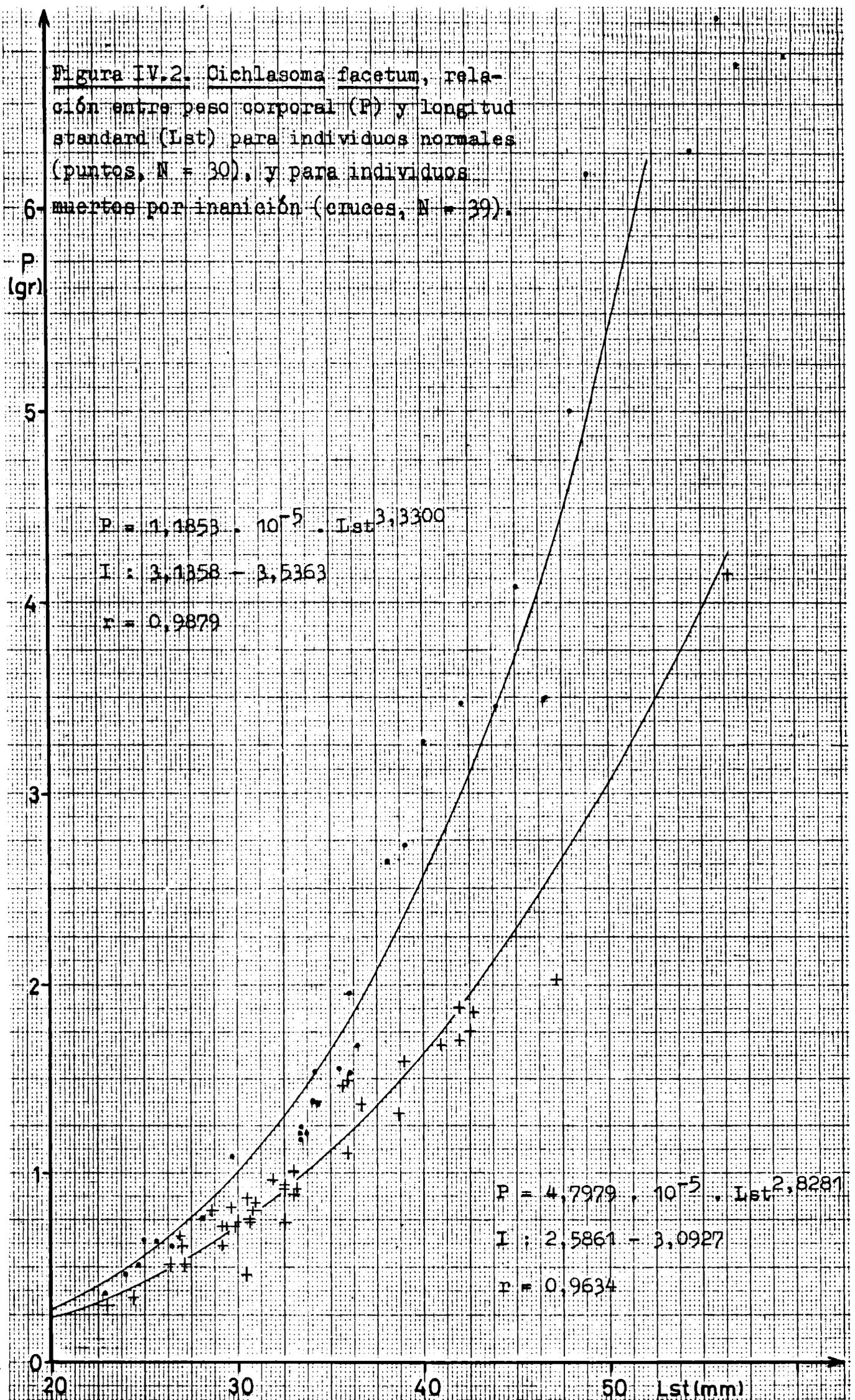
tR50 = a . $\bar{P}\bar{i}$ - b . $\bar{T}\bar{e}$ + c	25,156044	3,334076	95,782932	4	0,9512	15,0413
log tR50 = a . log $\bar{P}\bar{i}$ - b . log $\bar{T}\bar{e}$ + c	0,492204	2,039383	4,439459	4	0,8252	20,7732

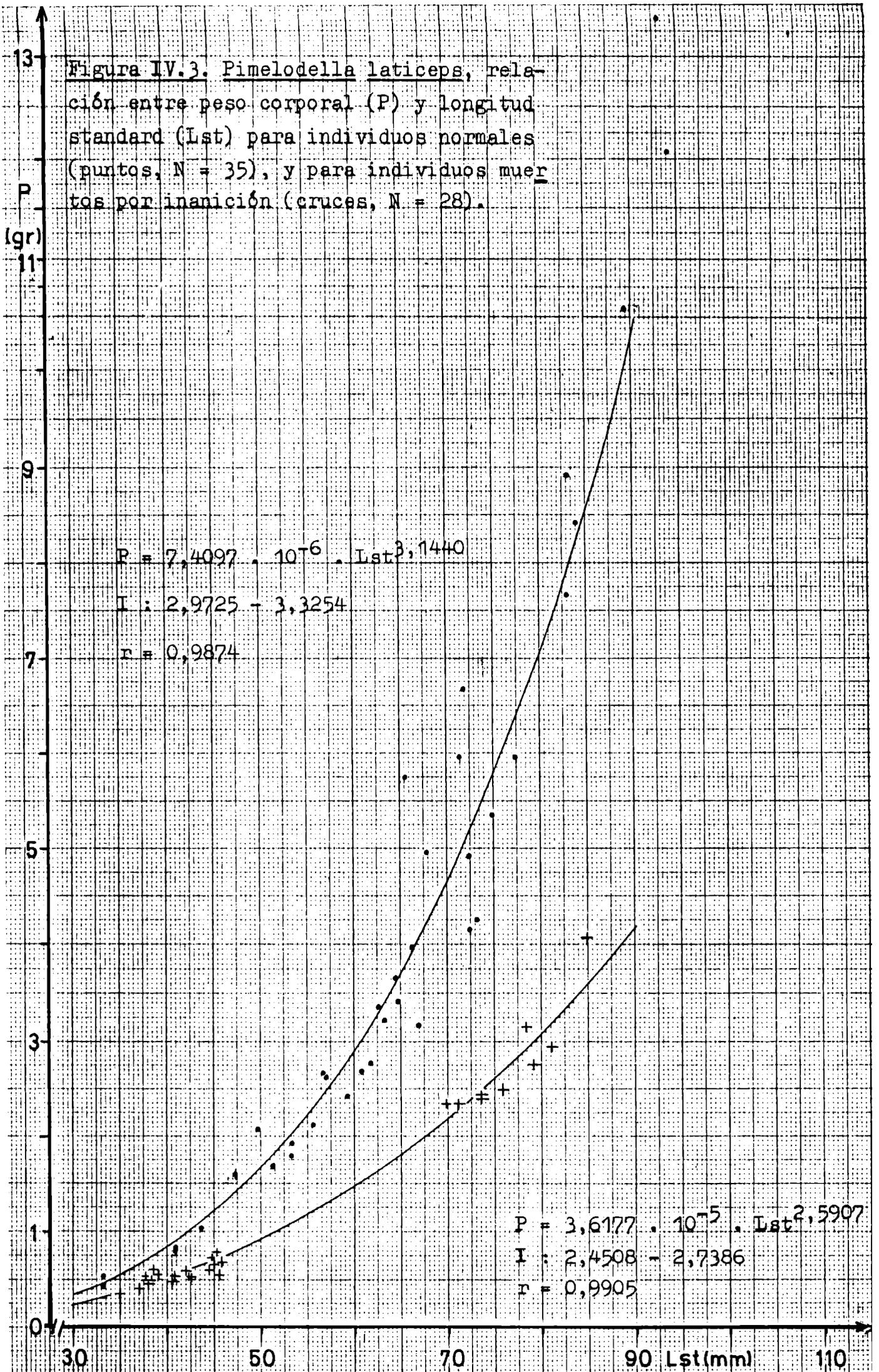
Pimelodella laticeps

tR50 = a . $\bar{P}\bar{i}$ - b . $\bar{T}\bar{e}$ + c	8,972889	2,041319	99,956749	3	1	-
--	----------	----------	-----------	---	---	---

Tabla IV.9. Ecuaciones, lineales y logarítmicas, ensayadas para el plano de regresión del tiempo de resistencia del 50 % (tR50) en función del peso medio inicial del grupo ( $\bar{P}\bar{i}$ ) y la temperatura de exposición ( $\bar{T}\bar{e}$ ), en las tres especies indicadas. N: número de grupos, r: coeficiente de correlación, S: desviación típica, a, b y c: constantes de ajuste.







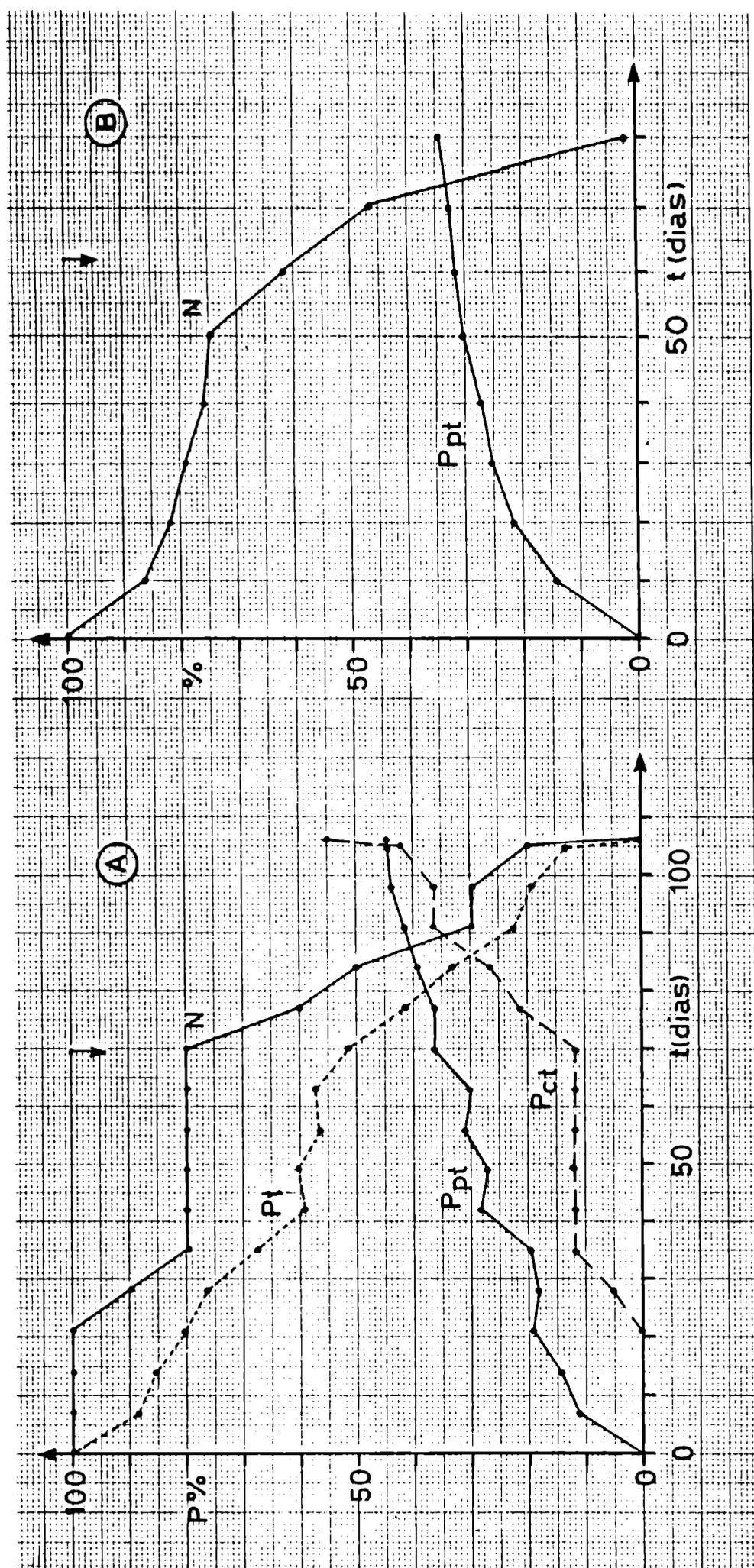


Figura IV.4. Disminución porcentual del peso (P %) y porcentaje de sobrevivientes (N %) en función del tiempo (t) en condiciones de inanición; Pt % peso total del grupo, Ppt % peso perdido por adelgazamiento, Pct % peso total de los cadáveres. A- Pimelodella laticeps, según datos de Tabla IV.7.  $\bar{Lst} = 41,29$  mm,  $\bar{Te} = 19,32^{\circ}\text{C}$ . B- Silurus glanis, según datos originales de Ivlev (1961),  $\bar{Lst} = 24$  mm,  $\bar{Te} = 22^{\circ}\text{C}$ . Las flechas indican los respectivos tr50.

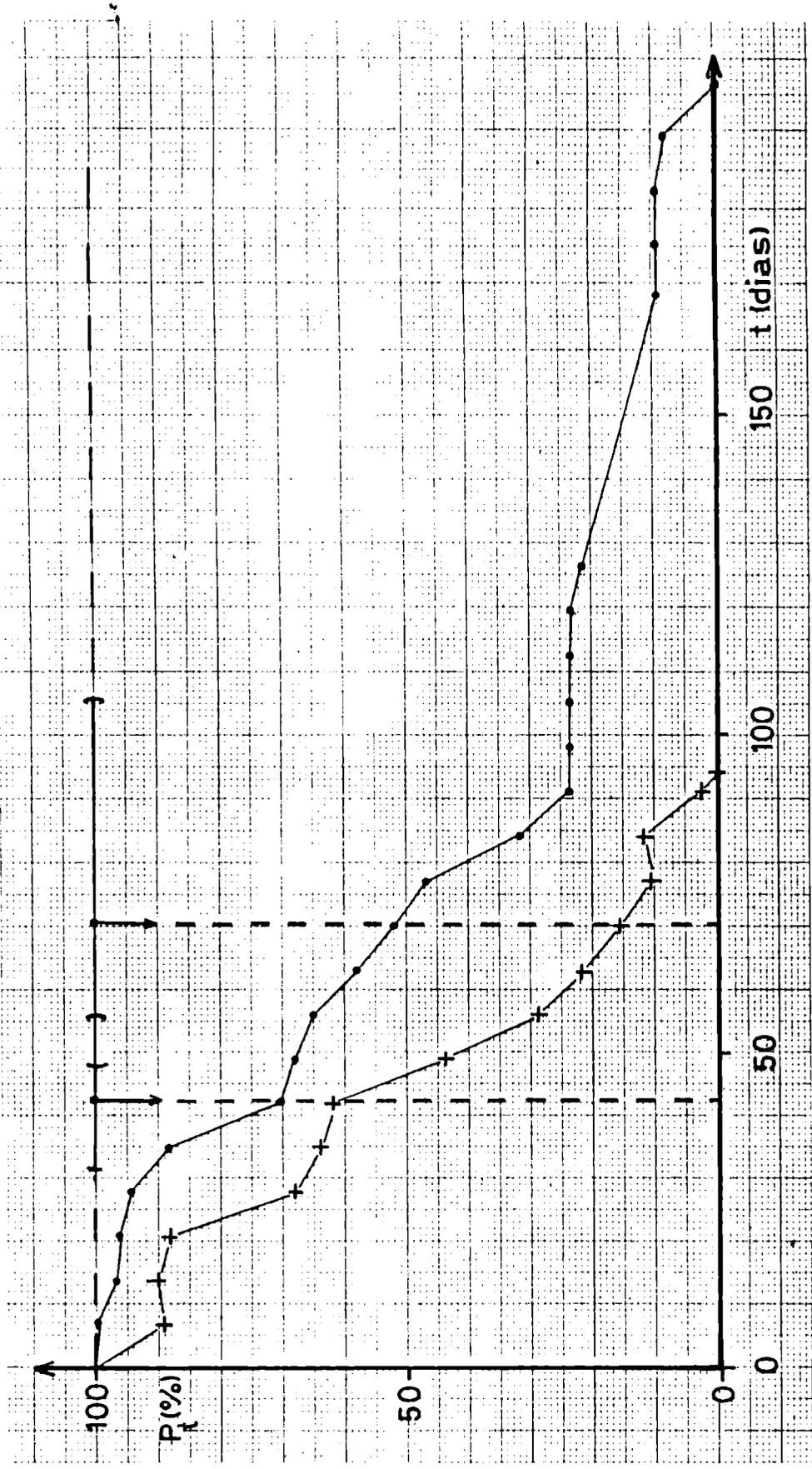


Figura IV.5. Corydoras paleatus, disminución porcentual del peso del grupo (Pt%) en función del tiempo (t) en condiciones de inanición, en dos grupos de distinto tamaño corporal:  $\bar{I}st = 33,76$  mm,  $\bar{P}i = 1,364$  gr (cruces) y  $\bar{I}st = 48,60$  mm,  $\bar{P}i = 4,167$  gr (puntos). Las flechas indican los respectivos tR50 y los paréntesis los intervalos de confianza del 95 %.  $\bar{T}e = 22,61^{\circ}C$ .

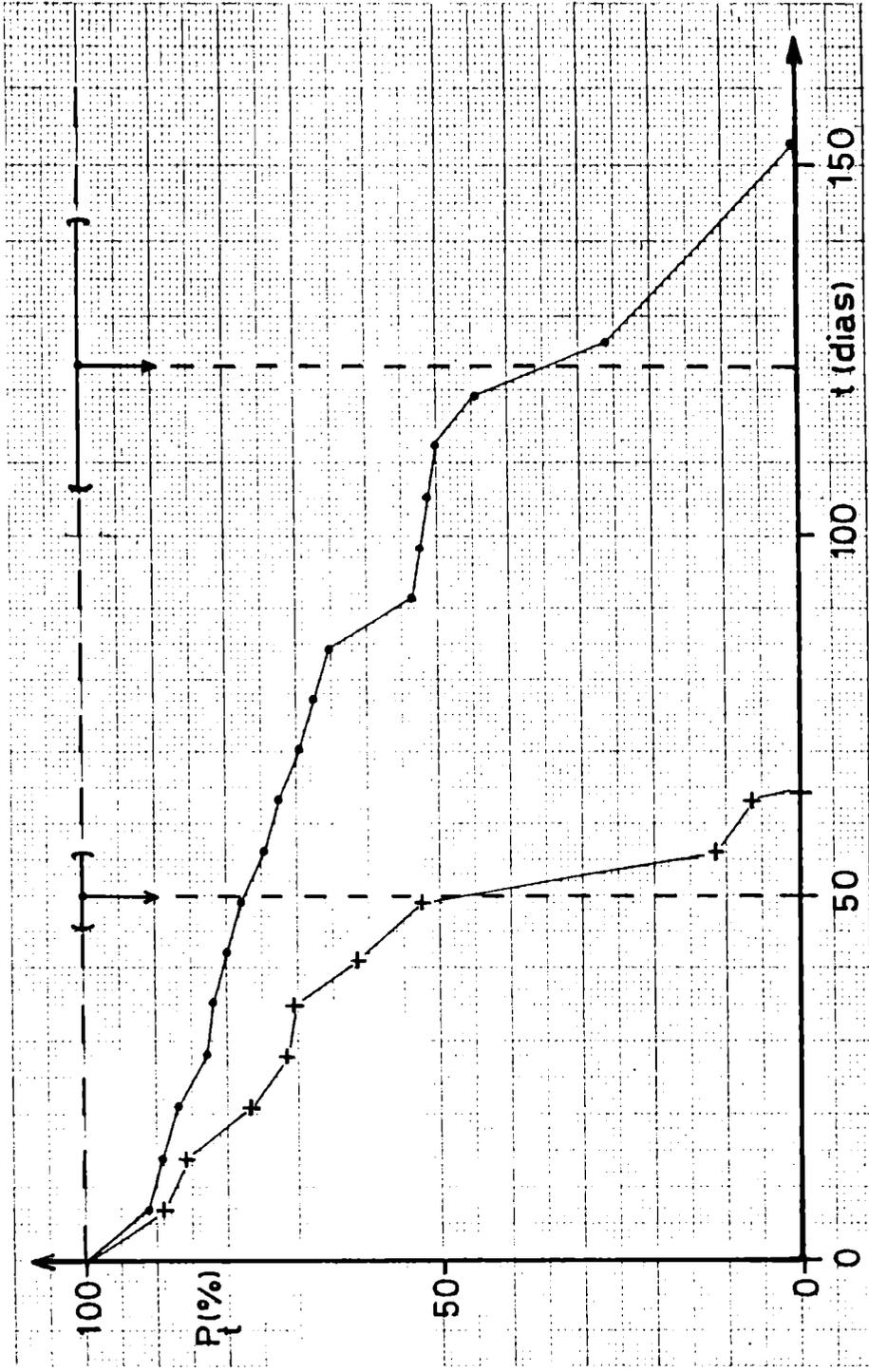


Figura IV.6. Cichlasoma facetum, disminución porcentual del peso del grupo (Pt%) en función del tiempo (t) en condiciones de inanición, en dos grupos de distinto tamaño corporal:  $\bar{Lst} = 28,48$  mm,  $\bar{Pi} = 0,858$  gr (cruces) y  $\bar{Lst} = 42,30$  mm,  $\bar{Pi} = 3,880$  gr (puntos). Las flechas indican los respectivos  $tR50$  y los paréntesis los intervalos de confianza del 95%.  $\bar{Te} = 22,61^{\circ}\text{C}$ .

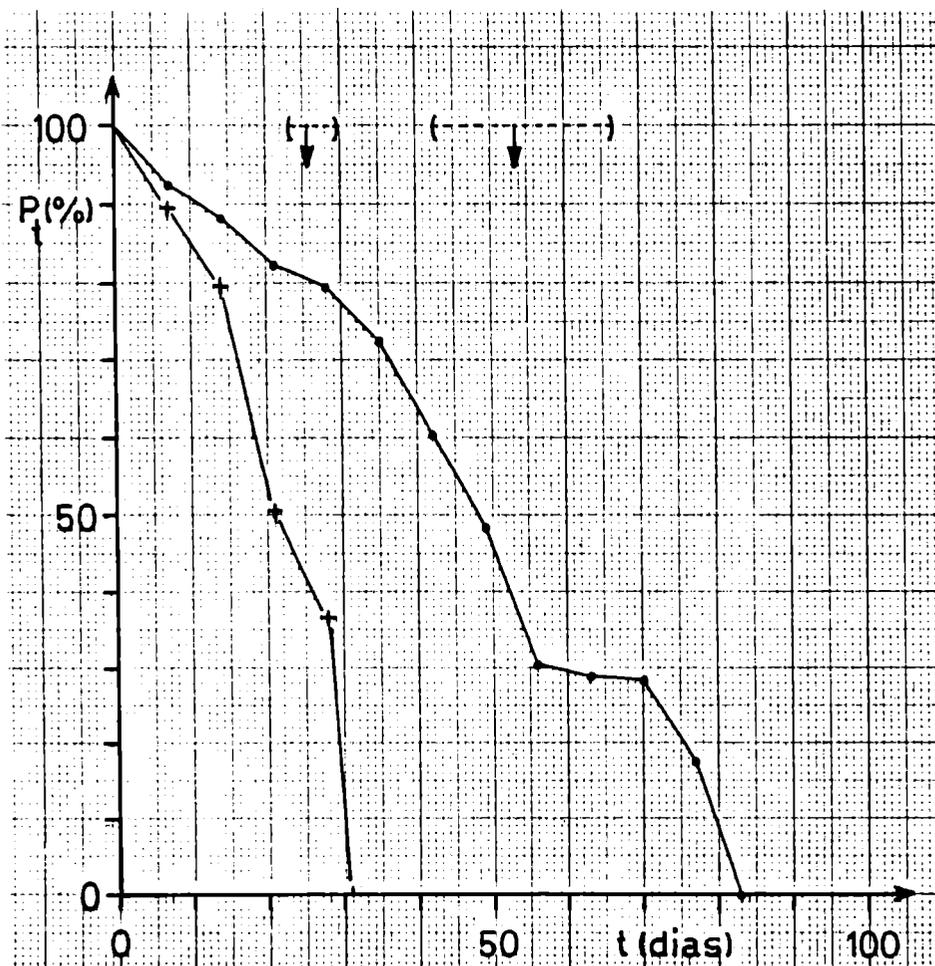


Figura IV.7. Cichlasoma facetum, disminución porcentual del peso del grupo ( $P_t$  %) en función del tiempo ( $t$ ) en condiciones de inanición, en dos grupos con tamaño corporal semejante y distintas temperaturas de exposición. Cruces:  $\bar{L}_{st} = 32,09$  mm,  $\bar{T}_e = 29,17^\circ\text{C}$ . Puntos:  $\bar{L}_{st} = 31,17$  mm,  $\bar{T}_e = 19,32^\circ\text{C}$ . Las flechas indican los respectivos  $t_{R50}$  y los paréntesis los intervalos de confianza del 95 %.

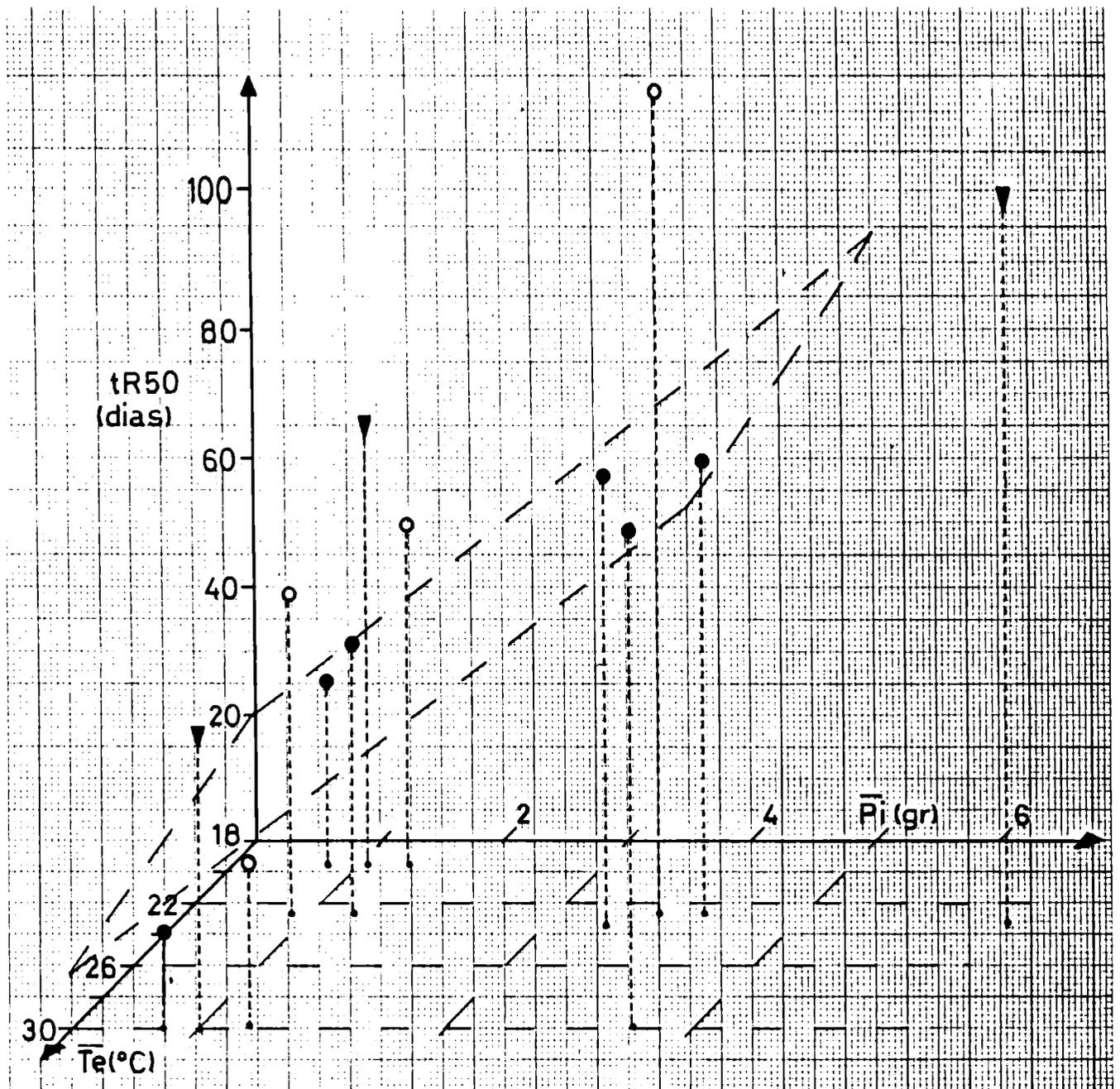


Figura IV.8. Diagrama de dispersión del tiempo de resistencia del 50 % ( $t_{R50}$ ) en función de la temperatura de exposición ( $\bar{T}_e$ ) y el peso promedio inicial ( $\bar{P}_i$ ) en grupos de *C. paleatus* (●), *C. facetum* (○) y *P. laticeps* (▼). El plano de regresión corresponde a *C. paleatus* según la ecuación de Tabla IV.9..

$$\Delta P = \frac{0,0034044 \cdot \bar{T}_e^{1,3458089}}{\bar{P}_i^{0,632243}}$$

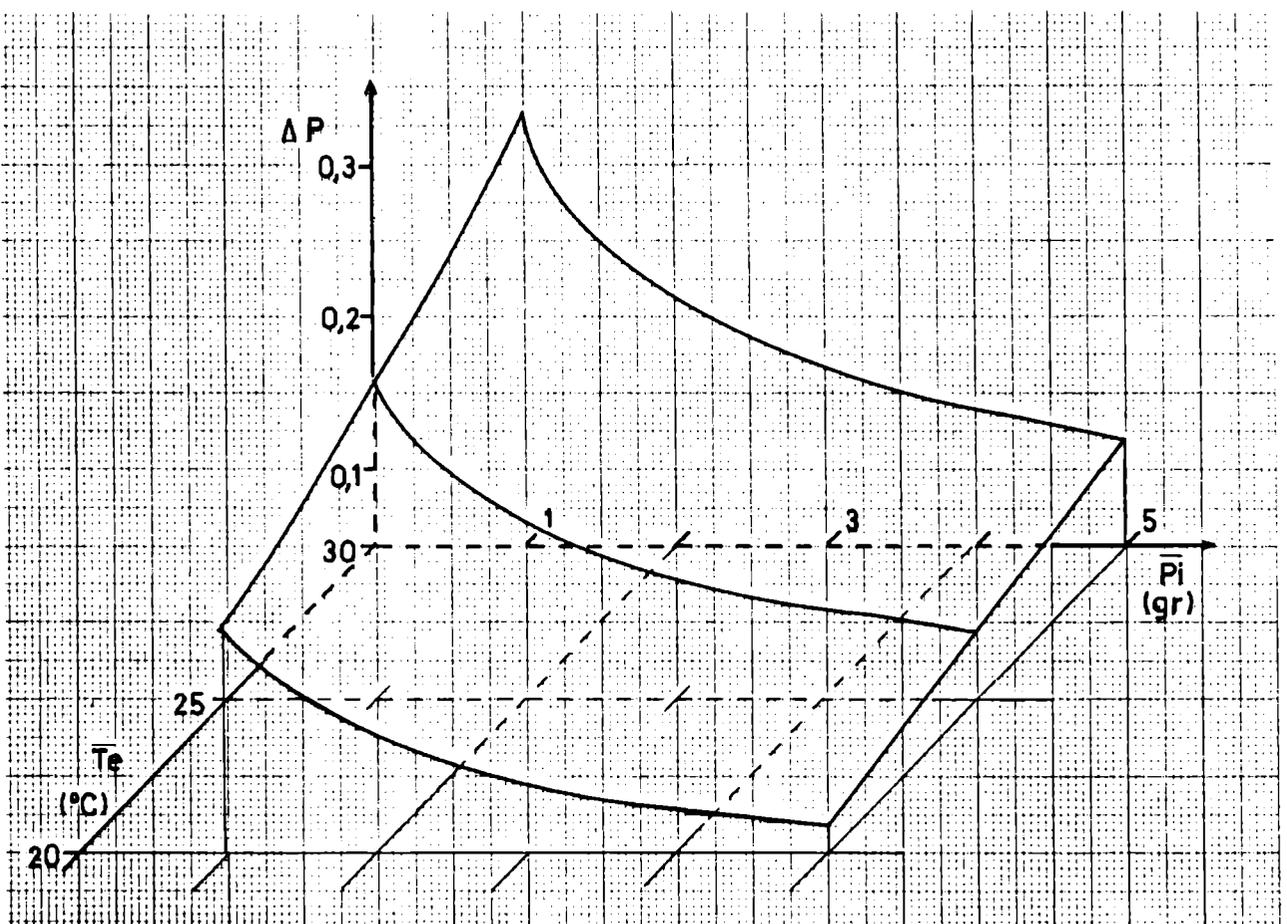


Figura IV.9. Corydoras paleatus, ecuación y plano de regresión de la "tasa de disminución del peso en inanición" ( $\Delta P$ ) en función de la temperatura de exposición ( $\bar{T}_e$ ) y el peso medio inicial ( $\bar{P}_i$ );  $N = 6$ ,  $s = 0,01677$ ,  $r = 0,9914$ .

$\Delta P$  : en  $\text{mg} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gr}^{-1}$ .

V. SUSCEPTIBILIDAD DE ALGUNAS ESPECIES DE PECES A CONDICIONES  
EXTREMAS DE SALINIDAD.

V.1. Introducción.

Los peces dulceacuícolas pueden ser considerados eurihalinos o estenohalinos según su tolerancia a la amplitud de la variación de la concentración de sales (RINGUELET, 1962: 119); pero "no hay una separación clara entre eurihalinos y estenohalinos, no hay una definición comúnmente aceptada que sitúe a un animal dado en uno u otro de dichos grupos" (SCHMIDT-NIELSEN, 1976: 265). En este sentido la mayoría de la información disponible en nuestro país proviene de la observación directa de tal o cual especie asociada a determinadas condiciones de salinidad en su ambiente natural.

Los procesos fisiológicos involucrados en la osmoregulación de los peces pueden verse brevemente en SCHMIDT-NIELSEN (1976: 279) o más extensamente en las revisiones de PARRY (1966) y CONTE (1969). En este campo los Cyprinodontiformes han sido objeto de especial atención debido a su conocida eurihalinidad y por su utilidad como peces larvífagos; en Argentina Jenynsia l. lineata ha servido de base para varios estudios experimentales sobre osmoregulación (ver sección I.1.).

Con un objetivo zoogeográfico MYERS (1949) ha postulado una clasificación "ecológica" de los peces en función de su resistencia a la salinidad que posteriormente fué adoptada por numerosos autores, este esquema fue comentado por RINGUELET (1975: 16) quien propone algunas modificaciones. No obstante su importancia zoogeográfica los estudios experimentales sobre la resistencia a condiciones extremas de salinidad son bastante es

casos.

Las primeras observaciones sobre la susceptibilidad de peces neotropicales al agua de mar natural son probablemente las de HASEMAN (1911) referidas a Poecilia vivípara, Geophagus brasiliensis y otras especies; BRAGA (1975) presenta resultados comparativos para dos especies del género Serrasalmus, DROSTE et al (1982) publican un estudio sobre la susceptibilidad de Lebistes reticulatus. En la Argentina el único estudio experimental con implicancias zoogeográficas es el de THORMAHLEN DE GIL (1949) acerca de Jenynsia l. lineata.

La metodología para estudios de resistencia comúnmente empleada consiste en exponer a grupos de peces dulceacuícolas a distintas concentraciones salinas, que generalmente se obtienen por dilución de agua de mar natural, registrándose el porcentaje de mortalidad a intervalos de tiempo regulares (CHERVINSKI, 1983) o tiempos individuales de muerte (BRAGA, 1975). Salinidades crecientes producen tiempos de resistencia cada vez más cortos y viceversa; el tiempo que los animales tardan en morir es considerado como un indicador de su capacidad de osmoregulación.

En esas condiciones el efecto letal del agua de mar o de algunas aguas altamente salinas sobre los peces de agua dulce es predominantemente osmótico y no referible a la toxicidad de alguno o varios iones presentes. El agua de mar es una solución fisiológicamente balanceada de una mezcla de sales donde la toxicidad individual de éstas es neutralizada (DOUDOROFF, 1957: 410); en general el efecto tóxico de los iones sodio, potasio y magnesio es marcadamente contrarrestado por los iones de calcio y otros cationes metálicos antagonistas (DOUDOROFF, 1957: 425).

Otros estudios con ejemplares sometidos a condiciones extremas se han realizado utilizando soluciones salinas especialmente preparadas (THORMAHLEN DE GIL, 1949; SORIANO SEÑORANS y ORSI, 1960; GARCIA ROMEU et al, 1964; GLUZMAN DE PASCAR, 1968) El empleo de soluciones salinas balanceadas, también llamadas "agua de mar sintética", es de uso común en acuicultura de organismos marinos, bioensayos (WARD y PARRISH, 1982) y experimentación fisiológica; se ha demostrado que estas soluciones balanceadas no tienen efectos tóxicos sobre los peces, existiendo diversas fórmulas para su preparación (RANDALL y HOAR, 1971: 520).

La salinidad del agua de mar es una variable independiente de la temperatura, definida como "la cantidad total en gramos de los sólidos que contiene un kilogramo de agua de mar ... " (PANZARINI, 1967:48). Los distintos autores han trabajado con salinidades variables, bajo condiciones estandarizadas de temperatura o bien no le han prestado atención a este factor. Pero se debe señalar que aunque se trabaje con temperaturas de exposición no letales, esta variable ( $T_e$ ) debe ser considerada porque el efecto letal es principalmente osmótico y la presión osmótica del medio aumenta con el aumento de salinidad y de temperatura; de manera que dos soluciones de igual salinidad y distinta temperatura tienen presiones osmóticas diferentes.

No es el propósito del presente trabajo el estudio de los mecanismos fisiológicos involucrados en la osmoregulación o lograr la aclimatación de algunas especies a salinidades extremas. En esta sección se desarrolla un método experimental que permite evaluar y comparar la susceptibilidad de algunas especies de peces bonaerenses a condiciones extremas de salinidad, empleando agua de mar natural, con el objeto de establecer un orden relativo de resistencia entre las mismas. Adicionalmente

se comprueba si ese orden relativo concuerda con el obtenido empleando una solución salina balanceada (no tóxica), de distinta composición que el agua de mar natural, bajo similares condiciones experimentales.

## V.2.Materiales y Métodos.

Los individuos utilizados fueron capturados en localidades bonaerenses y mantenidos en acuarios durante un período igual o mayor a cuarenta días antes de la experimentación, y en la semana previa a la misma se los aclimató al nivel de temperatura deseado. Las técnicas de captura, mantenimiento y aclimatación se han descripto en la sección II.

Para la realización de las experiencias se emplearon dos tipos de soluciones (Tabla V.1.), A: agua de mar natural procedente de la zona de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires), B: solución salina balanceada para peces marinos, preparada según la fórmula propuesta por DE GRAAF (1973). En ambos casos la solución fue diluída con un volúmen adecuado de agua bi-destilada hasta alcanzar la salinidad deseada. El número de individuos utilizados de cada especie en experimentos con agua de mar natural (A) o solución balanceada (B) es el siguiente:

	A	B
<u>Pimelodella laticeps</u>	10	15
<u>Rhamdia sapo</u>	5	-
<u>Corydoras paleatus</u>	30	10
<u>Curimata gilberti</u>	5	10
<u>Jenynsia l. lineata</u>	5	5
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	35	50
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	-	35
<u>Cichlasoma facetum</u>	30	-
Total:	120	125

El procedimiento experimental consiste en trasladar abruptamente un grupo de cinco individuos de la misma especie y tamaño homogéneo a un acuario de experimentación que contiene agua de mar (ó solución salina balanceada) con determinada salinidad (S ‰) y temperatura (temperatura de exposición:  $T_e$  °C). El momento en que se realiza el traslado se considera tiempo cero y a partir de allí se registra el tiempo de muerte de cada individuo ( $t_m$ ), la experiencia finaliza con la muerte del último individuo. Para evaluar la resistencia de cada especie se tomó como indicador al "tiempo de resistencia del 50 %" ( $t_{R50}$ ), éste y su intervalo de confianza (95%) se calcularon para cada grupo de la forma descrita en la sección II.4.

La presión osmótica ( $P_o$ ) de una solución acuosa, expresada en atmósferas (atm) responde a la relación (CIBA-GEIGY, 1973: 332) :

$$P_o = 0,0442 \cdot \Delta T \cdot (273,16 + T)$$

donde  $\Delta T$  es el descenso crioscópico de la solución (dependiente de la salinidad) y  $T$  su temperatura en grados centígrados. Los valores de  $\Delta T$  para el agua de mar natural de distintas salinidades se tomaron de las tablas del SERVICIO DE HIDROGRAFIA NAVAL (1958: 116). En el caso de la solución salina balanceada el descenso crioscópico (ideal) fue calculado suponiendo una disociación completa de todas las moléculas presentes en la solución mixta (CIBA-GEIGY, 1973: 331). De esta manera para cada grupo las condiciones experimentales de S ‰ y  $T_e$  se expresan convenientemente a través de la presión osmótica ( $P_o$ ).

Para relacionar los tiempos de resistencia del 50 % ( $t_{R50}$ ) observados con la presión osmótica del medio se propone como hipótesis que: "el  $t_{R50}$  de un grupo de peces (de una espe-

cie y bajo determinadas condiciones experimentales) es inversamente proporcional al exceso de presión osmótica sobre un determinado nivel  $PM$ , este valor  $PM$  representa el máximo nivel de  $P_o$  tolerable por una especie:

$$Ec.1. \quad tR50 = \frac{C}{P_o - PM}$$

esta ecuación puede ser escrita en su forma lineal como:

$$Ec.2. \quad \frac{1}{tR50} = P_o \cdot \frac{1}{C} - \frac{PM}{C}$$

donde  $P_o$  es la variable independiente controlada por el experimentador y  $1/tR50$  la variable dependiente;  $PM$  y  $C$  son constantes específicas. La Ec. 2 corresponde a un "Modelo I de regresión lineal simple" del tipo:

$$Ec.3. \quad y = m \cdot x - b$$

donde  $y = 1/tR50$ ,  $x = P_o$ ,  $m = 1/C$  y  $b = PM/C$ . Los parámetros "m" y "b", los intervalos de confianza del 95% para valores esperados de "y", y el Test de correlación ordenada de Kendall utilizado para comparar los dos ordenamientos obtenidos se calcularon de la forma descrita en la sección II.4. La salinidad y temperatura de las soluciones se controlaron según las técnicas y equipos indicados en la sección II.3.

### V.3. Resultados.

En base a la metodología expuesta se realizaron 24 experiencias con agua de mar natural ( $S = 22$  a  $40 \%$ ) y 25 con solución salina balanceada ( $S = 17$  a  $51 \%$ ) con temperaturas de exposición comprendidas entre  $16^\circ$  y  $26^\circ$  C.

Para cada experiencia los datos básicos ( $T_a$ ,  $T_e$ ,  $S \%$  y  $P_o$ ) se han resumido en las Tablas V.2. a V.6., también se indica la longitud standard media del grupo ( $\bar{Lst}$ ), la desviación

típica (s) del logaritmo de tiempo de muerte individual ( $\log t_m$ ) y el  $tR50$  que se expresa en minutos (o en días en el caso de Jenynsia l. lineata). Adicionalmente se han tomado los datos presentados por BRAGA (1975) para dos especies del género Serrasalmus calculando la  $P_o$  correspondiente a cada uno de sus experimentos (Tabla V.7.), se debe señalar que los tiempos indicados en esa tabla corresponden a tiempos de muerte individuales y no a  $tR50$ .

En cada tabla las distintas especies se han ordenado en forma preliminar según valores crecientes de  $tR50$ . Las rectas de regresión que vinculan  $1/tR50$  con la  $P_o$  en agua de mar natural o solución salina balanceada, para cada especie, se exponen en la Tabla V.8.

Las dos experiencias realizadas con Jenynsia l. lineata (Tablas V.3. y V.4.) no registraron mortalidad en tiempos de 202 y 45 días respectivamente, lo que sitúa a esta especie como la más resistente de las aquí estudiadas.

En las restantes especies se verifica que una disminución de la  $P_o$  produce un incremento no lineal del  $tR50$ . El examen de las Tablas V.2. y V.3. (agua de mar) indica que Cichlasoma facetum es la más resistente seguida por Cnesterodon decemmaculatus; para esta última especie en la Tabla V.3. puede verse como un pequeño aumento de la  $P_o$  (generado únicamente por cambio en la  $T_e$ , S % fija) produce una disminución de los  $tR50$ . Corydoras paleatus se encuentra entre las especies menos resistentes junto con P. laticeps. En las Figuras V.1. y V.2. se han representado los  $tR50$  obtenidos (y sus intervalos de confianza) para C. facetum, C. decemmaculatus y C. paleatus además se han representado las curvas correspondientes a partir de las ecua-

ciones de Tabla V.8. Obsérvese que cada una de ellas tiene una curvatura característica; un cambio en la Po de 17,5 a 15,5 atmósferas incrementa en un 75 % el tR50 de Cichlasoma facetum, en un 54 % el de Cnesterodon decemmaculatus y solo en un 18 % para el caso de Corydoras paleatus. Los datos presentados por BRAGA (1975) para Serrasalmus nattereri y S. rhombeus (Tabla V.7.) muestran un efecto similar, en ambas especies existe un rango de Po donde una pequeña disminución de ésta provoca un gran incremento del tiempo de muerte (ver Figura V.3.B).

A partir de las ecuaciones de la Tabla V.8. en agua de mar natural y considerando una Po = 20 atm se calcularon los tR50 esperados y sus intervalos de confianza del 95 % (I), de esta manera las seis especies pueden ordenarse según tR50 decrecientes:

	tR50(m)	I
<u>Cichlasoma facetum</u>	123,40	100,3-160,1
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	64,32	54,9- 77,7
<u>Pimelodella laticeps</u>	45,98	-
<u>Serrasalmus rhombeus</u>	43,63	37,1- 52,8
<u>Corydoras paleatus</u>	42,39	34,3- 55,5
<u>Serrasalmus nattereri</u>	28,36	23,2- 36,4

Las dos especies de las que se poseen datos "puntuales" pueden intercalarse de manera preliminar en el ordenamiento mencionado, con las ecuaciones de Tabla V.8. se puede estimar que Curimata gilberti (Tabla V.2.) ocupa una posición intermedia entre C. decemmaculatus y P. laticeps, mientras que Rhamdia sapo (Tabla V.3.) se sitúa entre P. laticeps y S. rhombeus.

Los resultados obtenidos con solución balanceada (Tablas V.4. a V.6.) en general concuerdan con los obtenidos usan-

do agua de mar natural en cuanto a que una disminución de la  $P_o$  produce un incremento no lineal del  $tR_{50}$  (Figura V.3.A.) y el orden relativo de resistencia entre especies es similar; pero para la mayoría de ellas los  $tR_{50}$  son mayores que los que cabría esperar con agua de mar natural de igual  $P_o$ . Esta diferencia es del orden del 60 % en C. decemmaculatus; en esta especie también aquí puede observarse como la variación de temperatura sin variación de salinidad produce un pequeño cambio en la  $P_o$  que incrementa los  $tR_{50}$  (Tabla V.6.). A partir de las ecuaciones de Tabla V.8. para  $P_o = 20$  atm, los  $tR_{50}$  esperados en solución salina balanceada y sus intervalos de confianza 95 % (I) son:

	$tR_{50}(m)$	I
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	104,63	77,0-163,2
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	84,43	60,4-140,0
<u>Pimelodella laticeps</u>	69,37	53,6- 98,3
<u>Curimata gilberti</u>	42,26	-
<u>Corydoras paleatus</u>	41,27	-

#### V.4. Conclusiones y discusión.

En base a los resultados obtenidos en las condiciones experimentales expuestas, se concluye que el agua de mar natural ( $P_o = 15,4$  a  $28,61$  atm) y la solución salina balanceada ( $P_o = 13,15$  a  $35,28$  atm) provocan la muerte de todas las especies estudiadas a corto o mediano plazo (menor a 2300 minutos), con la excepción de J. l. lineata. En ambos casos la disminución de la  $P_o$  provoca un incremento no lineal en el  $tR_{50}$ , la relación entre ambas variables puede ser descripta mediante la Ec.2.; la correlación entre  $P_o$  y  $1/tR_{50}$  es significativa en todos los casos ( $p < 0,05$ ) y las respectivas rectas de regresión (Tabla V.8)

permiten estimar el  $tR_{50}$  esperado para una dada  $P_o$  en las distintas especies. Las diferencias interespecíficas observadas en el tiempo de muerte pueden ser atribuidas a una distinta capacidad de osmoregulación.

La presión osmótica depende fundamentalmente de la salinidad y en mucho menor grado de la temperatura; el empleo de la  $P_o$  como variable independiente, en vez de la salinidad, tiene la ventaja de poder explicar pequeñas diferencias debidas a los cambios de temperatura y de esa manera los resultados (tiempo de muerte) pueden compararse respecto a una única variable ( $P_o$ ).

Las temperaturas de exposición aquí utilizadas son no letales y en todos los casos se eligió una temperatura de aclimatación próxima con el propósito de disminuir el posible efecto del stress térmico. Por otra parte debe señalarse que la temperatura de exposición puede tener un efecto adicional e independiente al descripto dado que altera la tasa metabólica. SANZ BRAU (1985) ha indicado que la temperatura no altera la resistencia a la salinidad en Valencia hispánica y Aphanius iberus (Cyprinodontidae) mientras que BLABER (1973) señaló una pequeña interacción entre temperatura y salinidad al estudiar la tolerancia de Rhabdosargus holubi (Sparidae): posiblemente los efectos de la temperatura en la resistencia a la salinidad podrían evaluarse mejor a través de una regresión múltiple ( $tR_{50}$  versus S % y  $T_e$ ).

En este estudio no se ha tenido en cuenta el efecto del tamaño corporal; si se considera que al colocar un pez en un medio hiperosmótico primeramente sufre una pérdida osmótica de agua, y que la velocidad de pérdida depende de la superficie

del cuerpo, es posible que los animales pequeños sean menos resistentes por su elevada relación superficie/volumen. PARRY (1958) y CONTE (1969: 258) han señalado en varias especies de salmónidos que los individuos pequeños presentan tiempos de muerte menores que los más grandes al ser expuestos a distintas concentraciones de agua de mar, atribuyendo éste efecto en parte a la diferente relación superficie/volumen.

A los efectos de establecer un orden de resistencia entre especies el empleo de agua de mar o solución salina balanceada ha dado resultados equivalentes; no obstante las diferencias observadas entre los  $t_{R50}$  de una misma especie en una u otra solución podrían atribuirse a la distinta composición química de las mismas.

Comparando los órdenes relativos de resistencia obtenidos en agua de mar natural y solución salina balanceada, mediante un test de correlación ordenada de Kendall se concluye que ambos están directamente asociados ( $T_s = 0,8 \geq T(0,05; 5) = 0,8$ ); se puede estimar un orden único de resistencia al agua de mar natural de  $P_0 = 20$  atm ( $T_e = 20^\circ\text{C}$ ,  $S = 28,5 \%$ ) intercalando en el lugar adecuado a Phalloceros caudimaculatus que solo fue tratado en solución balanceada y mostró una resistencia similar a la de Cnesterodon decemmaculatus. De esa manera se tiene:

1	<u>Jenynsia lineata lineata</u>	+	resistente	
2	<u>Cichlasoma facetum</u>	↑		
3	<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>			
4	<u>Phalloceros caudimaculatus</u>			
5	<u>Pimelodella laticeps</u>			
6	<u>Curimata gilberti</u>			
7	<u>Rhamdia sapo</u>			
8	<u>Serrasalmus rhombeus</u>			
9	<u>Corydoras paleatus</u>			
10	<u>Serrasalmus nattereri</u>		-	resistente

En este ordenamiento las especies N° 4, 6 y 7 ocupan posiciones estimadas, C. gilberti es menos resistente que P. laticeps en solución salina balanceada y a la inversa en agua de mar. Este ordenamiento surge de considerar los  $tR_{50}$  esperados en agua de mar ( $P_o = 20 \text{ atm}$ ), el exámen de los intervalos de confianza indica que las especies N° 5 a 10 presentan tiempos de resistencia equivalentes, por otra parte C. decemmaculatus y P. caudimaculatus tienen una resistencia similar en solución salina balanceada. No obstante debe tenerse en cuenta que diferencias no significativas a esta  $P_o$  (20 atm) si pueden serlo a  $P_o$  menores, por debajo del valor señalado las curvas calculadas en agua de mar no se intersectan con la única excepción de S. nattereri que invierte su posición con S. rhombeus a  $P_o = 9,5 \text{ atm}$  aproximadamente.

Los resultados que aquí se han presentado concuerdan ampliamente a nivel de familia con los comentados por otros autores. HASEMAN (1911) ha señalado que Acestrotrichus sp., Hoplias sp. y Astyanax sp. (Characiformes) mueren en corto tiempo (menos de una hora) al ser colocados en agua de mar, Geophagus brasiliensis (Cichlidae) vive por varias horas y Poecilia vivípara (Poeciliidae) no se vé afectada. En el ordenamiento que se ha expuesto Siluriformes y Characiformes se muestran como los más susceptibles; MYERS (1949) y RINGUELET (1975) colocan a estos grupos dentro de la "división primaria", constituida por peces confinados a las aguas dulces y que no toleran el agua de mar. BRAGA (1975: 225) indica que Serrasalmus sp. son peces estenohalinos que resisten menos de 24 horas en salinidades mayores a 7 ‰.

Por otra parte las familias Poeciliidae y Jenynsiidae han sido colocadas en la "división secundaria", compuesta por

peces confinados a las aguas dulces pero que toleran el agua de mar (al menos durante cortos períodos) por poseer cierta eurihalinidad; esto concuerda con los resultados presentados acerca de C. decemmaculatus, J. l. lineata y Phalloceros caudimaculatus. Se ha señalado que Gambusia affinis (Poeciliidae) tolera transferencias repentinas a salinidades de hasta 19,5 ‰ (CHERVINSKI, 1983) mientras que Lebistes reticulatus (Poeciliidae) llega a sobrevivir en concentraciones de 70 ‰ (DROSTE et al, 1982).

Para Jenynsia l. lineata THORMAHLEN DE GIL (1949) ha indicado que, partiendo de agua destilada y aumentando paulatinamente la concentración de sales han llegado (después de tres meses) a agua de mar pura permaneciendo en buenas condiciones por más de siete meses, sin embargo la transferencia repentina a agua de mar diluída ( $S = 1,75$  a  $35$  ‰) produce la muerte en tiempos menores a 50 días. Recalculando los datos de esta autora (adoptando  $S = 35$  ‰ y  $T_e = 20^{\circ}\text{C}$ ) el coeficiente de correlación entre  $P_o$  y  $1/t_m$  arroja resultados no significativos ( $N = 11$ ,  $r = 0,3453$  n.s. con  $p < 0,05$ ). Los resultados de esta autora no concuerdan con los aquí presentados, en que una transferencia repentina a  $S = 24$  ‰ ( $P_o = 17,07$  atm, Tabla V.3.) no produjo mortalidad en 202 días.

Por otra parte, SORIANO SEÑORANS y ORSI (1960) indican que J. l. lineata tolera bien el pasaje progresivo al agua de mar pero no en forma brusca, con concentraciones salinas artificiales de  $S = 38,57$  ‰ a  $34,83$  ‰ la mortalidad 50% se alcanza a las 12 horas, no registrando mortalidad en concentraciones de  $S = 30,96$  ‰ e inferiores ( $T_e = 11^{\circ}\text{C}$  a  $17^{\circ}\text{C}$ ,  $P_o \leq 22$  atm aprox.); concordando con lo señalado en las Tablas V.3. y V.4. en que exposiciones a  $P_o = 17,07$  y  $17,00$  atm no produjeron mor-

talidad.

Dentro de la "división secundaria" también se ubican los Cyprinodontidae, y se ha señalado (STANLEY y FLEMING, 1964) que Fundulus kansae excreta orina hipertónica durante el proceso de adaptación al agua de mar; según PARRY (1966) esta familia es la más resistente a las altas salinidades entre todos los teleosteos, comentando que se han encontrado ejemplares de Cyprinodon variegatus en concentraciones salinas de 147 ‰ .

Después de Jenynsia l. lineata la especie más resistente entre las 10 estudiadas es Cichlasoma facetum. Es evidente que los cíclidos no obstante estar confinados a las aguas dulces poseen cierta eurihalinidad, Tilapia mossambica sobrevive en salinidades de 69 ‰ (PARRY, 1966), una discusión acerca de si deben colocarse en una u otra división puede verse en RINGUELET (1975: 17) .

En base a lo expuesto entre las especies estudiadas Cnesterodon decemmaculatus y Cichlasoma facetum pueden ser muy útiles para posteriores experimentos, porque la exposición a presiones osmóticas intermedias ( $P_o \simeq 14 \text{ atm}$ ) produciría mortalidad total pero con  $t_{R50}$  largos, del orden de las 12 horas o mayores; en particular C. facetum que cubre una amplia gama de tamaños corporales puede ser empleado para investigar el efecto de la relación superficie/volumen en la resistencia a la salinidad.

Según la Ec.1. ( $t_{R50} = C/P_o - PM$ ) cuando la  $P_o$  externa tiende a un determinado valor de  $PM$  el  $t_{R50}$  tiende a infinito, bajo esta interpretación  $PM$  es una constante con significado biológico que representa la presión osmótica máxima tolerable

por determinada especie; si  $P_o$  es menor a  $PM$  no se produce mortalidad y viceversa.

ELLIS (en DOUDOROFF, 1957) ha indicado que el límite máximo de  $P_o$  tolerado por los peces de agua dulce es cercano a 6 atm, y DOUDOROFF (1957) señala que los límites de tolerancia se sitúan entre salinidades de 4 y 14 ‰. A partir de la Ec.2. y los parámetros "m" y "b" señalados en la Tabla V.8. se puede despejar y calcular el valor de  $PM$  en cada caso ( $PM = b/m$ ). De esta manera los valores estimados de presión osmótica máxima tolerable ( $PM$ ) en agua de mar natural son de 12,8 atm en Cichlasoma facetum y 4,7 atm en Corydoras paleatus que corresponden a salinidades de 18,4 ‰ y 6,8 ‰ respectivamente. Estos dos valores son los extremos entre las especies aquí estudiadas y se aproximan bastante a los indicados por los autores ya mencionados. Debe tenerse en cuenta que estos valores son aproximaciones calculadas por extrapolación, el modelo debe ser tomado como una hipótesis de trabajo y corroborar experimentalmente si exposiciones a  $P_o$  menores que las  $PM$  señaladas efectivamente no producen mortalidad.

	A	B
NaCl	77,758	64,216
MgCl <sub>2</sub>	10,878	12,213
MgSO <sub>4</sub>	4,737	16,628
CaSO <sub>4</sub>	3,600	---
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	2,465	---
CaCO <sub>3</sub> #	0,345	---
MgBr <sub>2</sub>	0,217	---
CaCl <sub>2</sub>	---	3,617
KCl	---	1,635
NaHCO <sub>3</sub>	---	0,413
KBr	---	0,240
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	---	0,207
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	---	0,061
SrCl <sub>2</sub>	---	0,061
KF	---	0,009
KI	---	0,000024

Tabla V.1. Composición salina porcentual de las soluciones utilizadas. A: agua de mar natural, constituyentes principales, (PANZARINI, 1967). B: solución balanceada para peces marinos (DE GRAAF, 1973).

# incluye residuo.

Ta	Te	S ‰	Po(atm)	tR50	s	$\overline{Lst}$
<u>Pimelodella laticeps</u>						
20,9	20,6	40	28,51	25,09	0,097472	70,32
20,9	21,0	22	15,41	83,47	0,101166	75,60
<u>Corydoras paleatus</u>						
22,2	21,6	40	28,61	30,02	0,077035	33,40
19,4	20,1	29	20,38	31,95	0,094408	38,30
19,4	20,1	29	20,38	36,60	0,071879	26,90
19,4	20,1	25	17,50	52,18	0,062336	31,74
22,2	21,6	22	15,44	82,85	0,099850	32,60
<u>Curimata gilberti</u>						
21,2	21,1	22	15,41	84,97	0,035141	158,0
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>						
22,2	21,6	40	28,61	33,21	0,104962	18,60
19,4	20,1	29	20,38	47,23	0,086896	17,38
19,4	20,1	25	17,50	99,93	0,133109	17,58
22,2	21,6	22	15,44	243,90 #	---	19,00
<u>Cichlasoma facetum</u>						
22,2	21,6	40	28,61	57,33	0,047227	52,60
19,4	20,1	29	20,38	109,45	0,104362	52,98
19,4	20,1	25	17,50	224,96	0,059269	61,68
22,2	21,6	22	15,44	575,63	0,072264	54,00

Tabla V.2. Tiempos de resistencia del 50 % (tR50: minutos), para cinco especies de peces bonaerenses, en agua de mar natural de distintas salinidades (S ‰); se indica además la temperatura de exposición (Te: °C) y la presión osmótica correspondiente (Po: atmósferas).

( # tR50 estimado por probit )

Ta	Te	S ‰	Po(atm)	tR50	s	$\bar{Lst}$
<u>Rhamdia sapo</u>						
26,0	25,0	24	17,07	55,62	0,084783	26,08
<u>Corydoras paleatus</u>						
26,0	25,0	24	17,07	57,42	0,038644	45,02
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>						
26,0	18,3	24	16,68	105,76	0,096708	14,56
26,0	25,0	24	17,07	98,38	0,120483	18,86
26,0	25,0	24	17,07	99,21	0,076356	14,68
<u>Cichlasoma facetum</u>						
26,0	25,0	24	17,07	134,52	0,035675	43,64
--	24,0	22	15,56	439,41	0,135878	55,54
<u>Jenynsia l. lineata</u>						
20,0	25,0	24	17,07	> 202 días	---	≈ 50

Tabla V.3. Tiempos de resistencia del 50% ( tR50 ), para cinco especies de peces bonaerenses, en agua de mar de distintas salinidades ( S ‰ ); se indica además la temperatura de exposición ( Te: °C ) y la presión osmótica ( Po ).

	S ‰	Po(atm)	tR50	s	$\bar{Lst}$
<u>Pimelodella laticeps</u>					
	51,09	34,93	24,43	0,083001	72,10
	34,06	22,87	52,46	0,055131	68,58
	25,54	17,00	106,39	0,030595	68,66
<u>Corydoras paleatus</u>					
	34,06	22,87	30,96	0,023898	48,40
	25,54	17,00	63,32	0,055521	42,87
<u>Curimata gilberti</u>					
	34,06	22,87	33,02	0,103795	94,00
	25,54	17,00	59,72	0,066112	93,00
<u>Jenynsia l. lineata</u>					
	25,54	17,00	> 45 días	---	≈ 50

Tabla V.4. Tiempos de resistencia del 50 % (tR50), para 4 especies de peces bonaerenses, en solución balanceada de distintas salinidades (S ‰) y  $T_e = 22,0^\circ\text{C}$ ; se indica además la presión osmótica (Po).  $T_a = 21,3^\circ\text{C}$ .

S %	Po(atm)	<u>C. decemmaculatus</u>			<u>P. caudimaculatus</u>		
		tR50	s	$\bar{Lst}$	tR50	s	$\bar{Lst}$
51,09	34,69	29,13	0,157499	17,42	21,14	0,185161	17,70
40,00	26,85	53,60	0,143787	20,24	30,20	0,149648	16,86
34,06	22,72	81,48	0,204166	20,60	82,96	0,089057	16,96
30,00	19,93	176,66	0,075567	20,66	147,90 #	--	17,84
25,54	16,89	289,78	0,090713	19,26	242,09	0,197326	17,68
23,00	15,17	870,96 #	--	20,70	863,74 #	--	17,40
20,00	13,15	2289,9	0,223587	21,08	2238,7 #	--	17,70

Tabla V.5. Cnesterodon decemmaculatus y Phalloceros caudimaculatus, tiempos de resistencia del 50% (tR50) en solución balanceada de distintas salinidades y  $T_e = 20,0^\circ\text{C}$ ; se indica además la presión osmótica (Po).  $T_a = 17,4^\circ\text{C}$ .

(# tR50 estimado por probit)

Te	Po(atm)	tR50	s	$\bar{Lst}$
25,0	35,28	22,19	0,148253	17,78
20,0	34,69	23,52	0,124553	19,34
16,0	34,22	25,29	0,250860	18,40

Tabla V.6. Cnesterodon decemmaculatus, tiempos de resistencia del 50% (tR50: minutos) en solución balanceada (S = 51,09%) a distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ); se indica además la presión osmótica (Po).  $T_a = 15,8^\circ\text{C}$ .

$\bar{T}_e$	S ‰	Po(atm)	<u>S. nattereri</u>	<u>S. rhombeus</u>
			tm	tm
27,05	35,8	25,94	-	28
26,50	35,3	25,51	17	-
27,25	35,3	25,58	11	-
27,55	32,0	23,13	-	29
27,00	31,8	22,93	25	-
27,30	31,8	22,96	19	-
27,15	28,6	20,57	-	44
27,10	28,4	20,41	40	-
27,25	28,4	20,43	40	-
28,00	25,3	18,19	-	59
27,35	24,8	17,79	67	-
27,25	24,8	17,78	53	-
27,45	21,6	15,46	-	87
27,25	21,3	15,23	83	-
27,60	21,3	15,25	111	-
28,15	18,2	13,02	-	156
27,75	17,8	12,71	154	-
27,75	17,8	12,71	165	-
27,50	14,6	10,40	-	253
26,85	14,3	10,16	417	-
27,65	14,3	10,19	645	-
26,60	11,4	8,08	-	727
26,50	10,6	7,50	435	-
27,00	10,6	7,51	665	-
26,70	7,3	5,16	-	1108
26,25	7,2	5,08	564	-
26,50	7,2	5,09	1000	-
27,10	6,9	4,88	2010	-
27,00	6,5	4,59	1915	-
27,00	6,1	4,31	1965	-
27,35	5,6	3,96	-	1920
26,00	3,7	2,60	-	-
27,35	3,7	2,61	-	1310
26,10	0,2	0,12	-	-
27,70	0,2	0,12	-	-

Tabla V.7. Serrasalmus nattereri y S. rhombeus, tiempos individuales de muerte (tm: minutos) en agua de mar de distintas salinidades (S ‰), se indica además la temperatura media de exposición ( $\bar{T}_e$ ) y la presión osmótica (Po). (según BRAGA, 1975).

Espece	y =	m	Po	b	N	r	S <sup>2</sup> <sub>yx</sub>
Agua de mar natural							
<u>Cichlasoma facetum</u>	y = 0,0011328	.	Po -	0,0145499	6	0,9692	2,59076.10 <sup>-6</sup>
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	y = 0,0018964	.	Po -	0,0223800	7	0,9616	7,15216.10 <sup>-6</sup>
<u>Pimelodella laticeps</u>	y = 0,0021280	.	Po -	0,0208114	2	1	--
<u>Corydoras paleatus</u>	y = 0,0015423	.	Po -	0,0072569	6	0,8547	2,41164.10 <sup>-5</sup>
<u>Serrasalmus nattereri</u>	y = 0,0028070	.	Po -	0,0208744	21	0,8544	1,65799.10 <sup>-4</sup>
<u>Serrasalmus rhombeus</u>	y = 0,0015902	.	Po -	0,0088815	11	0,9500	1,94579.10 <sup>-5</sup>

Solución salina balanceada

<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	y = 0,0020060	.	Po -	0,0305621	10	0,9788	1,57624.10 <sup>-5</sup>
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	y = 0,0023459	.	Po -	0,0350738	7	0,9710	2,25412.10 <sup>-5</sup>
<u>Pimelodella laticeps</u>	y = 0,0017669	.	Po -	0,0209227	3	0,9997	2,32872.10 <sup>-7</sup>
<u>Corydoras paleatus</u>	y = 0,0028121	.	Po -	0,0320127	2	1	--
<u>Curimata gilberti</u>	y = 0,0023066	.	Po -	0,0224678	2	1	--

Tabla V.8. Tiempos de resistencia del 50% (tR50: minutos) en función de la presión osmótica (Po: atmósferas), en agua de mar o solución balanceada, para las especies indicadas.  $y = 1/tR50$ ,  $m = 1/C$ ,  $b = PM/C$ . Se indica además el número de pares de datos (N), el coeficiente de correlación (r) y la varian-za no explicada (S<sup>2</sup><sub>yx</sub>).

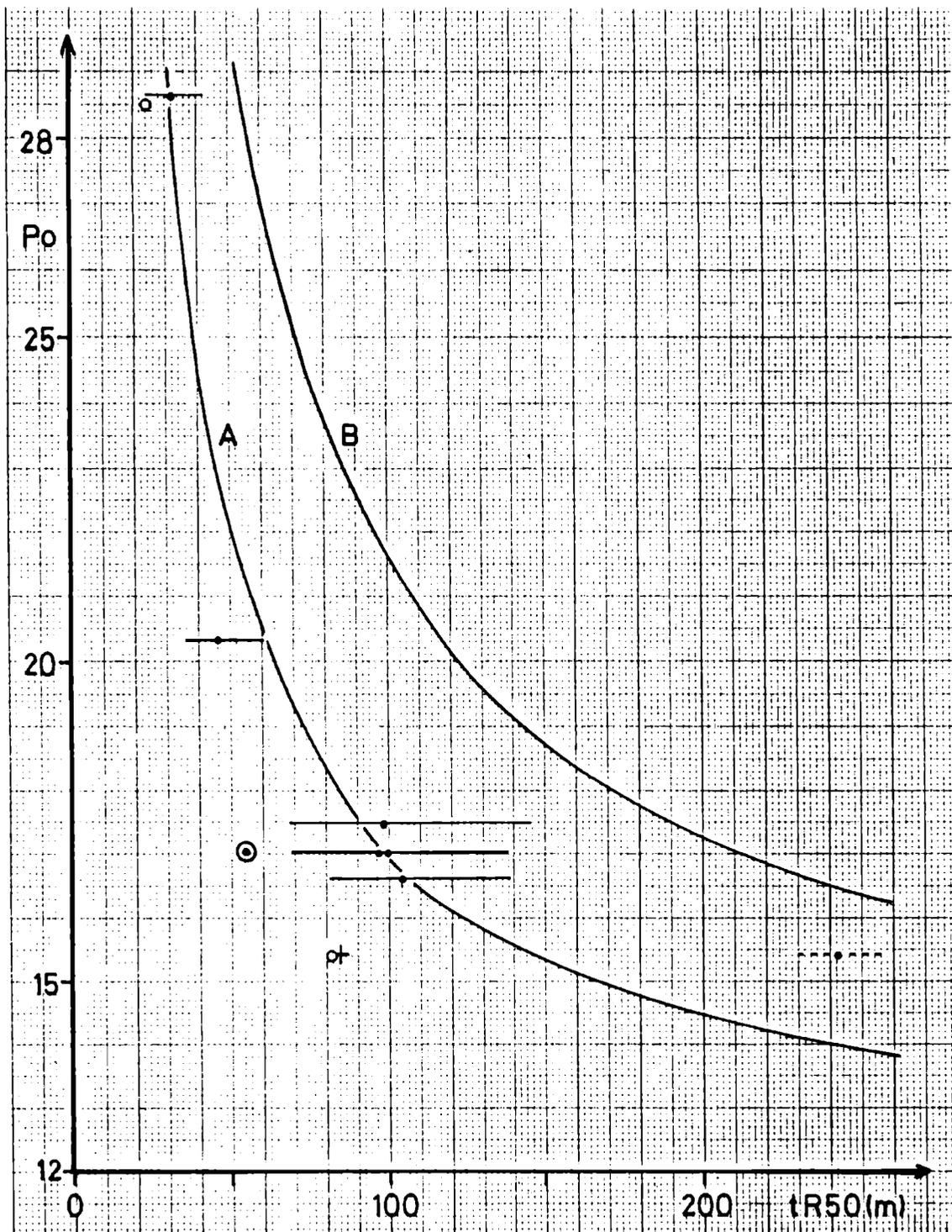


Figura V.1. Tiempos de resistencia del 50% ( $t_{R50}$ : minutos) en función de la presión osmótica ( $P_o$ : atmósferas) del agua de mar natural en: A- *Cnesterodon decemmaculatus* (●), las barras horizontales señalan el intervalo de confianza del 95% y B- *Cichlasoma facetum*, según ecuaciones de Tabla V.8. Se indican también datos puntuales para *Curimata gilberti* (+), *Rhamdia sapo* (⊙) y *Pimelodella laticeps* (o).

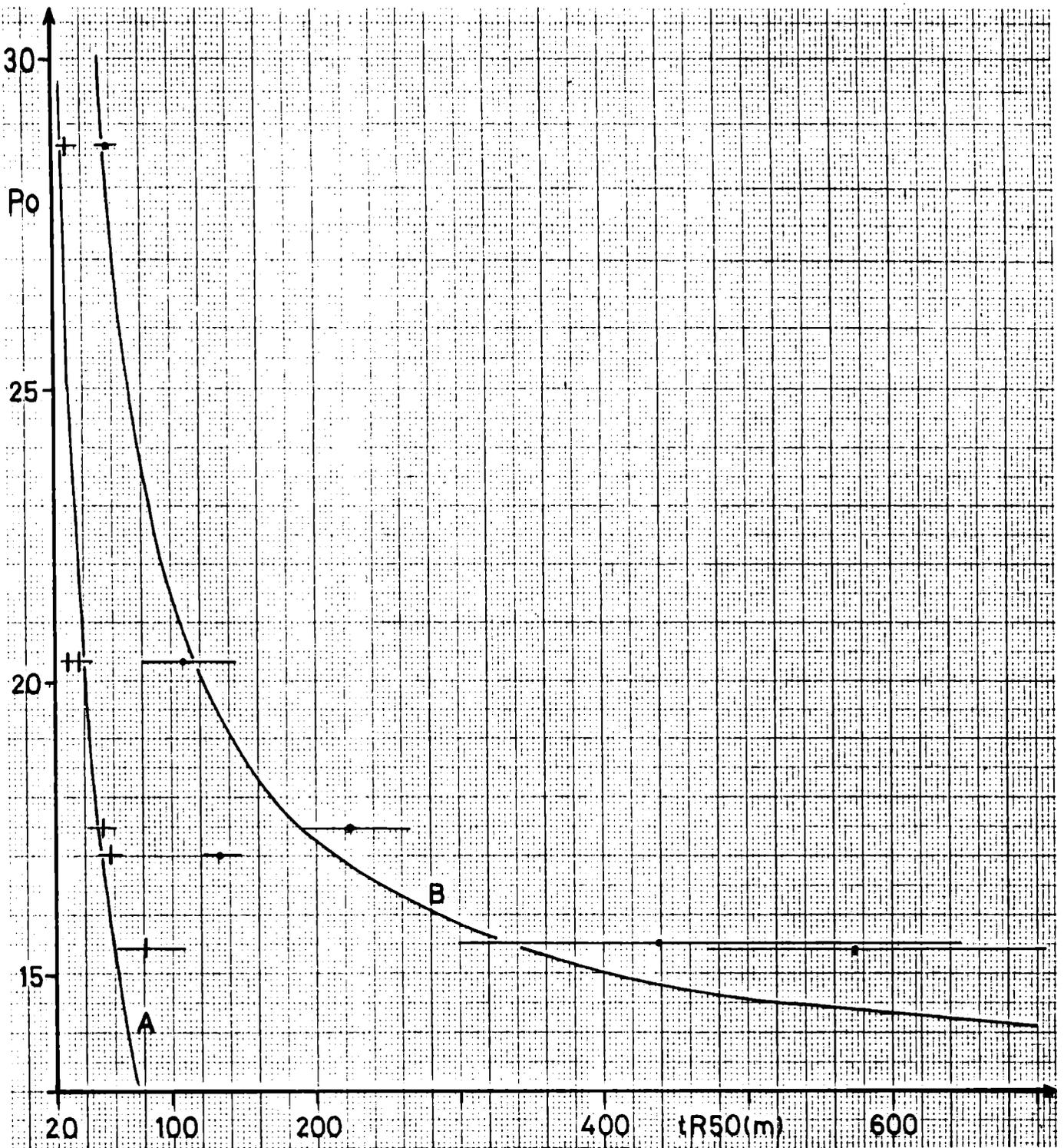
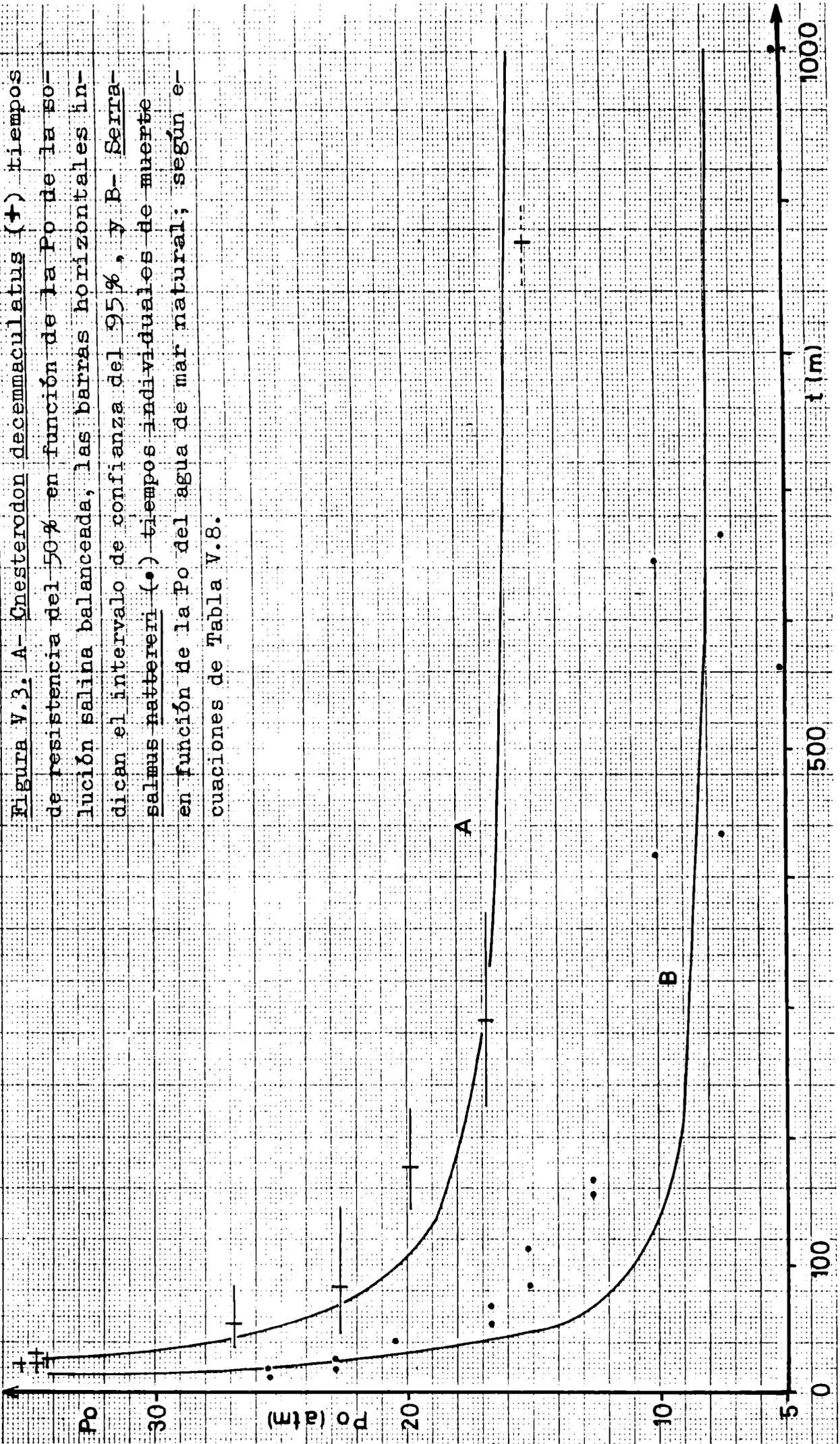


Figura V.2. Tiempos de resistencia del 50% ( $t_{R50}$ ) en función de la presión osmótica ( $P_o$ ) del agua de mar natural en: A- *Corydoras paleatus* (+) y B- *Cichlasoma facetum* (—●—), según ecuaciones de Tabla V.8. Las barras horizontales señalan el intervalo de confianza del 95%.

Figura V.3. A- *Gnesterodon decemmaculatus* (+) tiempos de resistencia del 50% en función de la  $P_o$  de la solución salina balanceada, las barras horizontales indican el intervalo de confianza del 95%, y B- *Serranus nattereri* (•) tiempos individuales de muerte en función de la  $P_o$  del agua de mar natural; según ecuaciones de Tabla V.8.



## VI. LA TEMPERATURA COMO FACTOR LETAL, Y ALGUNOS DE SUS EFECTOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO.

### VI.1. Introducción.

De los muchos factores ambientales que afectan a los organismos la temperatura es sin duda uno de los más importantes, esto se debe a dos causas fundamentales: 1 - La vida animal está limitada a una estrecha gama comprendida aproximadamente entre  $-2^{\circ}$  y  $+50^{\circ}$  C, cada especie o grupo tiene un rango o zona de tolerancia que le es característica, la exposición a temperaturas mayores o menores que los niveles letales matarán al animal después de un período de resistencia que depende de la magnitud de las diferencias de temperatura (SCHMIDT-NIELSEN, 1976:191); 2 - Los fenómenos biológicos son excesivamente complejos e implican procesos físicos y químicos dependientes de la actividad molecular y temperatura (HOAR, 1978: 343); dentro de determinados límites el aumento de temperatura corporal acelera la mayoría de los procesos fisiológicos, y debido a que estos procesos ocurren a distintas velocidades a distintas temperaturas, dentro de la zona de tolerancia existe un óptimo de temperatura para un determinado proceso fisiológico.

En el caso de los organismos acuáticos un tercer factor tiene importancia singular: la temperatura afecta el ambiente físico porque de ella dependen la solubilidad de los gases, densidad del agua y otras variables. Las variaciones de temperatura generan gradientes y/o discontinuidades en la distribución espacial y temporal de otros factores ambientales.

Los efectos letales y/o limitantes de la temperatura y

su influencia sobre los procesos fisiológicos y ecológicos han sido tratados extensamente por numerosos autores y pueden verse brevemente en ODUM (1972:128), SCHMIDT-NIELSEN (1976:189), HOAR (1978:342), MULLER (1979:19), PIANKA (1982:72). En secciones precedentes se ha tratado su efecto sobre la tasa metabólica, resistencia a la inanición y a la salinidad (sección III a V). No es el propósito de este trabajo la compilación de las relaciones entre la temperatura y los múltiples aspectos de la biología de los peces, los objetivos están limitados al estudio de sus efectos letales y sobre algunos aspectos del comportamiento.

#### VI.1.a.Letalidad.

Los peces por las características de su aparato branquial y por no poder regular la temperatura de su cuerpo, se encuentran permanentemente en equilibrio térmico con el medio que los rodea (BRETT, 1956); en esas condiciones los peces de agua dulce en general pueden tolerar una muy amplia gama de temperaturas e inclusive modificar sus límites letales en función de su historia térmica. No obstante, y en particular en cuerpos de agua continentales, es relativamente frecuente que la temperatura alcance niveles letales para los peces u otros organismos. Los casos en que se ha registrado mortandad natural atribuible a la temperatura se tratan en la sección VII.4.

Los límites de tolerancia a la temperatura (y otras respuestas fisiológicas) no son fijos sino que varían en función de la historia térmica del animal, este fenómeno de "adaptación" parece ser común para todos los organismos poiquiloterms. En el caso de los peces se conoce desde el siglo pasado (HATHAWAY, 1927) y ha recibido el nombre de "aclimatación" o "aclimatización".

Se dice que un pez se ha "aclimatado" a una dada temperatura cuando ha sido expuesto a esa temperatura un período lo suficientemente largo de tiempo. Para una dada "temperatura de aclimatación" ( $T_a$ ) existe una determinada temperatura letal, pero a medida que la temperatura de aclimatación aumenta, las temperaturas letales progresivamente también aumentan (BRETT, 1956). Por este motivo la temperatura de aclimatación es la variable fundamental en los estudios de tolerancia térmica.

La aclimatación es un proceso que depende del tiempo de exposición, y se puede determinar la "velocidad de aclimatación", por este motivo la  $T_a$  puede coincidir o no con la temperatura de exposición a la que el animal se encuentra en un dado momento. En general la aclimatación a altas temperaturas requiere de un tiempo menor (es más veloz) que la aclimatación a bajas temperaturas (DOUDOROFF, 1957: 409).

Tal como lo señala MARGALEF (1983a: 908) "la respuesta de la vida a la escala de temperaturas es asimétrica, el calor destruye la organización, el frío simplemente la inmoviliza". Frente a temperaturas extremas el primer síntoma de alteración que presentan los peces es el "volteo" o pérdida de equilibrio (ver sección VI.4.c.) y los animales permanecen en esa condición hasta que mueren; la temperatura de volteo y la de muerte son fácilmente observables cuando se trabaja con altas temperaturas, una u otra han sido utilizadas indistintamente como indicadores del nivel letal (OTTO, 1973; BRAGA, 1975). Por otra parte al estudiar la respuesta de los peces a las bajas temperaturas en un gradiente, el principal inconveniente surge del hecho que al ir disminuyendo la temperatura la tasa metabólica de los animales también desciende. De esta manera se llega al punto en que los movimientos respiratorios se hacen imperceptibles o nulos y to-

do otro movimiento corporal cesa. El animal continúa en estas condiciones hasta que finalmente muere, pero resulta imposible por parte del observador determinar el momento en que se produce la muerte.

DIONI y REARTES (1975) trabajando con gradientes descendentes de temperatura, han tomado como punto de referencia para Prochilodus platensis la "temperatura de volteo", o sea, la temperatura a la cual cesan los movimientos de natación y el animal rota sobre su eje, quedando con el vientre hacia la superficie. Este método tiene el inconveniente que no todas las especies presentan un "volteo" bien evidente como Prochilodus platensis, tal es el caso de Corydoras paleatus en que los animales se apoyan sobre el fondo en posición normal, permaneciendo así hasta que mueren.

Debe señalarse además que, tanto en altas como en bajas temperaturas, después de producirse el "volteo" el animal puede continuar vivo durante un período muy prolongado de tiempo, y con posibilidades concretas de recuperación.

Para una dada temperatura de aclimatación (tal como se indicó en la sección II.4.) existen dos medidas distintas del nivel letal, según se realicen bajo condiciones fijas o bajo condiciones cambiantes en el tiempo. Se denomina "temperatura letal para el 50 %" (TL50) a la temperatura de exposición (Te: fija) que produce la muerte del 50 % de los ejemplares mientras que el resto sobrevive por tiempo infinito, y en general se consideran 14 o 24 horas como equivalentes a tiempo infinito (FRY et al, 1942; HART, 1947); por otra parte la "temperatura letal para el 50 % en gradiente' (TL50'), también llamada "máximo térmico crítico", se define como la temperatura a la cual muere el 50 % de los individuos cuando se los somete al ascenso o descen

so de la temperatura (FRY et al, 1946). De esta manera la  $TL_{50}'$  tiene un significado distinto que la  $TL_{50}$ . La  $TL_{50}$  permite que el 50% de los animales sobreviva bajo condiciones fijas de temperatura, en cambio la  $TL_{50}'$  es un indicador de la temperatura a la cual muere todo el grupo en condiciones cambiantes; la  $TL_{50}'$  siempre es mayor que la  $TL_{50}$ . Los procedimientos experimentales y formas de cálculo para ambas temperaturas letales ( $TL_{50}$  y  $TL_{50}'$ ) se describirán en la sección VI.2.

La  $TL_{50}$  cambia en función de la temperatura de aclimatación ( $T_a$ ), de manera que a  $T_a$  crecientes le corresponden  $TL_{50}$  también crecientes. Por lo tanto, y en función de las temperaturas de aclimatación, se puede definir una curva de  $TL_{50}$  máximas y otra de  $TL_{50}$  mínimas. El área comprendida entre ambas curvas es la llamada "zona de tolerancia térmica" y su extensión (expresada en  $^{\circ}C^2$ ) es una medida de la euritermicidad del organismo. Este modelo que vincula las  $T_a$  con las  $TL_{50}$  delimitando una "zona de tolerancia" fué desarrollado inicialmente para Carassius auratus (FRY et al, 1942) y dado que constituye una medida estricta de la euritermicidad ha sido adoptado de manera generalizada por muy numerosos autores.

El área externa a la zona de tolerancia térmica se denomina "zona de resistencia térmica", una exposición dentro de esta zona producirá la muerte de todos los animales después de un "tiempo de resistencia". A través de la medición de "tiempos de resistencia para el 50%" ( $tR_{50}$ ) pueden establecerse comparaciones válidas entre especies o grupos de peces que han recibido distintos tratamientos. Por otra parte con la medición del  $tR_{50}$  a distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ) puede calcularse la  $TL_{50}$  para una dada  $T_a$  (ver sección VI.5. o FRY et al, 1946; HART, 1947).

Tanto la determinación de TL50 como de tr50 son métodos muy buenos para análisis fisiológicos. Por otra parte la medición de "temperaturas letales 50% en gradiente" (TL50') es un procedimiento menos claro en cuanto que "confunde" tiempo y temperatura, debido a que mientras la temperatura aumenta los peces se van aclimatando a temperaturas intermedias. Este es un procedimiento que se ha empleado desde antiguo (HUNTSMAN y SPARKS, 1924) y desde el punto de vista ecológico es muy útil ya que permite predecir que ocurrirá con un grupo de organismos de distintas especies al producirse en su medio ambiente condiciones térmicas extremas. Una discusión de las ventajas y desventajas de uno u otro método puede verse en FRY (1971) o más recientemente en BONIN (1981), no obstante la TL50' es un método válido y ampliamente utilizado (COCKING, 1959; OTTO, 1973; BRAGA, 1975).

Además de la temperatura de aclimatación diversos autores han señalado que edad, tamaño corporal, sexo, dieta, nivel de oxígeno disuelto, contaminantes, etc., alteran la tolerancia o resistencia térmica de una dada especie; revisiones completas del tema pueden verse en HATHAWAY, 1927; FRY et al, 1946; FRY, 1947; HART, 1952; BRETT, 1956 o más extensamente en FRY, 1971.

Particularmente en el caso de Carassius auratus, se ha indicado (HOAR, 1956; HOAR y ROBERTSON, 1959) que el fotoperíodo altera la tolerancia térmica; utilizando una misma temperatura de aclimatación el incremento de las horas de luz se traduce en un aumento de los tiempos de resistencia al calor y viceversa, este efecto ha sido atribuido a la actividad de la glándula pituitaria. Sin embargo autores posteriores no han tenido en cuenta este efecto como fuente de variación (RANTIN, 1980), o bien han trabajado con un fotoperíodo de luz continua para uni-

formar sus experiencias (OTTO, 1973).

Además de los factores de variación mencionados se han citado casos en que individuos de la misma especie provenientes de distintas localidades geográficas muestran importantes diferencias en su zona de tolerancia térmica no obstante haber sido mantenidos en condiciones ambientales idénticas. En muchos casos las diferencias encontradas en la resistencia térmica han sido interpretadas como adaptaciones genéticas a condiciones térmicas locales (WINKLER, 1985; OTTO, 1973).

#### VI.1.b. Comportamiento.

Entre las distintas respuestas fisiológicas a la temperatura una de ellas guarda estrecha relación con la zona de tolerancia térmica. Frente a un gradiente espacial de temperatura los peces tienden a agruparse en determinados puntos del mismo (DOUDOROFF, 1938; FECHHELM et al, 1983). Es esta capacidad de "orientarse" en el gradiente lo que les permite escapar a temperaturas letales generadas por un cambio repentino del medio.

Cuando se coloca a los peces en una situación experimental tal que pueden "elegir" una determinada temperatura, se observa que éstos eligen una temperatura que en general es distinta a la temperatura de aclimatación. Esta temperatura se denomina "temperatura preferida" (TP), y para cada especie no es un valor fijo sino que cambia en función de la temperatura de aclimatación. Diversos autores han indicado que las temperaturas elegidas por un individuo (para una única  $T_a$ ) tienden a distribuirse normalmente, y para medir la tendencia central de esta distribución se han empleado indistintamente la media, mediana, moda, etc., como estimadores de la temperatura preferida

(TP), revisiones detalladas del tema pueden verse en FRY (1947, 1971) o en GIATTINA y GARTON (1982). Cualquier método de cálculo que se utilice lleva a resultados similares, a temperaturas de aclimatación bajas los peces prefieren temperaturas más altas que ésta y si la temperatura de aclimatación es alta ocurre lo inverso. Entre estas dos situaciones extremas existe una intermedia, hay un punto en que la "temperatura preferida" (TP) coincide con la "temperatura de aclimatación" (Ta), este punto se ha denominado "temperatura preferida última" (TPU). La estimación de la TPU siempre se ha realizado calculando la intersección de la curva de TP (en función de Ta) con la recta de pendiente 1, esta curva todos los autores la obtienen uniéndolos libremente los pares de puntos TP-Ta.

GIATTINA y GARTON (1982) han formulado un modelo explicativo del comportamiento de termoregulación de los peces. Además de las temperaturas preferidas (TP) y la temperatura última (TPU) definen las "temperaturas evitadas máximas y mínimas" (TEM y TEm), estas temperaturas son ambas "colas" de la distribución normal de las temperaturas elegidas por un individuo o grupo de individuos. Al igual que la TP las TEM y TEm varían en función de las Ta y el área comprendida entre ambas curvas es una medida en  $^{\circ}\text{C}^2$  de la euritermicidad del organismo en cuestión (GIATTINA y GARTON, 1982: 526). Esta área representa la "zona de preferencias térmicas" o dicho de otra manera la región de la "zona de tolerancia térmica" donde el animal habita normalmente. Dado que una zona está incluida dentro de la otra, los resultados de los estudios de comportamiento siempre pueden ser mejor interpretados bajo el conocimiento de la zona de tolerancia térmica.

Se han diseñado numerosos aparatos para generar gradientes

tes de temperatura, desde los relativamente sencillos presentados por DOUDOROFF (1938) o FECHHELM et al (1983) hasta muy complejos operados electrónicamente (NEILL et al, 1972). Acorde a esto se han empleado métodos diversos de medición, desde registrar la posición de los peces en el gradiente, hasta la medición de la temperatura corporal calorimétricamente (MULLER y FRY, 1976).

Partiendo del registro de la posición de los peces en un gradiente existen dos métodos generales para determinar la "temperatura preferida" (TP): 1- un único individuo es colocado en el gradiente y su posición (equivalente a una temperatura de exposición) es registrada a intervalos de tiempo consecutivos, 2- un grupo de individuos es colocado en el gradiente y se registra la abundancia de peces (como porcentaje) en las distintas temperaturas. En el estudio que se presenta (sección VI.4.) se ha empleado el primer método con un aparato que genera gradientes verticales de temperatura. Desde un punto de vista estrictamente experimental presenta la desventaja de producir dos efectos simultáneos: temperatura y profundidad. Pero presenta la ventaja que los gradientes verticales directos de temperatura son muy fáciles de producir y mantener. Desde un punto de vista ecológico simula una situación natural, en la que el cambio brusco de temperatura ambiente (ascenso o descenso) se produce inicialmente en las capas superficiales. Por otra parte los resultados obtenidos con este método podrán compararse con los que se logren en un aparato de gradiente horizontal.

#### VI.1.c. Antecedentes y Objetivos:

La mayoría de los trabajos sobre susceptibilidad a temperaturas extremas se han desarrollado con peces del Hemisferio

Norte y pueden verse en las revisiones anteriormente citadas. En Argentina los dos únicos antecedentes de temperaturas letales en gradiente ( $TL_{50}$ ), también llamada "máximo térmico crítico" (CTM), están referidos a peces del Paraná Medio (DIONI y REARTES, 1975) y algunos datos puntuales en peces antárticos (TOMO, 1981). Este tipo de estudios también se ha realizado en algunas otras especies neotropicales: Serrasalmus sp. (BRAGA, 1975), Geophagus brasiliensis (RANTIN, 1980), Phalloceros caudimaculatus (RIETZLER et al, 1981).

Por otra parte no hay estudios experimentales sobre temperaturas preferidas o comportamiento en gradientes en peces neotropicales. La zona de tolerancia térmica se conoce para relativamente pocas especies, en este sentido el único antecedente para la región es el trabajo de RANTIN y PETERSEN (1985) referido a Geophagus brasiliensis. BRICELJ et al (1977) determinan la  $TL_{50}$  máxima para una única temperatura de aclimatación en Odontesthes b. bonariensis; DIONI y REARTES (1975) presentan algunos datos puntuales de  $TL_{50}$  mínima y máxima para Prochilodus platensis.

Los objetivos generales del estudio que aquí se presenta son una contribución al conocimiento de la ecología térmica de peces de agua dulce bonaerenses. Secundariamente se pretende evaluar en qué medida la temperatura produce segregación ecológica o afecta la distribución geográfica de los mismos (sección VII). En la sección VI.3. se presenta un estudio preliminar del comportamiento frente a cambios espaciales de temperatura en tres especies de Cyprinodontiformes de hábitos similares; la sección VI.4. contiene resultados comparativos sobre la susceptibilidad al frío y al calor en varias especies de peces bonaerenses, tratándose también algunos aspectos relacionados (tama-

ño corporal, recuperación, etc.). La sección VI.4. es un estudio detallado de la zona de tolerancia térmica en Cnesterodon decemmaculatus y de manera preliminar se evalúan los principales factores que alteran su extensión (fotoperíodo, diferencias poblacionales, etc.). Se ha puesto especial atención en esta especie con el objeto de utilizarla como modelo de estudio y patrón de comparación en estudios ecofisiológicos posteriores.

En muchos casos se llega a resultados similares o complementarios por caminos diferentes; no obstante que los métodos difieren según la hipótesis contrastada en cada caso y debido a la muy estrecha relación entre los temas tratados las conclusiones se exponen de manera conjunta (sección VI.6.).

#### VI.2. Materiales y Métodos.

Los ejemplares fueron capturados, transportados y mantenidos según las técnicas ya descritas (sección II.1-2.). En todos los casos se impuso un período mínimo de 20 días desde la captura hasta el momento de experimentación; y un tiempo mínimo de 8 días para aclimatar a los ejemplares al nivel de temperatura deseado en cada caso ( $T_a$ : temperatura de aclimatación) según la técnica descrita en la sección II.3.

Salvo indicación contraria, todos los ejemplares se capturaron en Laguna Chascomús y otras localidades del noreste de la Provincia de Buenos Aires (ver Tabla II.2.).

#### -Comportamiento en gradientes de temperatura:

Para realizar las experiencias se empleó el aparato descrito en la sección II.3.; se llena el compartimiento cen-

tral con agua del acuario de aclimatación a la temperatura de aclimatación, se introduce un individuo en dicho compartimiento y se conectan la fuente de calor y el extractor de calor. Veinte minutos después de iniciada la experiencia en la columna central del aparato se ha generado un gradiente térmico vertical. A partir de ese momento, y de allí en más cada dos minutos, se registra la posición del pez en el gradiente (por medio de la escala graduada que se encuentra detrás de la columna central) y las temperaturas leídas en los dos termómetros adyacentes a ambos lados de la posición del pez; se totalizan para cada ejemplar 25 observaciones consecutivas.

Las temperaturas elegidas por el animal para cada observación (posición en la escala) se calculan por interpolación lineal a partir de las lecturas de los termómetros adyacentes (que se encuentran en posiciones fijas y predeterminadas), utilizando dos cifras significativas. La "temperatura preferida" para un individuo ha sido calculada como el promedio aritmético de todas las temperaturas elegidas observadas durante la experiencia (FRY, 1947).

Por otra parte las temperaturas elegidas máxima y mínima observadas durante la experiencia, que son aquellas a las cuales el animal cambia el sentido de su desplazamiento y retorna hacia el centro del gradiente, fueron tomadas como temperatura evitada máxima (TEM) y mínima (TE<sub>m</sub>) respectivamente (GIATTI-NA y GARTON, 1982).

#### -Letalidad:

Para lograr las condiciones controladas de temperatura requeridas para cada tipo de experiencia se utilizaron los equi

pos descritos en la sección II.3. Los diseños básicos experimentales se han expuesto en la sección II.4.

Las determinaciones de "temperatura letal para el 50 % en gradientes" descendentes o ascendentes de temperatura se efectuaron según la siguiente técnica: un grupo de peces es transferido desde el acuario de mantenimiento al acuario de experimentación a una temperatura igual a la temperatura de aclimatación. A partir de ese momento se hace variar la temperatura a una velocidad constante y prefijada. De esta manera a medida que el tiempo transcurre y la temperatura cambia llega un punto en que los peces comienzan a ser afectados, en estas condiciones para cada animal que muere (o "voltea") se registra la temperatura de muerte ( $T_m$ ) y número de ejemplar. Para estimar la temperatura cambiante que ha producido la muerte del 50% de los individuos se pueden efectuar dos cálculos distintos. La  $TL_{50}$  se calcula como el promedio aritmético de las temperaturas de muerte individuales, y análogamente la "temperatura media de volteo" ( $\overline{TV}$ ) se calcula como el promedio aritmético de las temperaturas de volteo individuales.

Una segunda forma de cálculo para este tipo de experimentos es la interpolación gráfica que utilizan algunos autores, para evitar confusiones aquí se la denomina " $TL_{50}$ ", y para calcularla se procede de la siguiente manera (DIONI com. pers.): se grafica temperatura de muerte de cada individuo (ordenadas) versus número de individuos muertos (abcisas) como un porcentaje acumulado. Estos puntos se distribuyen en forma aproximadamente lineal, y sobre ellos se ajusta una recta de regresión. El ajuste se realiza manualmente pero pivoteando la recta en el punto "porcentaje promedio-temperatura de muerte promedio" y dejando igual número de puntos a ambos lados. Una vez trazada la recta,

la  $TL_{50}$ " se calcula gráficamente como el punto de intersección del 50% de los ejemplares con la mencionada recta.

En estos experimentos se adoptó una velocidad de cambio de temperatura de  $1^{\circ}C$  cada 60 minutos; sin embargo otros autores han trabajado con distintas velocidades comprendidas entre  $1^{\circ}C$  cada 5 minutos (HUNSTMAN y SPARKS, 1924) y  $1^{\circ}C$  cada 108 minutos (BRAGA, 1975) o aún más lentas (COCKING, 1959).

Las determinaciones de "temperatura letal para el 50%" ( $TL_{50}$ ) pueden ser realizadas de dos formas distintas, sólo se expone aquí el método de "dosificación de mortalidad" empleado particularmente para la determinación de  $TL_{50}$  mínimas, el segundo método se tratará en la sección VI.5.a. El procedimiento experimental es el siguiente: un grupo de individuos (en general 5) de una especie es aclimatado a la temperatura deseada ( $T_a$ ), posteriormente este grupo es transferido de manera repentina al acuario de experimentación, el cual se encuentra a una predeterminada temperatura de exposición ( $T_e$ ) fija. Esta temperatura de exposición debe ser una temperatura letal pues en caso contrario no se produce mortalidad en el grupo.

A partir del momento en que se introducen los peces en el acuario de experimentación, se mantiene constante la temperatura de exposición ( $T_e$ ) por un período de 24 horas. Transcurrido este tiempo se retiran los peces y se los coloca nuevamente en el acuario de mantenimiento, y se registra el número de animales muertos expresando el resultado como porcentaje del total. Se repite el procedimiento explicado para distintas  $T_e$ .

Para el cálculo de la  $TL_{50}$  se utiliza una transformación "probit" que consiste en graficar el porcentaje de mortali

dad de cada grupo, en "unidades probit", versus el logaritmo de la temperatura de exposición ( $\log T_e$ ). Sobre estos datos así linealizados se ajusta manualmente una recta de regresión. Con esta recta se calcula, por interpolación gráfica el valor de  $\log T_e$  correspondiente al probit = .5 (que equivale a un porcentaje del 50%); la  $T_e$  así calculada es la  $TL_{50}$  para la  $T_a$  probada. Las tablas para convertir los porcentajes a unidades probit pueden verse en FINNEY (1964). Un resumen del método de cálculo se encuentra en SOKAL y ROHLF (1979: 526) y una exposición completa del mismo en LITCHFIELD y WILCOXON (1949).

Para las determinaciones del "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ) que como ya se indicó (sección II.4.) es el tiempo necesario para que muera el 50% de los individuos de un grupo a una dada temperatura de exposición fija ( $T_e$ ), se procede de la siguiente manera: un lote de peces que ha sido aclimatado a una dada temperatura es trasladado abruptamente a un acuario de experimentación con una temperatura de exposición ( $T_e$ ) prefijada y constante. El momento en que se realiza el traslado se considera tiempo cero, a medida que el tiempo pasa los individuos ván muriendo. Se registra el tiempo de muerte para cada individuo ( $t_m$ ); la experiencia finaliza cuando muere el último individuo. El tiempo de resistencia ( $t_{R50}$ ) se calcula como el promedio geométrico de los tiempos individuales de muerte, según la forma indicada en la sección II.4. Por medio de la medición de distintos  $t_{R50}$  puede calcularse también la  $TL_{50}$  para una dada  $T_a$ , este caso particular se expone en la sección VI.5. a.

En los tres tipos de experiencias descriptos, cuando es posible y a los efectos de reducir al máximo el error experimental, se prueban dos o tres especies, o grupos, simultáneamen

te. Para mantener los grupos separados se emplearon jaulas de tejido plástico con frente de vidrio colocadas en el interior del acuario de experimentación. No se registró ninguna diferencia entre la temperatura del agua adentro y afuera de las mencionadas jaulas.

### VI.3. Comportamiento en gradientes verticales de temperatura.

En esta sección se presenta un estudio preliminar de las "temperaturas preferidas" (TP) y "temperaturas evitadas" (TEM y TEM), y su relación con la temperatura de aclimatación (Ta) en las tres especies de Cyprinodontiformes que se encuentran en la Provincia de Bs.As. . Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia lineata lineata y Phalloceros caudimaculatus presentan una morfología, alimentación y hábitos similares, sin embargo tienen importantes diferencias en cuanto a su distribución geográfica. En algunas localidades bonaerenses (por ejemplo Punta Lara y Cañada El Cazador) se encuentran las tres especies en simpatria.

Cuando se emplea la metodología descrita (sección VI. 2.) y se introduce un animal en el aparato, la generación lenta del gradiente vertical de temperatura le permite orientarse y recuperarse del stress del manipuleo, de manera que se sitúa entre temperaturas mayores (hacia arriba) y menores (hacia abajo) de su temperatura de aclimatación. Típicamente se observa que permanece más tiempo a unas temperaturas (profundidades) que a otras; en todos los casos las temperaturas elegidas se distribuyen con tendencia normal, a modo de ejemplo se expone en la Figura VI.1. las frecuencias observadas en tres experimentos distintos realizados con Cnesterodon decemmaculatus aclimatados a la misma temperatura (Ta = 31,75°C).

Se realizaron treinta y cinco experiencias con temperaturas de aclimatación comprendidas entre 20° y 32°C aproximadamente, para todas ellas se detallan en la Tabla VI.1. las "temperaturas preferidas" (TP), las desviaciones típicas de las temperaturas elegidas y la longitud standard del individuo, también se indican las temperaturas evitadas máximas y mínimas (TEM y TEm) y la temperatura de aclimatación.

Aunque todos los autores prefieren unir libremente los puntos para analizar la variación de TP en función de Ta, para relacionar ambas variables se prefirió emplear la ecuación:

$$\text{Ec.1. } TP = Ta^m \cdot c$$

que mediante una transformación logarítmica equivale a:

$$\text{Ec.2. } \log TP = m \cdot \log Ta + b$$

esta ecuación responde a un modelo I de regresión lineal simple donde  $\log Ta$  es la variable independiente (x) controlada por el experimentador,  $y = \log TP$  y  $b = \log c$ . Esta misma ecuación se utilizó para relacionar Ta con TEM y Ta con TEm. Los parámetros (m y b) de las rectas de regresión para cada especie, el coeficiente de correlación (r) y el número de experiencias (N) que se utilizaron para calcular cada recta se exponen en la Tabla VI.2.

Para las tres especies estudiadas las curvas de TP, TEM y TEm en función de Ta se han representado en la Figura VI.2. (según ecuaciones de Tabla VI.2.). En cada caso se calculó además el área parcial de la "zona de preferencia térmica" (A), comprendida entre las curvas de TEM y TEm, y las temperaturas de aclimatación de 20° y 31°C.

La ecuación  $\log TP = \log Ta$  corresponde a la recta de

pendiente 1 que describe la situación en que el animal "prefiere" una temperatura igual a su temperatura de aclimatación; bajo esta condición y utilizando las ecuaciones de TP expuestas en la Tabla VI.2. se calcularon las temperaturas preferidas últimas (TPU) para cada especie. Este punto corresponde a la intersección de la curva TP-Ta con la recta de pendiente 1. En la Figura VI.2., además de las curvas ya señaladas, se han indicado los respectivos valores de TPU y A; obsérvese que éstos son muy similares en las tres especies estudiadas.

Los coeficientes de correlación (r) presentados para las ecuaciones de Tabla VI.2. son bajos y muchas veces "no significativos", pero téngase presente que este estudio de "temperaturas preferidas" está limitado a la parte superior derecha ( $T_a > 20^{\circ}\text{C}$ ) de la "zona de tolerancia térmica" de las especies tratadas y debe ser ampliado con el estudio de temperaturas de aclimatación más bajas; si el modelo aquí propuesto es adecuado en esas condiciones los coeficientes de correlación deben aumentar. Por otra parte este hecho no quita validez a que por debajo de las TPU los animales prefieren temperaturas (TP) mayores a su temperatura de aclimatación ( $T_a$ ) y viceversa.

La comparación de las curvas de TP vs.  $T_a$  (Figura VI.2.) para Cnesterodon decemmaculatus y Jenynsia l. lineata indican que su TPU es similar. Sin embargo las pendientes son diferentes, en condiciones de gradiente térmico el comportamiento de estas dos especies es distinto según la temperatura de aclimatación. A  $T_a$  menores de  $25^{\circ}\text{C}$  (aproximadamente) Jenynsia l. lineata prefiere temperaturas menores que Cnesterodon decemmaculatus mientras que a  $T_a$  mayores la situación se invierte.

La afirmación anterior no se puede fundamentar en dos

pendientes que pueden ser estadísticamente "no significativas", un método alternativo utilizado para contrastar la hipótesis de que estas dos especies tienen temperaturas preferidas distintas fue el siguiente: si se coloca un ejemplar de Jenynsia l. lineata y uno de Cnesterodon decemmaculatus simultáneamente en el gradiante se pueden distinguir tres tipos de situaciones:

A: J. l. lineata situada por encima de C. decemmaculatus (a mayor temperatura)

B: J. l. lineata situada por debajo de C. decemmaculatus (a menor temperatura)

C: J. l. lineata situada al mismo nivel que C. decemmaculatus (a igual temperatura)

Procediendo de esa manera se realizaron 6 experiencias efectuándose 52 observaciones (1 por minuto) para cada una de ellas. Se registró en cada experiencia con qué frecuencia aparecía cada tipo de situación. Cada par de animales fue aclimatado a la misma temperatura ( $T_a > 25^{\circ}\text{C}$ ). Los resultados son:

Exp. N	Situación A	Situación B	Situación C
	%	%	%
1	32,07	41,51	26,42
2	59,60	26,90	13,40
3	50,94	32,07	16,98
4	52,83	37,73	9,43
5	63,46	25,00	11,54
6	56,86	21,57	21,57
% Promedio	52,63	30,77	16,56
Frecuencia absoluta observada promedio	27,4	16,0	8,6

Obsérvese que la situación A es casi dos veces más frecuente que la B. Si ambas especies eligiesen la misma temperatura las fre -

cuencias esperadas para cualquiera de las tres situaciones (A, B o C) serán iguales, con un valor de 17,3 veces para cada una sobre un total de 52 observaciones.

Comparando las frecuencias promedio observadas con las frecuencias esperadas ya indicadas mediante un test de chi-cuadrado de bondad de ajuste, se comprueba que existen diferencias significativas ( $\chi^2 [0,05; 2] = 5,99 < \chi^2 = 10,37$ ), por lo que se rechaza la hipótesis nula de que las tres situaciones tienen la misma frecuencia de aparición. Se concluye que, bajo las condiciones experimentales descritas, ambas especies prefieren temperaturas (y profundidades) distintas.

#### VI.4. Estudio comparativo de la susceptibilidad a temperaturas extremas.

##### VI.4.a. Temperaturas letales máximas en gradientes ascendentes (TL50').

Los siguientes experimentos tienen por objeto determinar la temperatura letal para el 50% cuando los peces son sometidos a condiciones de ascenso de temperatura a velocidad constante. El estudio se realizó bajo distintas condiciones de temperatura de aclimatación ( $T_a$ ) en ocho especies de peces bonaerenses. También se incluyen aquí resultados "puntuales" para otras seis especies; entre ellos unas experiencias realizadas con Gambusia affinis provenientes de la ciudad de Mendoza, Phalloceros caudimaculatus de las proximidades de Posadas y Hatcheria macraei procedentes de la provincia de Santa Cruz.

El desarrollo típico de una de las experiencias se muestra en la Figura VI.3., a medida que la temperatura aumenta y al

canza niveles perjudiciales primeramente se produce el "volteo" o pérdida de equilibrio y posteriormente los individuos van muriendo hasta que se alcanza el 100% de mortalidad. Los efectos de la temperatura antes de la muerte y la forma en que ésta se produce se describirán aparte (sección VI.4.c.). En la misma figura se han indicado los valores de temperatura letal para el 50% calculados en las dos formas ya descritas, promedio aritmético de las temperaturas individuales de muerte ( $TL_{50}'$ ) o por el método de interpolación gráfica ( $TL_{50}''$ ).

Además de las temperaturas de muerte individuales en cada experiencia se ha registrado la temperatura a la cual pierde el equilibrio el primer individuo del grupo ( $T_V$ ). La velocidad de ascenso de la temperatura utilizada fué, en todos los casos, de  $1^{\circ}C$  cada 60 minutos aproximadamente ( $1/55m$  a  $1/75m$ ). Previendo una posible relación entre la  $TL_{50}'$  y el tamaño corporal, cada grupo de peces se eligió de manera que los individuos tengan un tamaño homogéneo.

Dado que además se ha demostrado que, en el caso de Cnesterodon decemmaculatus, la  $TL_{50}'$  no presenta cambios significativos en función de la velocidad de ascenso de la temperatura (ver sección VI.4.b.), se incorporan esos datos al estudio de la relación entre  $TL_{50}'$  y  $T_a$ . Por otra parte, en el caso de Cichlasoma facetum la  $TL_{50}'$  no presenta cambios significativos en función del tamaño de los ejemplares (ver sección VI.4.b.); por ese motivo esos datos también se incorporan al estudio de la relación entre  $TL_{50}'$  y  $T_a$ .

Con las salvedades expuestas, y según el método de cálculo descrito, se presentan en la Tabla VI.3., 66 valores de  $TL_{50}'$  para distintas temperaturas de aclimatación y en las ca-

torce especies estudiadas; se detalla además el número de ejemplares que compone el grupo, la longitud standard media del grupo y la temperatura de volteo del primer ejemplar (TV).

Los resultados obtenidos muestran que para cada especie la TL50' (variable dependiente) aumenta en función de la temperatura de aclimatación (Ta, variable independiente), y que este aumento en general no es lineal. Para relacionar ambas variables se utilizó la ecuación:

$$\text{Ec.1.} \quad \text{TL50}' = \text{Ta}^m \cdot c$$

que mediante una transformación logarítmica equivale a:

$$\text{Ec.2.} \quad \log \text{TL50}' = m \cdot \log \text{Ta} + b$$

esta ecuación responde a un modelo I de regresión lineal simple donde  $y = \log \text{TL50}'$ ,  $x = \log \text{Ta}$  y  $b = \log c$ . Esta misma ecuación se empleó para relacionar TL50'' con Ta y TV con Ta.

Los parámetros (m y b) de las rectas de regresión para cada especie, el coeficiente de correlación (r) y el número de experiencias (N) que se utilizaron para calcular cada recta se encuentran en la Tabla VI.4.

En las Figuras VI.4. y VI.5. se han representado los diagramas de dispersión (TL50' vs. Ta) y las regresiones correspondientes para las distintas especies. En el caso de Pimelodella laticeps también se indica la temperatura de volteo (TV) en función de la temperatura de aclimatación (Ta).

VI.4.b. TL50' en gradientes de distintas velocidades; efecto del tamaño corporal; y experiencias de recuperación.

La siguiente serie de experiencias se realizó con el objeto de evaluar el efecto de la velocidad de cambio de la tempe-

ratura sobre la TL50'. Cinco grupos de Cnesterodon decemmaculatus fueron aclimatados a temperaturas similares ( $T_a = 20,5^\circ\text{C}$  aproximadamente). Cada lote fue sometido a un gradiente constante de ascenso, utilizando una velocidad distinta en cada caso. La velocidad mínima utilizada fue de  $1^\circ\text{C}$  cada 100 minutos y la máxima de  $1^\circ\text{C}$  cada 20 minutos. El procedimiento experimental y el cálculo de las TL50' es el mismo que se empleó en la sección VI.4.a.

Las TL50' para cada velocidad de ascenso ( $v$ ), y las  $T_a$  utilizadas, se encuentran en la Tabla VI.5. En estas condiciones de experimentación los cambios que se observan en los valores de la TL50' (variable dependiente) solo son atribuibles a las distintas velocidades de ascenso (variable independiente) utilizadas. Para esos datos se ajustó una recta de regresión lineal simple (Modelo I) del tipo:  $\text{TL50}' = m \cdot v + b$  con los siguientes resultados:

$$\begin{array}{ll} b = 38,5921 & S_m = 0,00299 \\ m = -0,00201 & r = -0,3729 \end{array}$$

donde  $S_m$  es el error típico de la pendiente ( $m$ ). Se realizó un test de "t" para evaluar si la pendiente difiere de cero ( $H_0: m = 0$ ;  $H_1: m \neq 0$ ) que arrojó resultados no significativos ( $t_s = -0,672 < t(0,95; 3) = 3,182$ ). Por otra parte el coeficiente de correlación ( $r$ ) es no significativo ( $p < 0,05$ ). Ambas variables no están correlacionadas dentro del rango de velocidades de ascenso estudiado y la regresión es "no significativa" ( $m = 0$  con  $p < 0,05$ ), es decir "con el procedimiento empleado no se encontraron cambios significativos en la TL50' en función de la velocidad de ascenso de la temperatura". La recta de regresión y los puntos utilizados para calcularla se han representado en la Figura VI.6.

La siguiente serie de experiencias se realizó con el objeto de evaluar el efecto que tiene el tamaño corporal en la temperatura letal 50% en gradiente ( $TL_{50}'$ ) de Cichlasoma face-  
tum. Tres grupos de peces, de seis individuos cada uno, fueron aclimatados a la misma temperatura ( $T_a = 22,87^\circ$  a  $23,13^\circ C$ ). Los ejemplares fueron elegidos de manera tal que cada grupo tiene individuos de tamaño homogéneo y la longitud standard media de cada grupo es distinta ( $\overline{Lst}$ : variable independiente). Para cada grupo se calculó la  $TL_{50}'$  utilizando el método ya descrito. En los tres casos se empleó una velocidad de ascenso de  $1^\circ C$  cada 60 minutos. En estas condiciones los resultados experimentales obtenidos son:

	$\overline{Lst}$	$TL_{50}'$
Grupo I	51,53 mm	38,66 ° C
Grupo II	56,51 mm	38,79 ° C
Grupo III	73,07 mm	38,21 ° C

Para estos datos se ajustó una recta de regresión lineal simple (Modelo I) del tipo:  $TL_{50}' = m \cdot Lst + b$  con los siguientes resultados:

$$b = 40,0137 \quad S_m = 0,0996$$

$$m = -0,02421 \quad r = -0,9028$$

donde  $S_m$  es el error típico de la pendiente ( $m$ ). Se realizó un test de "t" para evaluar si la pendiente difiere de cero ( $H_0 : m = 0$ ;  $H_1 : m \neq 0$ ) que arrojó resultados no significativos ( $t_s = -0,243 < t(0,95; 1) = 12,7$ ). Además el coeficiente de correlación ( $r$ ) es no significativo ( $p < 0,05$ ). Las dos variables no están correlacionadas dentro del rango de tallas estudiado y la regresión es no significativa ( $m = 0$  con  $p < 0,05$ ), es decir "con el procedimiento empleado no se encontraron cambios signi-

ficativos en la  $T_{50}$  en función de la longitud standard media del grupo".

Una hipótesis alternativa y equivalente a la de la experiencia anterior es: en Cichlasoma facetum el tiempo de muerte durante la exposición a una temperatura letal fija es independiente del tamaño corporal; y para contrastarla se diseñó el siguiente experimento. Un grupo de 12 ejemplares con distintos tamaños corporales fué transferido abruptamente desde el acuario de aclimatación al acuario de experimentación con una temperatura letal fija ( $T_e = 36^\circ\text{C}$ ); a medida que el tiempo transcurrir y los peces mueren se los vá extrayendo y para cada individuo se registra el tiempo de muerte ( $t_m$ ), peso ( $P$ ) y longitud standard ( $L_{st}$ ). Para esta experiencia los datos básicos se resumen en la Tabla VI.6.; en la Figura VI.7. se representan los diagramas de dispersión de tiempo de muerte vs. longitud standard y tiempo de muerte vs. peso, las correspondientes rectas de regresión y coeficientes de correlación.

En ambos casos los coeficientes de correlación son no significativos ( $p < 0,05$ ) por lo que el par de variables  $t_m$ - $L_{st}$  no está correlacionado y lo mismo ocurre con el par  $t_m$ - $P$ . Adicionalmente se realizaron dos test de correlación ordenada de Kendall entre: 1) longitud standard-orden de muerte y 2) peso-orden de muerte, con los siguientes resultados:

$$1) \quad T_s = 0,303 < T(0,05; 12) = 0,394 \quad \text{n.s.}$$

$$2) \quad T_s = 0,303 < T(0,05; 12) = 0,394 \quad \text{n.s.}$$

Los resultados en ambos casos son no significativos, por lo que en Cichlasoma facetum expuestos a una temperatura letal fija el orden de muerte es independiente del peso y de la longitud standard del individuo.

Con el objeto de evaluar si el proceso que conduce a la muerte es reversible o no, se realizaron dos experiencias de ascenso de la temperatura hasta niveles letales o próximos y un posterior descenso hasta niveles no letales.

Un grupo de 10 Cnesterodon decemmaculatus fueron aclimatados a 25°C y sometidos a un ascenso de la temperatura de 1°C cada 55 minutos. Para esa temperatura de aclimatación la TL<sub>50'</sub> es de 38,90°C (calculada según las ecuaciones de la Tabla VI.4.). Al llegar a 37,7°C varios ejemplares mostraban el clásico síntoma de "volteo" (ver sección VI.4.c.), en ese momento se suspendió el calentamiento. A partir de allí comenzó el descenso de la temperatura hasta volver a la temperatura de aclimatación inicial, el ciclo completo de ascenso y descenso duró aproximadamente 30 horas y se muestra en la Figura VI.8.A. Al descender la temperatura todos los animales se recuperaron normalmente (100% de sobrevivencia), no registrándose ninguna muerte en los días posteriores.

Un grupo de 7 Cichlasoma facetum fue aclimatado a 25,2°C y sometido a un ascenso de la temperatura de 1°C cada 50 minutos. Para esa temperatura de aclimatación la TL<sub>50'</sub> es de 38,74°C (calculada según las ecuaciones de la Tabla VI.4.). Al llegar a 38,8°C, 5 ejemplares habían muerto, los dos ejemplares que sobrevivían mostraban un color muy oscuro, exoftalmia y una notable pérdida del equilibrio, evidentemente morirían a las pocas décimas de grado. Esos dos ejemplares fueron retirados rápidamente del acuario de experimentación y colocados en el momento en un acuario a 24°C. Los dos animales se recuperaron rápidamente y permanecieron tres días en observación (= 72 horas) encontrándose ambos en perfectas condiciones. La experiencia completa se ilustra en la Figura VI.8.B.

VI.4.c. Descripción de la muerte por calor en algunas especies de peces.

Bajo condiciones de ascenso de la temperatura, el comportamiento que despliegan los animales en los momentos previos a la muerte y la manera en que ésta se produce es distinto en cada una de las especies estudiadas. Se toma como patrón el comportamiento de Cnesterodon decemmaculatus y se hace una descripción completa del mismo. Para el resto de las especies solo se indican las características más importantes.

En Cnesterodon decemmaculatus, y a medida que la temperatura aumenta, se observa un comportamiento normal hasta los 35°C aproximadamente, inclusive a esa temperatura los animales se alimentan. De allí en más la actividad disminuye bastante y se agrupan en el fondo o la superficie, realizan movimientos ondulatorios a lo largo del eje longitudinal del cuerpo y el ritmo opercular se vá acelerando.

En determinado momento comienzan a efectuar rápidos movimientos de ascenso y descenso (presumiblemente en busca de una capa fría), también se producen veloces desplazamientos en superficie con saltos fuera del agua (poco frecuente). En general la respuesta es de "incomodidad creciente". A continuación se produce lo que habitualmente se denomina "volteo" y se puede describir como la pérdida de la capacidad de mantener el equilibrio y la natación coordinada. El individuo es arrastrado en forma azarosa por las corrientes de agua y gira 180° o más sobre cualquiera de sus tres ejes, en ese momento el ritmo opercular alcanza un máximo y las aletas pectorales se mueven lentamente en forma alternada. A partir del momento en que se produce el "volteo" el animal no vuelve a recuperar en ningún momen-

to la natación normal.

Por último el pez se hunde y queda apoyado en cualquier posición sobre el fondo con las aletas pectorales inmóviles, pierde por completo el ritmo opercular, realiza algunas pocas contracciones espasmódicas y finalmente muere. En el momento de la muerte se ha observado (en base a 121 ejemplares) que el 3,3 % de los individuos expulsa una pequeña burbuja de aire por la boca y/o el ano.

En Jenynsia lineata lineata la respuesta es muy semejante, la principal diferencia reside en que luego de producirse el "volteo" los animales pueden recuperar el equilibrio y natación normal por algunos minutos. Sobre un total de 27 ejemplares observados uno de ellos (3,7%) expulsó una burbuja de aire por la boca en el momento de morir.

En Gambusia affinis la natación es normal hasta los 39 °C aproximadamente, a partir de allí la respuesta es de "incomodidad creciente". Realizan muy rápidos desplazamientos en superficie, y llegan a sacar la cabeza fuera del agua. No se observó un "volteo" claro, pues en ningún momento llegan a rotar 180°. Mueren en superficie con el eje longitudinal del cuerpo perpendicular a ésta.

En Phalloceros caudimaculatus la respuesta es similar a la descrita para C. decemmaculatus, la diferencia más importante reside en que muy frecuentemente realizan rápidos desplazamientos contra la superficie, sacando la cabeza fuera del agua tal como ocurre en Gambusia affinis.

En Cichlasoma facetum el comportamiento es normal has-

ta los 36°C, a partir de allí se oscurecen notablemente y despliegan un comportamiento agresivo atacándose mutuamente. El "volteo" se manifiesta como una pérdida del equilibrio, quedando el animal apoyado contra el fondo y formando un ángulo de 45° con éste.

Por momentos recuperan la natación normal y se desplazan con rápidos movimientos rectilíneos hasta golpearse contra los laterales del acuario, durante estos movimientos algunos ejemplares pueden tomar aire de la superficie (poco frecuente). En un estado más avanzado los movimientos de natación son helicoidales, el animal se desplaza en una trayectoria de tirabuzón con el vientre hacia afuera. Finalmente queda apoyado de flanco sobre el fondo, pierde el ritmo opercular y luego muere. En general los individuos muertos presentan el ojo negro y notablemente exoftálmicos. En un ejemplar (sobre un total de 74) la muerte se produjo por la rotura de un vaso circulatorio importante, el animal expulsó sangre violentamente por la boca y ambos opérculos y murió en el acto.

En Curimata gilberti a medida que la temperatura aumenta dejan de alimentarse, y quedan a media agua en grupos y tranquilos. Luego se produce el "volteo", quedando de lado con el flanco rozando la superficie del agua y el cuerpo ligeramente arqueado, mueven las aletas pectorales muy lentamente. Seguidamente pierden el ritmo opercular, los movimientos respiratorios son cada vez menos frecuentes hasta que finalmente mueren.

En Corydoras paleatus el comportamiento es normal hasta los 33° o 34° C. Luego se muestran más activos con momentos de reposo, pasan por ciclos de actividad e inactividad. Los períodos de inactividad se hacen cada vez mayores y los animales re-

posan contra el fondo con la boca y barbilla muy distendidas. Posteriormente se voltean quedando de flanco contra el fondo y realizan movimientos ondulatorios del cuerpo, pero por momentos recuperan la natación normal y efectúan rápidos desplazamientos girando sobre su eje longitudinal. Finalmente quedan quietos de flanco sobre el fondo, pierden el ritmo opercular, realizan algunas contracciones y mueren.

En Rhamdia sapo la respuesta en general es muy poco manifiesta. Los animales nadan lentamente quedándose quietos por momentos. No se observa un "volteo" claro, por momentos están de flanco contra el fondo y pueden llegar a quedar inmóviles a media agua con la cabeza hacia abajo. Luego pierden el ritmo opercular y finalmente mueren sin realizar movimientos violentos.

En Pimelodella laticeps no hay un "volteo" claro, los animales nadan lentamente hasta que quedan apoyados sobre el fondo en posición normal y con las barbillas bien extendidas en línea recta. El ritmo opercular decrece, finalmente cesa y el animal muere sin realizar movimientos violentos.

En Cheirodon interruptus interruptus la respuesta es de incomodidad creciente, los animales nadan muy rápidamente conservando el cuerpo en posición normal. A continuación se produce el "volteo", los animales no vuelven a recuperar la natación normal y mueren casi de inmediato.

En Gymnogeophagus australis la respuesta es muy similar a la descrita para Cichlasoma facetum, aunque menos violenta. La diferencia más notoria es que durante el período de "incomodidad creciente" realizan movimientos arqueando el cuerpo en el plano horizontal de manera tal que la cabeza se aproxima mucho

a la cola.

En Otocinclus arnoldi se puede considerar que el comportamiento es "normal" mientras permanecen adheridos a los vidrios del acuario. La respuesta es de incomodidad creciente con incremento de la frecuencia respiratoria hasta que dejan de estar pegados al sustrato y comienzan a desplazarse activamente, ésto ocurre al alcanzar el agua una temperatura de 35°C, aproximadamente. Los siguientes datos ilustran lo expuesto:

Temperatura del agua (° C)	Frecuencia Respiratoria mov.op./seg.	Respuesta
26,75	3,83	Adheridos
29,10	4,41	Adheridos
31,95	4,72	Adheridos
33,75	4,22	Adheridos o Nadando activamente
35,40	-	Nadando activamente
35,70	4,50	Inmóviles sobre el fondo

El inicio de la natación activa coincide con la pérdida del ritmo respiratorio. La arritmia vá en aumento, no hay un "volteo" definido, disminuyen los desplazamientos gradualmente hasta que se apoyan en el fondo en cualquier posición permaneciendo inmóviles hasta que finalmente mueren.

En Hatcheria macraei se observa que normalmente se encuentran sobre el fondo asociados a algún objeto (manguera, tubo, etc.) prácticamente inmóviles. Su respuesta es de incomodidad creciente con aumento del ritmo respiratorio. Comienzan a realizar cortos desplazamientos hasta que repentinamente se "disparan" hacia la superficie, allí toman aire (?) y regresan al

fondo quedando nuevamente inmóviles.

Los períodos de inmovilidad son cada vez más breves, hasta que la actividad cesa súbitamente y se apoyan de flanco sobre el fondo, no hay un volteo claro, allí pierden el ritmo respiratorio y los movimientos que realizan son escasos y sin coordinación. Permanecen en posición normal o de flanco, recién al morir quedan con el vientre hacia la superficie; mueren con las barbillas totalmente extendidas, y movimientos espasmódicos.

Temperatura del agua (°C)	Frecuencia Respiratoria mov.op./seg.	Respuesta
17,10	2,9	Inmóviles
19,55	3,7	Nadando activamente
22,05	-	Fuerte arritmia respiratoria
22,25	4,4	Inmóviles sobre el fondo

En Hypostomus cf. commersoni, y a diferencia de lo que ocurre con Otocinclus se observa que permanecen adheridos a los vidrios laterales y a medida que la temperatura aumenta se van desplazando hacia la superficie. Esta respuesta es generalizada en todos los individuos al punto de permanecer hasta 4 minutos con la cabeza emergiendo fuera del agua (38°C), pegados al vidrio. A los 39°C ya no se adhieren y permanecen sobre el fondo hasta que a los 39,5°C comienzan a nadar muy rápidamente "probando" con la boca adherirse en distintos lugares pero sin fijarse en ninguno. Finalmente se detienen sobre el fondo en posición normal, prácticamente no se observa pérdida de equilibrio y mueren sin realizar movimientos espasmódicos.

En Cichlasoma facetum, H. commersoni y Otocinclus arnoldi se observa que el síntoma de "incomodidad creciente" vá acom-

pañado de un aumento en la intensidad del patrón de coloración, una observación similar ha sido comunicada por Muzlera (1934) con ejemplares de Jenynsia lineata sometidos a un ascenso de temperatura.

La respuesta de "tomar aire en superficie" observada en Hypostomus commersoni, Hatcheria macraei, Gambusia affinis, Phalloceros caudimaculatus y Cichlasoma facetum puede interpretarse como un intento de disminuir la temperatura interna, lo que no logran porque el aire contenido dentro de la caja de experimentación se encuentra en equilibrio térmico con el agua del acuario.

#### VI.4.d. Temperaturas letales mínimas en gradiente y bajo condiciones fijas.

Las dos siguientes series de experiencias tienen por objeto establecer un orden relativo de resistencia a las bajas temperaturas.

Primeramente se estudió la resistencia bajo condiciones fijas en ocho especies de peces bonaerenses con el método de "dosificación de mortalidad"; utilizándose un total de 160 ejemplares. En todos los casos los animales fueron aclimatados a la misma temperatura,  $T_a = 18,12^\circ\text{C}$  ( $T_{aM} = 18,99^\circ\text{C}$  y  $T_{am} = 17,05^\circ\text{C}$ ). Grupos de 5 individuos de una misma especie fueron transferidos abruptamente desde su temperatura de aclimatación a una temperatura de exposición fija ( $T_e$ ) en la cual se los mantuvo durante 24 horas, transcurrido ese tiempo se registró el número de animales muertos, expresando el resultado como porcentaje. Se repitió este procedimiento con  $T_e$  comprendidas entre  $1^\circ$  y  $5^\circ\text{C}$ , salvo en el caso de Callichthys callichthys y Pseudocurimata gilberti que

fueron expuestos a una única temperatura ( $T_e = 30^\circ\text{C}$ ).

En todas las especies tratadas se observa que temperaturas de exposición decrecientes producen porcentajes de sobrevivientes decrecientes. Las temperaturas de exposición ( $T_e$ ), el porcentaje de sobrevivientes y la longitud standard media ( $L_{st}$ ) para las ocho especies estudiadas se muestran en la Tabla VI.7. A partir de los datos expuestos se puede calcular la  $TL_{50}$ , o sea la "temperatura de exposición que ocasiona la muerte del 50% de los ejemplares", según el método de "dosificación de mortalidad". En estas condiciones las  $TL_{50}$  para las distintas especies aclimatadas a  $18,12^\circ\text{C}$  y para un período de exposición de 24 horas son:

<u>Callichthys callichthys</u>	> 3,0 °C
<u>Curimata gilberti</u>	> 3,0 °C
<u>Pimelodella laticeps</u>	3,13 °C
<u>Rhamdia sapo</u>	2,95 °C
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	2,85 °C
<u>Cichlasoma facetum</u>	2,80 °C
<u>Jenynsia lineata lineata</u>	2,02 °C
<u>Corydoras paleatus</u>	1,90 °C

Una segunda experiencia (Figura VI.9.) se realizó con individuos de 4 especies de peces bonaerenses sometidos a condiciones de descenso de temperatura. Se emplearon en total 20 ejemplares (5 de cada especie) que fueron aclimatados simultáneamente a una única temperatura ( $T_a = 24,18^\circ\text{C}$ ).

Partiendo de la  $T_a$  se fue disminuyendo la temperatura del acuario de experimentación a una velocidad de  $1^\circ\text{C}$  cada 12 minutos. En esas condiciones se verifica que los individuos van disminuyendo progresivamente su actividad y ritmo respiratorio,

hasta que finalmente pierden el equilibrio y se voltean de flanco sobre el fondo. En esta respuesta no se observaron mayores diferencias entre las cuatro especies estudiadas.

Para cada individuo se registró la temperatura a la cual se produjo el volteo y para cada especie se calcularon los correspondientes valores promedio. Se detallan a continuación la temperatura de volteo promedio ( $\overline{TV}$ ), la temperatura de volteo del primer ejemplar (TV), la desviación típica de las temperaturas de volteo individuales (s) y la longitud standard media del grupo en las 4 especies estudiadas:

	TV (°C)	$\overline{TV}$ (°C)	s	$\overline{Lst}$
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	8,90	7,92	0,8408	25,66
<u>Pimelodella laticeps</u>	7,00	6,46	0,3975	84,54
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	6,70	5,36	1,0922	21,98
<u>Jenynsia lineata lineata</u>	8,10	5,10	1,8828	49,70

#### VI.5. La tolerancia térmica de Cnesterodon decemmaculatus.

En esta sección se estudia la zona de tolerancia térmica de Cnesterodon decemmaculatus y de manera preliminar se evalúan algunos factores que alteran su extensión (fotoperíodo, diferencias poblacionales). Adicionalmente se tratan dos aspectos estrechamente relacionados: la "velocidad de aclimatación" y la "última temperatura letal".

Aunque el concepto de "zona de tolerancia térmica" es relativamente antiguo (FRY et al, 1942) hasta el presente solo se la ha determinado en 29 especies de peces y de éstas sólo una se encuentra en América Neotropical (véase RANTIN y PETERSEN, 1985). Dentro de este contexto se ha elegido a Cnesterodon de-

cemmaculatus por sus características sumamente útiles para los estudios experimentales: pequeño tamaño, gran abundancia, amplitud de distribución geográfica, facilidad de mantenimiento y cría en cautividad, sexos fácilmente distinguibles, etc.

#### VI.5.a.Zona de tolerancia térmica.

En la sección VI.1.a. se ha definido a la TL50 como "la temperatura de exposición que ocasiona la muerte del 50% de los ejemplares mientras que el resto sobrevive por tiempo infinito", y también se ha expuesto en detalle la técnica de "dosificación de mortalidad" que habitualmente se utiliza para calcularla. Bajo esta definición y con la mencionada forma de cálculo la TL50 solo depende de la temperatura de aclimatación (Ta), porque para la determinación de TL50 los animales son transferidos instantáneamente de una temperatura de aclimatación a una temperatura de exposición, sin que sean expuestos a temperaturas intermedias. Es por este motivo que para idénticas condiciones de aclimatación, la TL50 es siempre menor que la TL50'. Como ya se indicó las TL50 (máximas y mínimas) cambian en función de la Ta y el área comprendida entre ambas curvas es la "zona de tolerancia térmica".

Para este estudio se utilizaron 270 ejemplares de Cnestrodon decemmaculatus capturados en Laguna Chascomús durante los años 1983/84.

Para el cálculo de la curva de TL50 mínimas, en función de distintas Ta, se empleó el método de dosificación de mortalidad: grupos de 5 individuos fueron aclimatados a distintas temperaturas y transferidos abruptamente a una temperatura de exposición fija donde se los mantuvo durante 24 horas registrándose el

porcentaje de sobrevivientes en cada caso. Se utilizaron en total 95 ejemplares. Los resultados obtenidos para las cuatro temperaturas de aclimatación probadas y las respectivas  $TL_{50}$  mínimas se exponen en la Tabla VI.8.

Para el cálculo de la curva de  $TL_{50}$  máximas también se podría haber empleado el método de "dosificación de mortalidad" tal como lo hacen RANTIN y PETERSEN (1985) pero dado que a altas temperaturas se puede observar con exactitud el momento de muerte de cada individuo, se prefirió emplear un método más preciso y que brinda mayor información. El método en cuestión fue desarrollado por FRY et al (1946) y globalmente se lo denomina "tiempos de resistencia", básicamente consiste en determinar el "tiempo de resistencia del 50%" ( $tR_{50}$ ) en grupos de peces bajo distintas condiciones de aclimatación ( $T_a$ ) y distintas temperaturas letales de exposición ( $T_e$ ); es claro que a altas temperaturas de exposición el tiempo de resistencia es corto y que a temperaturas más bajas este tiempo aumenta. Teóricamente si la temperatura de exposición ( $T_e$ ) coincide con la  $TL_{50}$  el tiempo de resistencia aumenta a tal punto que se lo puede considerar infinito.

Cuando se aclimatan grupos de cinco animales a una dada temperatura y se los expone a altas temperaturas prefijadas, se puede observar que a temperaturas de exposición elevadas le corresponden  $tR_{50}$  cortos. Al probar  $T_e$  menores el  $tR_{50}$  aumenta, pero este aumento del tiempo que tardan los animales en morir no guarda una relación lineal con la  $T_e$ . Este hecho puede verse claramente en la Figura VI.10., en ese caso todos los grupos fueron aclimatados a  $30,2^{\circ}C$ .

Se realizaron treinta y cinco experiencias (en total 175 ejemplares) en las que se determinó el  $tR_{50}$  para distintas

temperaturas de aclimatación ( $T_a$ ) y distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ). Los resultados se encuentran en la Tabla VI.9., y los puntos representados en la Figura VI.10. corresponden a la segunda fila de la mencionada tabla.

Para una  $T_a$  fija, la relación entre  $T_e$  y  $tR50$  puede linealizarse si se utiliza el "logaritmo decimal del tiempo de resistencia del 50% ". En la Figura VI.11. se han representado los puntos de la Tabla VI.9. con la salvedad de que los  $tR50$  están en escala logarítmica. De esta manera se obtiene una recta de regresión para cada  $T_a$  del tipo:

$$\log tR50 = b - m \cdot T_e$$

Obsérvese que esta recta responde a un modelo I de regresión lineal simple, en el cual la variable independiente es la temperatura de exposición ( $T_e$ ) controlada por el experimentador, y la variable dependiente es el  $tR50$ . Los parámetros ( $b$  y  $m$ ), el coeficiente de correlación ( $r$ ) y la temperatura de aclimatación ( $T_a$ ) para cada recta, se exponen en la Tabla VI.10.

Las rectas que vinculan  $tR50$  con  $T_e$  para las distintas  $T_a$ , se pueden interpretar como isolíneas de letalidad. Con ellas se puede calcular "a priori" el  $tR50$  para un grupo de animales que ha sido aclimatado a  $T_a$  y expuesto a una  $T_e$  dada.

De la misma manera, y para una  $T_a$  fija, se puede calcular la temperatura de exposición ( $T_e$ ) necesaria para que el  $tR50$  alcance un determinado valor. Si se calcula para cada recta el valor de  $T_e$  que produce un  $tR50$  igual a 24 horas, ese valor de  $T_e$  tiene el siguiente significado: "un grupo de animales aclimatados a  $T_a$  y expuestos a esa  $T_e$  alcanza el 50% de mortalidad a las 24 horas de iniciada la exposición, mientras que el 50% restante sobrevive por un tiempo mayor que 24 horas".

Utilizando las ecuaciones de la Tabla VI.10 se exponen a continuación las  $T_e$  necesarias para producir un  $t_{R50}$  de 24 horas, para las distintas  $T_a$ . Para una comparación posterior se indican también las  $T_e$  necesarias para producir un  $t_{R50}$  de 48 horas:

	$t_{R50} = 24 \text{ hs}$	$t_{R50} = 48 \text{ hs}$
$T_a = 32,7^\circ\text{C}$	$T_e = 35,96^\circ\text{C}$	$T_e = 35,40^\circ\text{C}$
$T_a = 30,2^\circ\text{C}$	$T_e = 36,06^\circ\text{C}$	$T_e = 35,48^\circ\text{C}$
$T_a = 26,2^\circ\text{C}$	$T_e = 35,42^\circ\text{C}$	$T_e = 34,95^\circ\text{C}$
$T_a = 20,3^\circ\text{C}$	$T_e = 34,86^\circ\text{C}$	$T_e = 34,47^\circ\text{C}$
$T_a = 16,4^\circ\text{C}$	$T_e = 34,23^\circ\text{C}$	$T_e = 33,93^\circ\text{C}$
$T_a = 12,1^\circ\text{C}$	$T_e = 30,68^\circ\text{C}$	$T_e = 29,92^\circ\text{C}$

Recordando que la  $TL_{50}$  para una dada  $T_a$  se define como "la temperatura de exposición ( $T_e$ ) necesaria para que muera el 50% de los animales mientras que el resto sobrevive por tiempo infinito", y si consideramos como tiempo infinito un período de 24 horas, entonces las  $T_e$  calculadas son  $TL_{50}$  máximas para esas temperaturas de aclimatación.

Se ha expuesto la forma de obtener las  $TL_{50}$  máximas y mínimas para distintas temperaturas de aclimatación. Con esos datos se puede trazar una curva de  $TL_{50}$  máximas y otra de  $TL_{50}$  mínimas en función de la  $T_a$ , la zona limitada por las curvas constituye la "zona de tolerancia térmica" del pez. En la Figura VI.12. se han representado estos datos adoptando el mismo tipo de gráfico empleado originalmente por FRY et al (1942).

El área limitada por ambas curvas constituye la zona dentro de la cual los animales pueden moverse libremente sin que se produzca mortalidad. Una exposición fuera de esa área causará más del 50% de mortalidad en un lapso de 24 horas. El área ence

rrada entre ambas curvas es una medida de la euritermicidad del organismo, y en este caso ocupa  $1028^{\circ}\text{C}^2$ .

#### VI.5.b. Velocidad de aclimatación; última temperatura letal.

En la sección VI.1.a. se ha indicado que si un animal es transferido de una temperatura de aclimatación a otra, la aclimatación a la nueva temperatura es un proceso que depende del tiempo de exposición. Diversos autores han señalado en términos generales que la velocidad de aclimatación a una nueva temperatura es del orden de  $1^{\circ}\text{C}$  por día o menor (FRY, 1971: 32); y en base a eso se adoptó arbitrariamente a lo largo de este trabajo un tiempo igual o mayor a ocho días como el requerido para lograr una completa aclimatación (ver sección II.4.).

Por otra parte si un grupo de peces es sometido a un gradiente ascendente de temperatura, pero a una velocidad lenta que les permita en todo momento estar aclimatados a la misma temperatura a la que están expuestos ( $T_a = T_e$ ) se puede alcanzar la última temperatura letal, este valor teóricamente es concebido como "la más alta temperatura de aclimatación que puede lograrse" (FRY et al, 1942; HART, 1947) o como "un valor ideal donde la temperatura letal iguala a la temperatura de aclimatación" (FRY, 1971: 28).

En esta sección se presenta un estudio de la velocidad de aclimatación a altas y bajas temperaturas en Cnesterodon decemmaculatus según el método original descrito por BRETT (1946); adicionalmente se determina la "última temperatura letal" (UTL) empleando una velocidad de cambio lo suficientemente lenta como para permitir una aclimatación completa a la temperatura de exposición en todo momento.

El procedimiento experimental para determinar la velocidad de aclimatación consiste primeramente en aclimatar a un grupo de peces a una dada temperatura y posteriormente se los transfiere abruptamente a una nueva temperatura no letal (mayor o menor a la anterior), a medida que el tiempo transcurre los animales se ván aclimatando a la nueva condición. El estado de aclimatación, a lo largo del tiempo, puede evaluarse a través de la medición del "tiempo de resistencia del 50 % (tR50) cuando los animales son expuestos a una temperatura letal. El cálculo del tR50 se ha descrito en la sección II.4.

Previamente al inicio de la experiencia se calcularon los siguientes valores de tR50 esperados para distintas Ta y Te a partir de las ecuaciones de la Tabla VI.10.

Ta °C	Te (°C)	
	38,0	36,0
26,2	32,9 m	616,2 m
20,3	6,2 m	199,3 m
16,4	-	24,6 m

Para determinar la velocidad de aclimatación a altas temperaturas un grupo de 30 ejemplares fue aclimatado a una Ta = 14,07°C (TaM = 16,7 - Tam = 11,4°C) durante un período de 20 días, transcurrido el cual se lo transfirió abruptamente a una nueva temperatura de 24,0°C. A partir del momento de la transferencia (t = 0) y a intervalos de tiempo prefijados se midió el tR50 en grupos de 5 ejemplares expuestos a 36,0°C. De manera similar, para evaluar la velocidad de aclimatación a bajas temperaturas un segundo grupo de peces (30 ej.) fue aclimatado a Ta = 30,12°C (TaM = 30,6°- Tam = 29,35 °C) durante 20 días y posteriormente se lo transfirió a una nueva temperatura de 17,5°C; en este caso

se midió el  $t_{R50}$  en grupos de 5 ejemplares expuestos a  $38,0^{\circ}\text{C}$ , a intervalos de tiempos prefijados desde la transferencia.

Para ambas experiencias en la Tabla VI.11. se indican los tiempos de aclimatación probados, los  $t_{R50}$  obtenidos y la longitud standard media de cada grupo; además esos datos se han representado en la Figura VI.13. donde también se señalan (a los efectos de comparación) algunas  $T_a$  correspondientes a  $t_{R50}$  esperados calculados a partir de las ecuaciones de la Tabla VI.10.

El exámen de la curva de aclimatación para altas temperaturas (Figura VI.13.A.) muestra que a medida que el tiempo de aclimatación transcurre los  $t_{R50}$  aumentan tomando valores desde 6,47 a 288,4 minutos; desde el inicio de la aclimatación ( $t = 0$ ) hasta que se alcanza una  $T_a = 20,3^{\circ}\text{C}$  el proceso se produce a una velocidad de  $1^{\circ}\text{C}$  cada 67 minutos. Asumiendo que el  $t_{R50} = 288,4$  corresponde a una  $T_a = 24^{\circ}\text{C}$  se puede calcular que el proceso de aclimatación desde  $T_a = 14,07$  a  $T_a = 24,0^{\circ}\text{C}$  se produjo a una velocidad promedio mínima de  $1^{\circ}\text{C}$  cada 147 minutos.

En el caso de la aclimatación a bajas temperaturas, después de transcurrido un tiempo de aclimatación de 3017 minutos el  $t_{R50}$  vale 32,81 m, coincidiendo con el  $t_{R50}$  esperado para una  $T_a = 26,2$  (32,9 m). Obviamente el tiempo no fue suficiente para una aclimatación completa, y dentro del rango estudiado el proceso se desarrolló a una velocidad promedio de  $1^{\circ}\text{C}$  cada 770 minutos (véase Figura VI.13.B).

Para determinar la "última temperatura letal" (UTL) se utilizó un grupo de 20 ejemplares de Cnesterodon decemmaculatus ( $\bar{L}_{st} = 20,97$  mm) que inicialmente fueron aclimatados a una  $T_a = 21,91^{\circ}\text{C}$ , luego se los transfirió a  $24,00^{\circ}\text{C}$  y a partir de allí

fueron sometidos a un ascenso gradual de la temperatura a razón de  $1,47^{\circ}\text{C}$  por día (equivale a  $1^{\circ}\text{C}$  cada 981 minutos); obsérvese que este valor es aproximadamente 7 veces menor que la mínima ve locidad de aclimatación al calor estimada anteriormente en esta misma sección. La experiencia en su totalidad requirió algo más de nueve días y finalizó con la muerte del último ejemplar. Se detalla a continuación parte del desarrollo experimental y los resultados obtenidos:

Día	Hora	T $^{\circ}\text{C}$	Observaciones
1	0900	24,00	- inicio de la experiencia
4	0900	28,50	- -----
8	0900	36,00	- todos los ejemplares "normales"
	1700	36,50	- algunos ejemplares se alimentan
	1830	36,50	- se produjo el "volteo" del 1er ejemplar
	2300	36,60	- 5 ejemplares "volteados"
9	0030	36,70	- murió el primer ejemplar
	0900	37,50	- 50% de mortalidad acumulada
	1100	37,65	- 70% " " "
	1415	38,10	- murió el último ejemplar

Desde la muerte del primero al último ejemplar transcurrió un tiempo de 13,75 horas. La temperatura promedio de muerte fue de  $37,404^{\circ}\text{C}$ , las temperaturas promedio de muerte están comprendidas en un rango de  $1,4^{\circ}\text{C}$  con una desviación típica de 0,4224. En base a los resultados expuestos la más alta temperatura de aclimatación alcanzada (UTL) fue de  $36,50^{\circ}\text{C}$ .

#### VI.5.c. Fotoperíodo; diferencias poblacionales.

Anteriormente se ha indicado (sección VI.1.a.) que la resistencia a temperaturas letales puede variar en función del fotoperíodo; y por otra parte la extensión de la zona de toleranu

cia térmica puede ser diferente en distintas poblaciones. Potencialmente ambos factores pueden ser una fuente importante de variación respecto a la zona de tolerancia térmica de Cnesterodon decemmaculatus calculada en la sección VI.5.a.

En esta sección se presenta un estudio de la variación de la resistencia térmica al calor en Cnesterodon decemmaculatus mantenidos bajo distintos fotoperíodos: secundariamente se presentan resultados preliminares sobre temperaturas letales en grupos provenientes de distintas poblaciones.

Para evaluar el efecto del fotoperíodo se utilizó un diseño experimental que consiste en mantener a los individuos bajo condiciones controladas introduciendo el fotoperíodo como única variable y posteriormente evaluar la resistencia térmica de los distintos grupos. Se emplearon 80 individuos de tamaño homogéneo y procedentes de la misma localidad, que fueron distribuidos en tres lotes manteniendo a cada uno de ellos bajo un fotoperíodo distinto; pero en todos los casos se utilizó la misma temperatura de aclimatación  $T_a = 28,04^{\circ}\text{C}$ .

Para cada lote (fotoperíodo) se determinó la  $TL_{50}$  máxima con el método de "tiempos de resistencia" de manera totalmente igual a la empleada en la sección VI.5.a. Se determinó el tiempo de resistencia del 50% ( $t_{R50}$ ) en grupos de 5 individuos para distintas temperaturas de exposición, realizándose en total 16 experiencias, los resultados obtenidos para distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ) en los tres fotoperíodos empleados se encuentran en la Tabla VI.12. y se han representado en la Figura VI.14.

Para cada fotoperíodo se calcularon los parámetros ( $m$  y

b), y el coeficiente de correlación ( $r$ ) de la relación existente entre "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ) y la temperatura de exposición ( $T_e$ ), estos datos se exponen en la Tabla VI.13.; la recta representada en la Figura VI.14. corresponde a la ecuación de la segunda línea de la Tabla mencionada. Utilizando las ecuaciones de la Tabla VI.13., y considerando veinticuatro horas como equivalentes a tiempo infinito, se exponen a continuación las  $T_{L50}$  máximas obtenidas para los distintos fotoperíodos:

Fotoperíodo (horas)		$T_{L50}$ máxima ( $^{\circ}C$ )
Luz	Oscuridad	
24	0	35,77
12	12	35,58
0	24	35,74

La resistencia al calor no muestra diferencias con el fotoperíodo, obsérvese que las  $T_{L50}$  máximas están "cruzadas" respecto al aumento o disminución del mismo (véase además la dispersión de los valores de  $t_{R50}$  en la Fig. VI.14.). Independientemente del fotoperíodo empleado se puede considerar un valor promedio de  $T_{L50}$  máxima de  $35,70^{\circ}C$  para una temperatura de aclimatación de  $28,04^{\circ}C$ . A los efectos de la comparación se debe señalar que: el valor esperado de  $T_{L50}$  máxima para un fotoperíodo variable (8 a 12 horas de luz) y una  $T_a = 28,04^{\circ}C$  calculado por interpolación a partir de los datos ( $T_{L50}-T_a$ ) presentados en la página 167 (sección VI.5.a.) es de  $35,71^{\circ}C$ .

El estudio preliminar de las posibles diferencias poblacionales en la resistencia térmica de Cnesterodon decemmaculatus se realizó mediante dos series de experiencias; primeramente se evaluó la resistencia a altas temperaturas en individuos provenientes de localidades septentrionales y posteriormente se estudió la resistencia a las bajas temperaturas en ejemplares captu-

rados en localidades meridionales.

Para evaluar la resistencia a altas temperaturas se utilizaron un total de 70 individuos adultos capturados durante 1986 y provenientes de tres localidades:

1-Ciudad de Santa Fe (Pcia. de Sta.Fe) a 440 Km lineales de La Plata.

2-Ciudad de Fuentes (Pcia. de Sta.Fe) a 340 Km lineales de La Plata.

3-Ciudad de La Plata (Pcia. de Bs.As.)

Una vez en el laboratorio los tres lotes se mantuvieron en idénticas condiciones de fotoperíodo (12 horas luz - 12 horas oscuridad) y temperatura de aclimatación,  $T_a = 25,93^{\circ}\text{C}$ . El diseño experimental empleado mantiene a los tres lotes en las mismas condiciones controladas introduciendo como única fuente de variación a la "localidad de procedencia". Para cada lote (localidad) se determinó la  $\text{TL}_{50}$  máxima con el método de "tiempos de resistencia" (ver sección VI.5.a.). Se determinó el "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ) en grupos de 5 individuos realizándose un total de 14 experiencias. En la Tabla VI.14. se exponen los  $t_{R50}$  obtenidos en grupos provenientes de las tres localidades nombradas y bajo diferentes temperaturas de exposición ( $T_e$ ). Se indica además la longitud standard media de los individuos empleados. Los  $t_{R50}$  se han representado en la Figura VI.15. Para cada localidad se calcularon los parámetros ( $m$  y  $b$ ) y el coeficiente de correlación ( $r$ ) de la relación existente entre "tiempo de resistencia del 50%" ( $t_{R50}$ ) y la temperatura de exposición ( $T_e$ ), esos datos se presentan en la Tabla VI.15.

Utilizando las ecuaciones de la Tabla VI.15. se exponen las temperaturas de exposición ( $T_e$ ) necesarias para producir un  $t_{R50}$  de 24 o 48 horas, en los tres grupos estudiados, estas  $T_e$

son las respectivas  $TL_{50}$  para los tiempos considerados:

	$tR_{50}$ 24 hs	$tR_{50}$ 48 hs
La Plata	Te = 35,904	Te = 35,396
Fuentes	Te = 35,898	Te = 35,395
Santa Fe	Te = 36,090	Te = 35,706

Obsérvese que los valores de  $TL_{50}$  máximas aparecen aproximadamente "ordenados" en el mismo sentido que las localidades estudiadas. Por otra parte en algunas series de experiencias parece haber diferencias entre localidades. Obsérvese en la Figura VI.15. que los  $tR_{50}$  de las series correspondientes a  $Te = 38, 37,5$  y  $37$  °C aparecen "ordenados".

A los efectos de evaluar si estas diferencias son significativas se calcularon los límites de confianza del 95% para la  $TL_{50}$  de cada localidad. Es importante señalar que en el modelo empleado la temperatura es la variable independiente prefijada por el experimentador. La estimación de la temperatura ( $TL_{50}$ ) que corresponde a un  $tR_{50}$  prefijado (24 horas) proporciona un intervalo de confianza asimétrico (ver SOKAL y ROHLF, 1979: 490). Con esta salvedad los límites calculados para dos de las localidades son:

	$TL_{50}$ (°C)	límite superior (°C)	límite inferior (°C)
La Plata	35,9036	34,9050	36,6396
Fuentes	35,8980	34,4125	36,8693

Dado que los límites de confianza de una localidad incluyen a la  $TL_{50}$  de la otra y viceversa se puede concluir que "con la metodología empleada y un nivel de confianza del 95% no se encontraron diferencias en la  $TL_{50}$  máxima ( $Ta = 25,93$ °C) en-

tre las poblaciones de las localidades estudiadas".

Dado que no existen diferencias se realizó un tratamiento en conjunto de todos los datos, la ecuación correspondiente se encuentra en la última línea de la Tabla VI.15. y la recta se ha representado en la Figura VI.15. Recalculando la  $TL_{50}$  ( $T_a = 25,93$ ) se obtiene un valor de  $35,94^{\circ}C$  con un intervalo de confianza del 95 % cuyos límites superior e inferior son de  $35,30^{\circ}$  y  $36,52^{\circ}C$  respectivamente. Vale la pena señalar que para una  $T_a$  próxima ( $26,2^{\circ}C$ ) anteriormente se ha calculado un valor de  $TL_{50} = 35,42^{\circ}C$  (pág.167, sección VI.5.a.).

Una segunda serie de experiencias se realizó para determinar la resistencia a las bajas temperaturas; se utilizaron 30 ejemplares de Cnesterodon decemmaculatus capturados en Sierra de la Ventana (Pcia. de Bs.As.; véase Tabla II.2.) y un lote adicional procedente de la Ciudad de La Plata (30 ejemplares) que se empleó como testigo. Ambos lotes fueron mantenidos en idénticas condiciones durante más de un mes y con la misma temperatura de aclimatación ( $T_a = 25,44^{\circ}C$ ).

Grupos de 10 individuos, de cada una de las localidades, fueron transferidos abruptamente a distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ) y mantenidos en esas condiciones durante 24 horas. Se realizaron seis determinaciones, el porcentaje de sobrevivientes para cada  $T_e$  y la "temperatura letal 50 % mínima" ( $TL_{50}$ ) correspondiente a cada localidad se exponen en la Tabla VI.16. Las  $TL_{50}$  mínimas fueron calculadas por el método de "dosificación de mortalidad".

Obsérvese que el valor estimado de  $TL_{50}$  mínima ( $T_a = 25,44^{\circ}C$ ) es  $1,35^{\circ}C$  menor en el lote proveniente de Sierra de la

Ventana, éste presenta un mayor porcentaje de sobrevivientes en las tres temperaturas de exposición probadas.

A partir de datos previos de TL50 mínimas para Cnesterodon decemmaculatus de la Laguna Chascomús (ver Tabla VI.8.) se ajustó una recta de regresión lineal simple (Modelo I) del tipo: TL50 mínima = m . Ta - b con los siguientes resultados:

$$\begin{array}{ll} m = 0,3842 & r = 0,9969 \\ b = 4,2876 & s^2_{yx} = 0,0336 \end{array}$$

Con esa recta de regresión se calculó el valor esperado de la TL50 para una Ta = 25,44 y sus intervalos de confianza del 95%, con los siguientes resultados:

$$\begin{array}{ll} \text{TL50} & = 5,49^\circ\text{C} \\ \text{Límite superior} & = 5,88^\circ\text{C} \\ \text{Límite inferior} & = 5,09^\circ\text{C} \end{array}$$

Dado que estos límites no incluyen los valores de TL50 anteriormente calculados para la misma Ta, se puede concluir que: las estimaciones de TL50 mínimas (Ta = 25,44) para las poblaciones de Lago del Bosque (La Plata) (TL50 = 4,62°C) y Sierra de la Ventana (TL50 = 3,27°C) presentan diferencias significativas con el valor estimado para los ejemplares de Laguna Chascomús.

## VI.6. Conclusiones y discusión.

### VI.6.a. Comportamiento.

En base a las experiencias realizadas respecto al comportamiento de Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia l. lineata y Phalloceros caudimaculatus (sección VI.3.) es claro que los peces son capaces de orientarse frente a un gradiente espacial de temperatura. FREYRE (1967) describe cómo individuos de determina

das especies, sobrevivieron a una marcada disminución de temperatura al encontrarse por debajo de una termoclina invertida.

Por otra parte esta capacidad de elegir una determinada temperatura parece ser la responsable de la distribución espacial de juveniles y adultos en determinadas especies (LOWE y HEATH, 1969; ARRATIA, 1983).

Si el medio presenta condiciones homogéneas el individuo está aclimatado a la misma temperatura a la que se encuentra expuesto ( $T_a = T_e$ ), esta situación corresponde a la línea recta de pendiente = 1 de la Figura VI.2. Al generarse una heterogeneidad térmica en el ambiente el animal se desplaza desde su temperatura de exposición hasta encontrar su "temperatura preferida" (TP). El permanecer un tiempo a esa TP implica cambiar el estado de aclimatación térmica, el animal se "desplaza" a lo largo de la curva de TP (cambiando su  $T_a$  por efecto del tiempo) hasta alcanzar la temperatura preferida última (TPU). Esta TPU debe interpretarse como una situación ambiental de "temperatura-tiempo" en que el animal no invierte más energía en la búsqueda de una temperatura adecuada, y según se ha indicado la TPU puede coincidir con uno o más óptimos fisiológicos (GIATTINA y GARTON, 1982: 524).

Las "temperaturas preferidas últimas" (TPU) son similares en las tres especies, aunque algo menor en Phalloceros caudimaculatus, además las áreas calculadas de "zona de preferencia térmica" tienen valores comparables, (ver Figura VI.2.) lo que indicaría una euritermicidad semejante en las tres especies. Pero el examen de las curvas de TEM y TEM sugiere que para temperaturas de aclimatación altas la zona de preferencias térmicas de Phalloceros caudimaculatus es bastante más ancha que en Jenynsia l. lineata y Cnesterodon decemmaculatus, mientras que a tempera-

turas de aclimatación bajas ocurriría lo inverso. La restringida distribución geográfica de P. caudimaculatus en la Pcia. de Bs. As., en comparación con J. l. lineata y C. decemmaculatus, podría deberse a que con temperaturas ambientales relativamente bajas la primera especie tiene una reducida amplitud de su zona de preferencias térmicas estando en "desventaja" frente a las otras dos. En base a esto se plantea la necesidad de un estudio de la zona de preferencias térmicas en Phalloceros caudimaculatus a bajas temperaturas de aclimatación ( $T_a = 10^\circ\text{C}$ ).

Existen pocas referencias sobre temperaturas preferidas en peces, la amplia mayoría corresponde a peces marinos (DOUDOROFF, 1938; REYNOLDS y CASTERLIN, 1982; FECHHELM et al, 1983), FRY (1947: 25) indica una TPU =  $28,0^\circ\text{C}$  para Carassius auratus. Por otra parte GIATTINA y GARTON (1982) han comunicado los siguientes valores de la extensión de la "zona de preferencias térmicas" (A):

<u>Pimephales notatus</u>	338 $^\circ\text{C}^2$
<u>Perca flavescens</u>	239 $^\circ\text{C}^2$
<u>Salvelinus fontinalis</u>	186 $^\circ\text{C}^2$

Si se considera que el área parcial de la "zona de preferencias térmicas" de Chesterodon decemmaculatus calculada entre  $T_a = 20^\circ$  y  $31^\circ\text{C}$  es de  $105,3^\circ\text{C}^2$  (Figura VI.2.); y que ésta especie puede ser aclimatada desde un valor próximo a cero hasta  $36,0^\circ\text{C}$ , el área calculada debe corresponder aproximadamente a un tercio del área total y esta puede ser estimada muy preliminarmente en el orden de  $350^\circ\text{C}^2$ . Esta aproximación indicaría que C. decemmaculatus es una especie euritérmica, se volverá sobre este punto al tratar su "zona de tolerancia térmica" (pág. 189).

Analizando el comportamiento de Jenynsia l. lineata de

manera conjunta con Cnesterodon decemmaculatus se concluyó que la primera especie tiene una TP mayor cuando las temperaturas de aclimatación son mayores a 25°C (y viceversa). Esto indicaría que en un ambiente natural al producirse un calentamiento o enfriamiento del medio (apartando a los animales de su Ta) que genere un gradiente térmico, cada especie se ubicará en la profundidad donde se encuentre su TP produciéndose una "segregación ecológica"; esta hipótesis puede ser contrastada mediante evidencia de campo obtenida muestreando en estratos de diferente profundidad. Por otra parte es necesario realizar estudios de "profundidad preferida" que complementen o corrijan los resultados que se obtengan en gradientes verticales de temperatura.

#### VI.6.b.Letalidad.

En base a las experiencias realizadas en gradiente ascendente de temperatura (sección VI.4.a.) se concluye que la "temperatura letal del 50% en gradiente" (TL50') para una especie no es fija, sino que depende de la temperatura de aclimatación (Ta). De esta manera, si se utilizan temperaturas de aclimatación crecientes se obtienen TL50' también crecientes; la relación que existe entre TL50' y Ta no es lineal y puede ser descrita mediante la ecuación  $\log TL50' = m \cdot \log Ta + b$ , las respectivas rectas de regresión permiten estimar la TL50' esperada para una dada Ta en las distintas especies (Tabla VI.4.). Los coeficientes de correlación presentados en esa tabla son significativos ( $p < 0,05$ ), con la excepción de Rhamdia sapo muy probablemente debido a que el número de experiencias es pequeño ( $N = 3$ ).

En general las temperaturas letales en gradiente calculadas por el método de interpolación gráfica (TL50'') proporcio-

nan valores algo menores que las calculadas como promedio aritmético ( $\overline{TL}_{50'}$ ) (ver Tabla VI.3.), particularmente cuando el tamaño del grupo es pequeño. Dado que los distintos autores utilizan uno u otro método aquí se han calculado ambas curvas ( $\overline{TL}_{50'-Ta}$  y  $\overline{TL}_{50''-Ta}$ ) con el propósito de facilitar comparaciones posteriores.

Por otra parte, la "temperatura de volteo del primer animal" (TV) es un indicador sumamente útil, en la medida que representa la mínima temperatura a partir de la cual los ejemplares del grupo muestran síntomas de alteración, cuando se los somete a un gradiente ascendente.

Entre las 14 especies estudiadas se puede establecer un orden de susceptibilidad a las temperaturas elevadas. Utilizando las ecuaciones de la Tabla VI.4. se calcularon las  $\overline{TL}_{50'}$  para una  $T_a = 25,0^\circ\text{C}$  en 8 especies, la velocidad de ascenso utilizada fué de  $1^\circ\text{C}$  cada 60 minutos. Las seis especies de las que se poseen datos "puntuales" (véase Tabla VI.3.), se han intercalado, preliminarmente, en el lugar aproximado; de esta manera el orden de susceptibilidad es el siguiente:

$T_a$ ( $^\circ\text{C}$ )	Especie	$\overline{TL}_{50'}$ ( $^\circ\text{C}$ )		
27,1	1- <u>Gambusia affinis</u>	41,21	+ resistente	
25,7	2- <u>Hypostomus commersoni</u>	40,09	↑	
19,5	3- <u>Gymnogeophagus australis</u>	38,91		
25,0	4- <u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	38,90		
25,0	5- <u>Jenynsia lineata lineata</u>	38,82		
25,0	6- <u>Cichlasoma facetum</u>	38,72		
25,2	7- <u>Otocinclus arnoldi</u>	38,28		
25,0	8- <u>Phalloceros caudimaculatus</u>	38,18		
25,0	9- <u>Rhamdia sapo</u>	38,01		
25,0	10- <u>Curimata gilberti</u>	37,51		
25,0	11- <u>Corydoras paleatus</u>	37,26		
25,0	12- <u>Pimelodella laticeps</u>	36,89		
24,8	13- <u>Cheirodon i. interruptus</u>	36,75		
9,2	14- <u>Hatcheria macraei</u>	31,16		- resistente

El mismo orden de susceptibilidad puede establecerse examinando las Figuras VI.4. y VI.5., véase que la TL50' de Gymnogeophagus australis es muy similar a la de Cnesterodon decemmaculatus pero con una temperatura de aclimatación 5,5°C menor, lo que justifica colocar a G. australis inmediatamente por encima de C. decemmaculatus.

Con las excepciones de Gambusia affinis y Hatcheria macraei todas las restantes especies típicamente parano-platenses tienen TL50' similares comprendidas en un estrecho rango de 3,3 °C. Gambusia affinis es claramente la especie más resistente de las aquí estudiadas. Esto puede deberse a que G. affinis es una especie exótica introducida y genéticamente adaptada a condiciones ecológicas distintas. BAILEY (1955) ha observado mortandad natural de varias especies de peces, luego de una exposición de 2 horas a 38,0°C, pero en estas condiciones los individuos de G. affinis no se vieron afectados. Para esta misma especie OTTO (1973) señala una temperatura media de volteo entre 38,5 y 40,0 °C, con una Ta = 25°C. Estos datos concuerdan ampliamente con el que aquí se ha presentado (TV = 40,95°C a Ta = 27,14°C, Tabla VI.3.).

Hatcheria macraei muestra una muy poca resistencia en condiciones de ascenso de temperatura, su TL50' es 6,4°C menor que la de Cnesterodon decemmaculatus (bajo las mismas condiciones de aclimatación) y es la más baja de todas las que aquí se determinaron. Los peces de la Flia. Trichomycteridae son considerados estenotermos de aguas frías (RINGUELET, 1975). ARRATIA (1983: 234) ha señalado para peces adultos de esta familia que "en condiciones experimentales mueren en un 70% aproximadamente cuando la temperatura sobrepasa los 23°C".

Ya se ha indicado que las restantes especies tienen di-

ferencias mínimas en sus  $TL_{50}$ ' para una  $T_a = 25^{\circ}C$ , pero dado el carácter no lineal de la relación estas diferencias aumentan si se consideran temperaturas de aclimatación menores. Véase la Figura VI.3. donde se ilustra una experiencia con 4 especies simultáneamente partiendo de una  $T_a = 12,3^{\circ}C$ , la diferencia entre las temperaturas de muerte máxima y de volteo del primer ejemplar es de  $5,1^{\circ}C$ . Además téngase presente que una diferencia de  $1^{\circ}C$  en términos de tiempo equivale a 60 minutos de experiencia.

Pimelodella laticeps y Cheirodon interruptus (Figuras VI.4. y VI.5.) son las especies menos resistentes (con la excepción de H. macraei) entre las tratadas y la curva de "temperatura de volteo del primer ejemplar" (TV) de P. laticeps puede considerarse el límite sobre el cual el ascenso de temperatura afecta a todas las especies aquí estudiadas.

El exámen de la Figura VI.5. muestra que la  $TL_{50}$ ' de Jenynsia lineata lineata es más alta que la de Cnesterodon decemmaculatus para temperaturas de aclimatación mayores a  $27^{\circ}C$  aproximadamente, mientras que a temperaturas más bajas ocurre lo inverso; esta situación tiene analogías con los resultados comentados en la sección VI.6.a. en cuanto al comportamiento de estas especies, remarcando la necesidad de un estudio comparativo entre las mismas.

Son muy escasos los datos existentes sobre  $TL_{50}$ ' máximas en peces. A los efectos de la comparación se señalan a continuación las  $TL_{50}$ ' para algunas especies neotropicales a partir de datos bibliográficos; se indica además la velocidad de ascenso utilizada ( $v$ : en grado/minutos) y la temperatura de aclimatación ( $T_a$ ):

	TL50'	Ta	v	referencia
<u>Serrasalmus nattereri</u>	38,05	26,0	1/108	BRAGA (1975)
<u>Serrasalmus rhombeus</u>	37,65	26,0	1/108	" "
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	38,00	25,0	1/10	RIETZLER et al (1981)
<u>Prochilodus platensis</u>	35,60	16,0	1/20	DIONI y REARTES (1975)
<u>Pimelodus albicans</u>	34,80	16,0	1/20	" "
<u>Pimelodus maculatus</u>	33,20	16,0	1/20	" "

Si no se considera el factor velocidad, respecto al ordenamiento anteriormente establecido se ha calculado que ambas especies de Serrasalmus se situarían entre las N° 9 y 10 de la mencionada lista (pág. 181), Prochilodus platensis entre las N° 11 y 12, Pimelodus albicans al mismo nivel que Pimelodella laticeps (N° 12) y finalmente por debajo de esta última P. maculatus. Conclusiones adicionales respecto a la resistencia al calor y el "tipo ecológico" de las distintas especies se presentan en la sección VII.5.

Nótese que los datos acerca de P. caudimaculatus (RIETZLER y GLENS, 1981) coinciden plenamente con los aquí presentados (Tabla VI.3.), no obstante haber utilizado otra velocidad de ascenso. DIONI y REARTES (1975) han presentado valores de TL50' bastante bajos para tres especies comunes del Paraná Medio, según estos autores los ejemplares fueron aclimatados durante 48 horas a la temperatura indicada. El corto tiempo de aclimatación sugiere que la misma fué incompleta, y que en realidad los individuos estaban aclimatados a una temperatura menor que la indicada. Esto último explicaría los bajos valores de TL50' encontrados, pero se lo debe corroborar experimentalmente.

Además de la capacidad propia de cada especie y de la

temperatura de aclimatación existen, al menos teóricamente, otras dos variables involucradas en la TL50'; éstas son la velocidad de ascenso de la temperatura y el tamaño corporal de los ejemplares.

Ya se ha comentado que la aclimatación es un fenómeno que depende del tiempo y que durante la determinación de TL50' este hecho cumple un rol particular (pág.134). En experiencias con gradientes ascendentes de temperatura Cocking (1959) ha señalado que si la velocidad de aumento de la temperatura es lo suficientemente lenta se puede alcanzar la más alta temperatura letal. Este hecho se debe a que si el aumento de temperatura es lento, a medida que transcurre la experiencia los animales se van aclimatando a las temperaturas intermedias, hasta que la TL50' alcanza el valor más alto posible. Análogamente, si la velocidad de ascenso es muy rápida no es posible que los animales se aclimaten durante la experiencia, y entonces la TL50' solo depende de la temperatura de aclimatación previa al inicio de la misma. Es evidente entonces que la TL50' para una especie puede cambiar en función de las distintas velocidades de ascenso utilizadas; y el grado de cambio dependerá de la "velocidad de aclimatación" de la especie en cuestión.

En general se ha indicado que los peces son capaces de aclimatarse a una velocidad de 1°C por día (FRY, 1971), y que una velocidad de ascenso de 1°C cada varios minutos es lo suficientemente rápida como para no permitir aclimatación durante la experiencia.

Para el caso particular de Cnesterodon decemmaculatus aclimatados a 20,6°C se ha observado que la TL50' cambia ligeramente cuando se utilizan distintas velocidades de ascenso (sec-

ción VI.4.b.), pero estas diferencias son "no significativas". Este hecho indica que esta especie no es capaz de aclimatarse a temperaturas intermedias durante la experiencia, dentro del rango de velocidades probado (ver además sección VI.6.c.).

En cuanto al tamaño corporal, en la sección VI.4.b. se ha visto que la TL50' de Cichlasoma facetum no sufre cambios significativos al utilizar grupos de ejemplares de distinto tamaño corporal. No obstante, es posible que animales de gran tamaño sufran un "retraso" de su temperatura interna, con respecto a la temperatura del medio, al ser sometidos a un gradiente de ascenso. Esto tendría como consecuencia que, al momento de producirse la muerte, el experimentador registra una temperatura letal que es mayor a la real. Entonces los animales más grandes "aparentemente" tendrían una TL50' mayor que los más pequeños. Sin embargo aún no se ha dilucidado claramente la relación que existe entre tamaño corporal y temperatura letal.

RANTIN (1980) encontró que en Geophagus brasiliensis hay diferencias entre las temperaturas letales de juveniles y adultos, el aumento del tamaño corporal trae aparejado un aumento en la tolerancia. Por otra parte, HART (1952) ha reportado que en algunos casos la resistencia al calor aumenta con la talla (Lepomis macrochirus), mientras que en otros ocurre a la inversa (Rhinichthys atratulus y Notropis cornutus); por último este autor no encontró relación entre orden de muerte y talla en Ictalurus lacustris y otras especies.

La forma en que se produce la muerte por calor (ver sección VI.4.c.) tiene una característica en común en todas las especies estudiadas: hay una notable pérdida del equilibrio y falta de coordinación en la natación en los momentos previos a pro-

ducirse la muerte. Este hecho ya ha sido señalado reiteradamente por otros autores (DIONI y REARTES, 1975; RIETZLER et al, 1981). Es interesante señalar que BRETT (1956) ha indicado que la muerte por calor se debe fundamentalmente a la muerte del tejido nervioso, basándose en experiencias con cultivo de tejidos.

Los casos observados de emisión de burbuja de aire por la boca y/o ano, en los momentos previos a la muerte, en Jenynsia lineata lineata y Cnesterodon decemmaculatus sugieren que, en algunos casos la muerte puede deberse a algún fenómeno relacionado con la expansión de los gases de la vejiga natatoria.

Las dos experiencias de recuperación realizadas (sección VI.4.b.) indican que el proceso que conduce a la muerte es reversible, pudiendo soportar los peces exposiciones a temperaturas muy cercanas, y aún superiores, a la TL50'. La experiencia de recuperación con Cichlasoma facetum indica además que el shock térmico no es fatal en todos los casos como siempre se ha dicho. En la Figura VI.8.B. se observa claramente que un "salto térmico" de 14°C no afectó a los dos individuos sometidos a este tratamiento.

En la sección VI.4.d. se ha expuesto un orden relativo de resistencia a las bajas temperaturas obtenido por el método de "dosificación de mortalidad". Obsérvese que las TL50 mínimas están comprendidas entre 3,50° y 1,90 °C aproximadamente para una temperatura de aclimatación de 18,12°C. Es de esperar que utilizando temperaturas de aclimatación más bajas (entre 5,0 y 10,0 °C) se obtengan TL50 cercanas a 0°C. La principal objeción al método de "dosificación de mortalidad", utilizado para evaluar la resistencia al frío, es que en el diseño de la experiencia se considera a un período de 24 horas como equivalente a tiempo in-

finito. Esta situación se vuelve a discutir al tratar la zona de tolerancia térmica de Cnesterodon decemmaculatus (sección VI.6. c.).

A partir de los datos presentados por DIONI y REARTES (1975: 136) para Prochilodus platensis se puede calcular la TL50 mínima para esta especie, con una temperatura de aclimatación de 16°C y con un tiempo de exposición de 10 horas; obteniéndose un valor de 1,70°C. Este dato no es directamente comparable con las TL50 mínimas calculadas para otras especies (sección VI.4.d.) fundamentalmente por el corto tiempo de exposición; no obstante es posible que para temperaturas de aclimatación mayores y una exposición de 24 horas la TL50 de P. platensis sea mayor a 1,70 °C.

Un segundo ordenamiento relativo de resistencia al frío se obtuvo en gradiente descendente de temperatura (pág.163) con valores de "temperatura de volteo promedio" ( $\overline{TV}$ ) comprendidas entre 7,92 y 5,10 °C; este ordenamiento es congruente con el anterior en la medida que las tres especies tratadas en común presentan la misma posición relativa. Combinando ambos resultados se puede estimar un único orden de resistencia a las bajas temperaturas:

	A (°C)	B (°C)	
<u>Callichthys callichthys</u>	3,0	---	] - resistente ↓ + resistente
<u>Curimata gilberti</u>	3,0	---	
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	---	7,92	
<u>Pimelodella laticeps</u>	3,13	6,46	
<u>Rhamdia sapo</u>	2,95	---	
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	2,85	5,36	
<u>Cichlasoma facetum</u>	2,80	---	
<u>Jenynsia l. lineata</u>	2,02	5,10	
<u>Corydoras paleatus</u>	1,90	---	

Donde A es el valor de TL<sub>50</sub> para Ta = 18,12°C calculado por el método de "dosificación de mortalidad" y B es el valor de TV para Ta = 24,18°C calculado en un gradiente descendente. Las tres primeras especies son menos resistentes que P. laticeps, y con los datos disponibles no pueden ser ordenadas entre sí.

A los efectos de la comparación se señalan a continuación los datos de "temperatura de volteo promedio" ( $\overline{TV}$ ) para algunas especies neotropicales, se indica además la Ta y la velocidad de descenso utilizada (v: en grado/minutos):

	$\overline{TV}$	Ta	v	
<u>Serrasalmus rhombeus</u>	13,47	26	1/140	BRAGA (1975)
<u>Serrasalmus nattereri</u>	12,65	26	1/140	" "
<u>Pimelodus clarias</u>	6,0	16	1/20	DIONI y REARTES (1975)
<u>Prochilodus platensis</u>	5,0	16	1/20	" "
<u>Pimelodus albicans</u>	2,7	16	1/20	" "
<u>Hoplias malabaricus</u>	2,5	16	1/20	" "

Aunque estos datos no son directamente comparables con los presentados, por las distintas temperaturas de aclimatación, aparentemente las especies de amplia distribución en la Provincia de Buenos Aires (J. l. lineata, C. facetum, etc.) son más tolerantes a las bajas temperaturas que las de distribución restringida como P. platensis o S. nattereri (véase además sección VII.1. y VII.5.).

#### VI.6.c. Tolerancia térmica en Cnesterodon decemmaculatus.

En la sección VI.5.a. se ha calculado la "zona de tolerancia térmica" de Cnesterodon decemmaculatus provenientes de Laguna Chascomús; ésta presenta características generales de "diseño" que son comunes a la mayoría de las zonas de tolerancia de

peces conocidas, estas características originalmente fueron señaladas en Carassius auratus por FRY et al (1942) y posteriormente remarcadas por numerosos autores (FRY, 1947; HART, 1947, 1952; BRETT, 1956; FRY, 1971; OTTO, 1973).

La relación entre TL50 máximas y Ta no es lineal. El examen de la Figura VI.12. muestra que la TL50 máxima aumenta rápidamente con el aumento de Ta, pero a partir de Ta = 17°C (aproximadamente) un incremento en la Ta produce un cambio muy pequeño en la TL50 y finalmente con valores más altos que Ta = 30°C no se observan cambios en la TL50. En esta zona las dos TL50 máximas calculadas son de 35,96 y 36,06 °C (ver pág.167) con un valor promedio de 36,01°C. Este es el más alto valor de TL50 que puede obtenerse para la máxima Ta (TL50 = Ta) y se lo denomina "última temperatura letal" (UTL).

En contraposición las TL50 mínimas guardan una relación lineal con la Ta (ver ecuación en pág.177, sección VI.5.c.) y en esta especie la recta de TL50 mínima no intersecta a la recta de pendiente 1. Obsérvese que para una hipotética Ta = 11,16°C la TL50 mínima es igual a cero. Tal como lo señala FRY (1971: 28) "la temperatura letal mínima última en muchos peces de agua dulce es indeterminada, dado que éstos pueden estar activos aún al punto de congelamiento del agua". Como ya se ha indicado (pág. 168) la extensión de la zona de tolerancia térmica en C. decemmaculatus es de 1028°C<sup>2</sup>.

Para la determinación de las TL50 se ha utilizado 24 horas como equivalentes a tiempo infinito por dos motivos: en primer lugar, esta aproximación ha sido utilizada extensamente por otros autores (HART, 1947, 1952: 10) por lo que su empleo permite realizar comparaciones válidas. Sin embargo, en algunos casos

se han utilizado tiempos mayores de hasta 7 o 14 días (OTTO, 1973), mientras que en otros (FRY et al, 1942; RANTIN y PETERSEN, 1985) se ha considerado un tiempo de 14 horas. Un segundo motivo para considerar 24 horas es que la extensión de la zona de tolerancia no se altera sustancialmente si se consideran tiempos mayores. En la segunda columna de la página 167 se han calculado las  $TL_{50}$ , considerando una exposición de 48 horas como equivalente a tiempo infinito. Estos datos se han representado mediante una línea discontinua en la Figura VI.12. Obsérvese la escasa reducción del área que se produce al duplicar el tiempo considerado, esta área es aproximadamente un 5% menor que la calculada para un tiempo de exposición de 24 horas. Resultados equivalentes se obtienen examinando las  $TL_{50}$  calculadas para distintas poblaciones en la sección VI.5.c. (pág.175), las  $TL_{50}$  calculadas para una exposición de 48 horas son como máximo  $0,51^{\circ}C$  menores que las calculadas para 24 horas.

El conocimiento de la "zona de tolerancia térmica" puede ser utilizado para interpretar y contrastar las diferentes "respuestas" de Cnesterodon decemmaculatus, frente a distintas situaciones de temperaturas ambientales, que se han calculado independientemente en las secciones anteriores.

En la Figura VI.16. se han representado estas diferentes respuestas. Sobre la zona de tolerancia térmica se han superpuesto las curvas de  $TL_{50}$ ,  $T_V$  (sección VI.4.a.),  $T_P$ ,  $T_{EM}$  y  $T_{Em}$  (sección VI.3.); la temperatura preferida última ( $T_{PU}$ ) se ha indicado mediante un círculo, y la línea punteada oblicua (pendiente = 1) corresponde a la situación en que el animal se encuentra aclimatado a la misma temperatura que está expuesto ( $T_a = T_e$ ). En relación a esa figura se analizan a continuación los resultados obtenidos en tres tipos básicos de situaciones ambientales.

### 1) Cambios en el espacio:

El exámen de la figura muestra que Cnesterodon decemmaculatus frente a distintas situaciones de aclimatación realiza sus desplazamientos dentro de un área de temperaturas no letales dado que la "zona de preferencia térmica" calculada (limitada por las curvas de TEM y TEm) está contenida dentro de la "zona de tolerancia térmica" lo que concuerda ampliamente con el modo de lo propuesto por GIATTINA y GARTON (1982: 526). Obsérvese que por fuera de la "zona de preferencia" existe una región de temperaturas no letales dentro de la cual el animal no incursiona. Tal como se indicó en la página 178 (sección VI.6.a.) al generarse un cambio espacial en el ambiente el animal se moviliza espontáneamente hasta alcanzar su TP "desplazándose" sobre la curva hasta que finalmente alcanza su TPU.

### 2) Cambios rápidos en el tiempo:

Un segundo tipo general de situaciones son aquellas que a partir del animal en  $T_e = T_a$  se produce en el ambiente una variación de temperatura a lo largo del tiempo, esta variación debe ser homogénea en el espacio pués de lo contrario el individuo responde comportándose de la manera ya indicada. Estas situaciones se han investigado mediante las experiencias de ascenso o descenso de temperatura (secciones VI.4.a. y d.). Un aumento rápido de la  $T_e$  llevará al grupo fuera de la zona de tolerancia hasta alcanzar primeramente la  $T_V$  y luego la  $T_{L50}$ ; la región comprendida entre la curva de  $T_{L50}$  y  $T_{L50}'$  es la zona de resistencia, una exposición allí de 24 horas causará más del 50% de mortalidad (ver pág.167). Estos hechos pueden servir para interpretar mejor la experiencia de "recuperación", ya comentada (sección VI.4.b.) y nuevamente representada en la Figura VI.16., de la siguiente manera: partiendo de la situación inicial  $T_a = T_e = 25,0^\circ\text{C}$  (Punto A) se calentó al grupo de peces a velocidad cons-

tante, y si se considera que los animales no se aclimatan durante el proceso, éstos se desplazan en la dirección indicada hasta alcanzar la situación  $T_a \neq T_e = 37,7^\circ\text{C}$  (Punto B) donde varios ejemplares mostraban síntomas de "volteo". Para esa  $T_a$  el valor de  $\overline{TV}$  esperado es de  $37,91^\circ\text{C}$  difiriendo solo en  $0,21^\circ\text{C}$  del valor observado. Posteriormente los individuos retornaron a la temperatura de aclimatación sin que se produzca mortalidad, ésto ilustra perfectamente cómo una exposición breve más allá de la  $\overline{TL50}$  puede ser tolerada, en este caso los animales permanecieron fuera de su zona de tolerancia durante un tiempo de sólo 250 minutos.

Una situación similar a la anterior es cuando los peces son sometidos a un descenso rápido de la temperatura (sección VI.4.d.) partiendo de una condición inicial  $T_a = T_e = 24,18^\circ\text{C}$  (Punto C de la Figura VI.16.) se alcanzó una temperatura promedio de volteo  $\overline{TV} = 5,36^\circ\text{C}$  (Punto D). Curiosamente en este caso la  $\overline{TV}$  se encuentra dentro de la zona de tolerancia térmica, téngase en cuenta que la  $\overline{TL50}$  mínima esperada para esa  $T_a$  es de  $5,00^\circ\text{C}$ . No hay información disponible que permita aclarar más este resultado.

Otra posible situación es un cambio muy rápido de la temperatura del agua pero sin que se alcancen niveles letales. Esto fue investigado con las experiencias realizadas para determinar la velocidad de aclimatación (sección VI.5.b.). En la aclimatación al calor, partiendo de una condición inicial  $T_a = T_e = 14,07^\circ\text{C}$  (Punto E de la Figura VI.16.) los animales fueron transferidos a  $T_a \neq T_e = 24,0^\circ\text{C}$  (Punto F), para alcanzar el nuevo estado de aclimatación ( $T_a = T_e = 24,0^\circ\text{C}$ , Punto G) los ejemplares deben "recorrer" la distancia entre los puntos F y G, ésto lo realizan a una velocidad estimada de  $1^\circ\text{C}$  cada 147 minutos. La in

interpretación del proceso de aclimatación al frío es totalmente similar y se ha representado por los puntos H-I-J, la distancia I-J es recorrida a una velocidad estimada de  $1^{\circ}\text{C}$  cada 770 minutos.

### 3) Cambios lentos en el tiempo:

Si el cambio de temperatura del medio se produce lentamente, a una velocidad menor que las velocidades de aclimatación ya comentadas, los animales se encuentran permanentemente aclimatados a la misma temperatura que a la que están espuestos ( $T_a = T_e$ ). Esta situación como ya se indicó, corresponde a cualquier punto de la recta de pendiente 1 (Figura VI.16.) cuyo límite superior es la "última temperatura letal" (TPU). En la página 190 se calculó, por extrapolación de la recta de TL50 máximas, que la UTL tiene un valor de  $36,01^{\circ}\text{C}$ . En la sección VI.5.b. se describió una experiencia en que se utilizó una velocidad de ascenso 7 veces más lenta que la que permite aclimatación total y durante toda la experiencia los animales se encontraron bajo la condición  $T_a = T_e$  "desplazándose" a lo largo de la recta de pendiente 1. En esta situación la máxima temperatura de aclimatación alcanzada fué de  $36,50^{\circ}\text{C}$  (Punto K, Figura VI.16.), que difiere en  $0,49^{\circ}\text{C}$  del valor de UTL antes mencionado.

Los tres tipos de situaciones básicas que aquí se han analizado por medio de distintas experiencias, muestran resultados totalmente congruentes con la "zona de tolerancia térmica" calculada para Cnesterodon decemmaculatus.

En la mayoría de los casos conocidos (FRY, 1971) la aclimatación al calor es bastante más rápida que la aclimatación al frío. DOUDOROFF (1957: 409) señala que las muy diferentes velocidades observadas sugieren que la aclimatación al frío es un proceso distinto que la aclimatación al calor, y los distintos

tipos de curvas que describen uno u otro fenómeno (BRETT, 1946: 24; FRY, 1971: 32) parecen confirmar esta hipótesis. Por otra parte la velocidad de aclimatación depende de la concentración de oxígeno, del estado nutricional y particularmente de los niveles de temperaturas entre los cuales se mida el proceso (BRETT, 1946); este autor ha mencionado para Carassius auratus transferidos de 20 a 28°C una velocidad de aclimatación de 1°C cada 540 m aproximadamente. FRY (1971) señala que la velocidad de aclimatación al calor es del orden de 1°C por día (1440 m) en Girella sp Ameiurus nebulosus y varias especies de salmónidos.

Las velocidades de aclimatación al calor y al frío (1°/147 m y 1°/770 m respectivamente) que aquí se han estimado para Cnesterodon decemmaculatus, son menores que las ya comentadas pero téngase en cuenta que este proceso casi no se ha estudiado en peces dulceacuícolas tropicales. ALLONSON y NOBLE (1964) en su estudio sobre Tilapia mossambica determinaron una velocidad de aclimatación al calor de 1°C cada 150 minutos, mientras que la aclimatación al frío es más lenta que 1°C cada 2 días (2880 m); concluyendo que esta especie es termofílica.

En la sección VI.1.a. se han comentado los principales factores que pueden alterar la extensión de la zona de tolerancia térmica de una especie. En el caso de Cnesterodon decemmaculatus, para una única temperatura de aclimatación estudiada ( $T_a = 28,04^\circ\text{C}$ ), la resistencia al calor no muestra diferencias significativas con la variación del fotoperíodo encontrándose una diferencia de  $0,01^\circ\text{C}$  entre el valor de  $T_{L50}$  promedio observado con distintos fotoperíodos ( $T_{L50} = 35,70^\circ\text{C}$ ) y el valor esperado ( $T_{L50} = 35,71^\circ\text{C}$ ), véase sección VI.5.c.). El estudio de la resistencia al calor con poblaciones de La Plata, Fuentes y Santa Fé arrojó resultados similares; no se encontraron diferencias entre

localidades calculándose un valor promedio de  $TL_{50} = 35,94^{\circ}C$  ( $T_a = 25,93^{\circ}C$ ), que si bien es ligeramente mayor que el calculado para la población de Chascomús ( $TL_{50} = 35,42^{\circ}C$ ;  $T_a = 26,2^{\circ}C$ ), no difiere significativamente del mismo (véase Figura VI.12.).

Por otra parte las estimaciones de  $TL_{50}$  mínimas ( $T_a = 25,44^{\circ}C$ ) para las poblaciones de La Plata y Sierra de la Ventana ( $TL_{50} = 4,62$  y  $3,27^{\circ}C$  respectivamente), difieren significativamente del valor estimado para la población de Chascomús ( $TL_{50} = 5,49^{\circ}C$ , véase sección VI.5.c. y Figura VI.12.). En particular, la diferencia de  $TL_{50}$  entre los ejemplares de Sierra de la Ventana y Chascomús es del orden de  $2,22^{\circ}C$ . En base a esto se plantea como hipótesis que la población con distribución más austral presenta una mayor resistencia a las bajas temperaturas, siendo ésta una adaptación a las condiciones térmicas locales.

Hay casos en que especies ampliamente distribuidas en ambientes térmicamente diversos no han mostrado diferencias en la resistencia térmica de sus poblaciones (BROWN y FELDMETH, 1971); mientras que en otras como Gambusia affinis las diferencias poblacionales son importantes (OTTO, 1973; WINKLER, 1985). IHSEN (1973) ha propuesto un modelo genético para explicar la heredabilidad de la resistencia térmica en los híbridos de Salvelinus fontinalis y S. namaycush.

En general se sabe muy poco de la evolución de la tolerancia en los peces, sin embargo tal como lo señala PIANKA (1982: 73) "dentro de ciertos límites de diseño es evidente que las curvas de tolerancia deben cambiar con el tiempo evolutivo a medida que la selección natural las moldea para reflejar las condiciones ambientales cambiantes".

Debe tenerse en cuenta que las comparaciones respecto

al fotoperíodo y a distintas poblaciones de Cnesterodon decemmaculatus que aquí se han realizado, están limitadas en general a una única temperatura de aclimatación situada en la región central de la zona de tolerancia. Mayores diferencias podrían encontrarse si se estudia completamente la zona de tolerancia térmica en poblaciones de áreas marginales.

Como ya se indicó, casi no existen datos de TL50 o zonas de tolerancia térmica en peces neotropicales. BRICELJ et al (1977) señalan un valor de TL50 = 32,0°C (Ta = 28,0°C) para Odontesthes bonariensis; recalculando los datos presentados por DIONI y REARTES (1975: 136) se llega a un valor de TL50 = 33,6°C (Ta = 16°C) para Prochilodus platensis. Comparando estos datos con la zona de tolerancia de C. decemmaculatus (Figura VI.12.) puede verse que O. bonariensis y P. platensis son ambas menos tolerantes al calor que Cnesterodon decemmaculatus; esta diferencia es mucho más marcada en O. bonariensis ya su TL50 es aproximadamente 4°C menor que la de C. decemmaculatus.

RANTIN y PETERSEN (1985) han calculado el área de la zona de tolerancia térmica de Geophagus brasiliensis, dando un valor de 703°C<sup>2</sup>; de la comparación de los datos originales surge que esta especie es algo más resistente al calor que C. decemmaculatus mientras que su resistencia al frío es marcadamente menor. La extensión de la zona de tolerancia térmica es considerada una medida de la euritermicidad del organismo y en el caso de Cnesterodon decemmaculatus ocupa 1028°C<sup>2</sup>. De la comparación con los datos compilados por BRETT (1956) y RANTIN y PETERSEN (1985), surge claramente que C. decemmaculatus es una de las especies más euritérmicas conocidas, los máximos valores reportados son:

Especie	Extensión de la zona de tolerancia térmica (°C <sup>2</sup> )	Referencia
<u>Ictalurus lacustris</u>	970	BRETT, 1956
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	1028	este trabajo
<u>Gambusia affinis</u>	1033-1065	OTTO, 1973
<u>Gambusia affinis</u>	1110	BRETT, 1956
<u>Ameiurus nebulosus</u>	1162	" "
<u>Carassius auratus</u>	1220	FRY et al, 1942

Especie	Ta	TP	s	TEM	TEm	Lst (mm)	
<u>Cnesterodon</u> <u>decemmaculatus</u>	21,55	25,32	3,708	29,10	19,14	23,4	
	21,83	23,57	2,374	29,50	18,60	-	
	21,62	21,29	2,721	25,13	16,39	23,2	
	26,27	26,31	2,571	33,50	22,80	29,0	
	26,38	24,90	2,176	30,89	23,00	25,0	
	26,47	27,26	3,293	33,91	22,10	28,0	
	25,12	27,38	2,109	33,12	23,66	22,4	
	31,66	25,80	1,556	29,70	22,60	25,0	
	31,62	26,35	1,370	29,36	23,00	28,2	
	31,75	28,72	2,941	33,55	23,50	25,3	
	31,75	25,16	2,390	29,60	21,10	23,7	
	31,75	25,04	2,819	34,02	21,10	22,8	
	<u>Jenynsia</u> <u>lineata lineata</u>	21,74	22,86	2,897	29,20	16,89	24,9
		21,55	22,27	2,562	29,10	18,67	31,8
		21,53	21,40	1,511	23,75	17,90	35,0
26,27		28,53	4,252	36,29	22,80	28,5	
26,38		25,91	2,448	31,52	22,70	30,3	
26,47		27,91	2,983	34,11	23,10	51,8	
25,06		27,52	1,316	29,42	24,43	25,3	
31,66		26,52	1,854	29,91	23,90	31,0	
31,62		27,50	2,773	35,64	23,00	29,1	
31,75		29,00	2,674	34,60	24,89	30,3	
31,82		26,89	1,485	29,03	23,93	23,0	
<u>Phalloceros</u> <u>caudimaculatus</u>		21,74	21,20	1,923	25,00	18,40	22,2
		21,65	22,56	2,515	27,47	18,50	24,3
		21,55	22,28	2,943	27,52	16,20	18,5
		25,12	27,81	2,460	33,12	23,02	19,4
	26,01	27,73	1,071	28,94	25,38	22,8	
	26,01	26,35	3,084	33,25	22,40	17,6	
	26,01	25,80	2,190	31,94	23,05	24,0	
	31,82	23,92	2,011	29,19	20,05	18,0	
	31,84	28,26	3,821	31,96	20,80	19,1	
	31,84	26,98	3,556	32,36	20,80	14,6	
	31,98	23,44	3,179	32,62	19,60	17,9	
	31,98	23,25	3,501	32,62	19,60	18,7	

Tabla VI.1. Temperaturas preferidas (TP) para distintas temperaturas de aclimatación (Ta) en las tres especies indicadas. Se detalla además, para cada individuo, la desviación típica de las temperaturas elegidas (s), la temperatura evitada máxima (TEM), y la longitud standard en milímetros (Lst). Todos los valores están expresados en grados centígrados.

$$y = m \cdot x + b \quad N \quad r$$

Cnesterodon decemmaculatus

$$\log TP = 0,25898 \cdot \log Ta + 1,03622 \quad 12 \quad 0,536 \quad n.s.$$

$$\log TEM = 0,24121 \cdot \log Ta + 1,14377 \quad 12 \quad 0,425 \quad n.s.$$

$$\log TEm = 0,47502 \cdot \log Ta + 0,64835 \quad 12 \quad 0,672 \quad s.$$

Jenynsia lineata lineata

$$\log TP = 0,51852 \cdot \log Ta + 0,67459 \quad 11 \quad 0,787 \quad s.$$

$$\log TEM = 0,41931 \cdot \log Ta + 0,89304 \quad 11 \quad 0,544 \quad n.s.$$

$$\log TEm = 0,71233 \cdot \log Ta + 0,32448 \quad 11 \quad 0,839 \quad s.$$

Phalloceros caudimaculatus

$$\log TP = 0,24424 \cdot \log Ta + 1,04591 \quad 12 \quad 0,402 \quad n.s.$$

$$\log TEM = 0,38515 \cdot \log Ta + 0,93152 \quad 12 \quad 0,672 \quad s.$$

$$\log TEm = 0,20739 \cdot \log Ta + 1,01524 \quad 12 \quad 0,279 \quad n.s.$$

Tabla VI.2. Ecuaciones que relacionan el logaritmo de la temperatura de aclimatación ( $\log Ta$ ) con: log de la temperatura preferida ( $\log TP$ ), log de la temperatura evitada máxima ( $\log TEM$ ) y log de la temperatura evitada mínima ( $\log TEm$ ) en las tres especies indicadas. N: número de datos que componen la recta, r: coeficiente de correlación.

Especie	Ta	TV	TL50'	s	TL50''	$\bar{Lst}$ (mm)	N
<u>Cichlasoma facetum</u>							
	12,47	-	37,05	0,4106	36,96	41,31	8
	16,13	34,95	37,86	0,4096	37,79	28,92	10
	19,52	37,03	38,08	0,2450	38,03	29,03	9
	20,25	37,70	38,43	0,1966	38,39	24,45	10
	22,87	37,20	38,28	0,2465	38,21	73,07	6
	23,10	37,97	38,72	0,2090	38,66	51,35	6
	23,13	-	38,09	1,7834	38,79	56,51	6
	25,22	37,20	38,52	0,5033	38,64	46,06	7
	25,64	38,40	38,68	0,1255	38,67	70,83	6
	30,04	38,90	39,10	0,0685	39,08	28,09	10
	33,81	-	39,44	0,1205	39,41	48,71	7
	34,72	38,40	40,00	0,1157	39,98	30,35	10
<u>Gymnogeophagus australis</u>							
	19,52	37,00	38,91	0,2504	38,80	24,96	5
<u>Cheirodon interruptus interruptus</u>							
	24,83	36,00	36,75	0,4623	36,65	40,14	7
<u>Curimata gilberti</u>							
	21,80	35,05	37,17	0,1248	37,12	106,75	4
	28,55	37,03	37,85	0,4891	37,61	110,40	5

-continúa.

Tabla VI.3. Temperatura letal del 50 % en gradiente ascendente (TL50') para distintas temperaturas de aclimatación (Ta) en las especies indicadas. Se señala además la desviación típica (s) de Tm, la temperatura de volteo del primer ejemplar (TV), la TL50'', el número de ejemplares utilizado (N) y la longitud standard media del grupo ( $\bar{Lst}$ ). Todas las temperaturas se expresan en °C.

Especie	Ta	TV	TL50'	s	TL50''	$\overline{Lst}$ (mm)	N
<u>Pimelodella laticeps</u>							
	12,31	32,90	34,32	0,5667	34,17	67,79	7
	17,31	-	34,78	1,9763	33,90	74,13	4
	22,80	35,35	36,58	0,6162	36,44	84,95	6
	24,66	36,60	36,99	0,1985	36,95	62,88	6
	26,99	36,40	37,15	0,4899	36,95	80,52	4
	31,30	37,60	37,97	0,0975	37,93	78,06	5
<u>Rhamdia sapo</u>							
	19,52	-	37,54	0,1107	37,51	27,57	7
	26,71	-	38,20	0,0799	38,19	36,35	10
	31,55	-	38,38	0,1740	38,34	30,24	10
<u>Corydoras paleatus</u>							
	6,83	23,35	34,03	5,0365	33,00	43,70	8
	12,47	-	35,92	0,2283	35,87	41,73	8
	16,94	35,00	36,49	0,3067	36,43	23,40	8
	20,85	35,20	36,61	0,3432	36,53	32,39	10
	25,15	36,70	37,44	0,1047	37,42	32,84	9
	29,93	37,42	37,79	0,0680	37,78	35,17	10
	33,31	-	37,68	0,9704	37,70	35,36	6
<u>Hypostomus cf. commersoni</u>							
	25,59	39,87	40,09	0,0661	40,07	24,40	4
<u>Otocinclus arnoldi</u>							
	25,20	-	38,28	0,0645	38,25	36,03	4
<u>Hatcheria macraei</u>							
	9,19	22,05	31,16	0,3683	31,00	24,75	4

( continúa )

Tabla VI.3. (continuación).

Especie	Ta	TV	TL50'	s	TL50''	$\overline{Lst}$ (mm)	N
<u>Jenynsia lineata lineata</u>							
	12,31	33,00	36,21	0,1493	36,15	33,26	4
	12,47	-	37,76	0,3321	37,70	39,78	8
	18,63	-	37,66	0,8583	37,52	21,24	10
	25,23	36,50	38,09	0,4100	38,02	50,06	9
	28,33	-	39,82	0,1541	39,76	28,53	4
	30,14	39,15	39,68	0,1187	39,66	17,55	8
	33,31	39,00	39,53	0,2239	39,49	25,09	11
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>							
	9,19	35,70	37,56	0,2625	37,50	20,75	8
	11,34	37,30	38,14	0,3648	38,08	18,17	10
	12,31	34,52	37,23	0,6273	37,13	21,63	10
	16,57	37,00	38,09	0,3965	38,02	22,28	10
	19,42	37,32	38,44	0,3331	38,38	19,78	9
	19,74	36,88	38,52	0,4473	38,47	17,18	17
	20,42	36,88	38,19	0,3193	38,15	20,25	10
	20,46	37,90	38,54	0,3470	38,47	21,87	6
	20,64	37,60	38,41	0,2958	38,35	14,58	7
	20,70	-	38,58	0,6019	38,50	21,72	10
	20,67	35,90	38,67	0,3746	38,61	19,74	10
	24,66	-	38,41	0,5526	38,30	17,90	6
	24,92	38,25	38,75	0,2727	38,69	20,57	6
	25,01	38,13	39,12	0,3411	39,07	22,27	10
	25,20	38,10	39,06	0,3680	39,02	16,87	11
	25,69	39,00	39,91	0,3217	39,86	17,01	10
	28,33	39,15	39,54	0,1662	39,50	24,74	5
	29,98	38,60	39,19	0,2849	39,15	22,07	10
	30,10	38,10	39,16	0,4398	39,11	17,72	9
	33,01	37,80	38,93	0,2641	38,87	21,82	7
<u>Gambusia affinis</u>							
	27,14	40,95	41,21	0,1744	41,16	26,20	6
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>							
	12,31	33,80	35,53	0,8510	35,32	20,30	6
	25,10	-	38,14	0,2186	38,11	19,18	10
	26,04	38,25	38,40	0,0837	38,38	19,75	6

Tabla VI.3. (continuación).

<u>y</u>	=	$\pi$	•	log Ta	+	b	N	r
<u>Cichlasoma facetum</u>								
log TL50'	=	0,0641813	•	log Ta	+	1,4981939	12	0,9486
log TL50"	=	0,0664992	•	"	+	1,4953723	12	0,9667
		(0,1127097)				(1,4194219)	(9)	(0,8257)
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>								
log TL50'	=	0,0405571	•	log Ta	+	1,5332380	20	0,8262
log TL50"	=	0,0410554	•	"	+	1,5318959	20	0,8225
		(0,0680697)				(1,4836520)	(18)	(0,7452)
<u>Jenynsia lineata lineata</u>								
log TL50'	=	0,0745452	•	log Ta	+	1,4848620	7	0,8809
log TL50"	=	0,0754227	•	"	+	1,4829530	7	0,8794
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>								
log TL50'	=	0,1017156	•	log Ta	+	1,4396641	3	0,9993
log TL50"	=	0,1090150	•	"	+	1,4291329	3	0,9995
<u>Rhamdia sapo</u>								
log TL50'	=	0,0470807	•	log Ta	+	1,5140356	3	0,9887
log TL50"	=	0,0470975	•	"	+	1,5137262	3	0,9839
<u>Pseudocurimata gilberti</u>								
log TL50'	=	0,0672074	•	log Ta	+	1,4802384	2	1
log TL50"	=	0,0486162	•	"	+	1,5045373	2	1
<u>Corydoras paleatus</u>								
log TL50'	=	0,0649649	•	log Ta	+	1,4804328	7	0,9844
log TL50"	=	0,0818892	•	"	+	1,4567305	7	0,9672
		(0,3301051)				(1,1061350)	(5)	(0,9710)
<u>Pimelodella laticeps</u>								
log TL50'	=	0,1147846	•	log Ta	+	1,4064545	6	0,9747
log TL50"	=	0,1255535	•	"	+	1,3890917	6	0,9246
		(0,1400790)				(1,3634901)	(5)	(0,9828)

Tabla VI.4. Temperatura letal del 50 % en gradiente ascendente ( $y = TL50' \text{ ó } TL50''$ ) en función de la temperatura de aclimatación (Ta), para ocho especies de peces. m: pendiente, b: ordenada de origen, N: número de pares de datos, r: coeficiente de correlación. Los valores entre paréntesis corresponden a la relación  $\log TV = m \cdot \log Ta + b$ .

$v$ (min / ° C)	$\overline{TL50'}$	$Ta$	$\overline{TL50''}$	$\overline{Ist}$ (mm)	N
20,23	38,67	20,67	38,61	19,74	10
45,58	38,50	20,70	38,50	21,72	10
59,01	38,19	20,43	38,15	20,25	10
87,15	38,54	20,46	38,47	21,87	6
99,59	38,41	20,64	38,35	14,58	7

Tabla VI.5. Cnesterodon decemmaculatus, temperatura letal 50 % en gradiente ascendente ( $\overline{TL50'}$ ) para distintas velocidades de ascenso de la temperatura (v). Para cada grupo se indica además la temperatura de aclimatación ( $Ta$ ), la  $\overline{TL50''}$ , la longitud standard media ( $\overline{Ist}$ ) y el número de ejemplares utilizado (N). Ver además Figura VI.6.

Orden de muerte	tm (m)	Lst (mm)	P (gr)
1	4,0	42,3	2,50
2	9,5	47,0	4,21
3	11,0	70,0	14,91
4	17,7	49,5	4,29
5	24,0	75,0	20,79
6	25,0	51,9	5,62
7	27,0	74,0	17,65
8	30,0	87,0	33,37
9	30,5	66,9	14,80
10	35,0	78,3	22,63
11	39,5	51,0	5,37
12	41,0	48,3	5,50

Tabla VI.6. Cichlasoma facetum, tiempos de muerte individuales (tm: minutos) para 12 ejemplares expuestos a 38,0°C. Para cada individuo se indica el orden de muerte, peso (P) y longitud standard (Lst). Ta = 26,0. Ver además Figura VI.7.

ESPECIE	$\bar{Lst}$ (mm)	Temperatura de Exposición ( °C)					
		5,0	4,0	3,0	2,5	2,0	1,0
<u>Callichthys callichthys</u>	66,5	---	---	0	---	---	---
<u>Pseudocurimata gilberti</u>	73,4	---	---	0	---	---	---
<u>Pimelodella laticeps</u>	78,1	100	100	20	0	---	---
<u>Rhamdia sapo</u>	71,9	---	100	60	---	0	---
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	20,8	100	100	80	0	0	0
<u>Cichlasoma facetum</u>	50,0	100	100	100	0	0	0
<u>Jenynsia l. lineata</u>	42,5	100	100	100	100	40	---
<u>Corydoras paleatus</u>	37,4	100	100	100	100	80	0

Tabla VI.7. Porcentaje de sobrevivientes, para distintas especies, luego de una exposición de 24 horas a la temperatura indicada. Cada grupo compuesto por 5 animales. Para todos los grupos  $T_a = 18,12^{\circ}C$ . Se indica la longitud standard media ( $\bar{Lst}$ ) de los ejemplares utilizados.

Ta (°C)	Te (°C)												TL50 (°C)			
	8,0	7,0	6,56	6,5	6,0	5,5	5,35	5,0	4,78	4,46	4,2	4,0		3,0	2,5	2,0
18,3	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	100	80	0	0	2,85
24,4	-	-	100	-	-	-	80	-	80	0	0	-	-	-	-	4,90
26,4	-	-	100	-	40	-	-	20	-	-	-	0	-	-	-	5,80
30,1	60	40	-	0	40	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,41

Tabla VI.8. Cnesterodon decemmaculatus, porcentaje de sobrevivientes para distintas temperaturas de ex posición (Te), después de 24 horas, y para cuatro temperaturas de aclimatación (Ta) distintas, en grupos de 5 ejemplares. Para cada Ta se ha calculado la TL50 utilizando el método de "dosificación de mortalidad".

Ta (°C)	Temperatura de Exposición (°C)													
	40,0	39,5	39,0	38,0	37,5	37,0	36,5	36,0	35,5	35,0	34,5	34,0	33,5	
32,7	-	-	40,65 (1,609)	81,43 (1,911)	192,9 (2,285)	506,9 (2,705)	-	-	-	-	-	-	-	
30,2	15,4 (1,188)	25,1 (1,399)	42,92 (1,633)	84,87 (1,929)	-	330,4 (2,519)	870,9' (2,94)	-	4168' (3,62)	-	-	-	-	
26,2	1,79 (0,253)	-	7,65 (0,844)	30,77 (1,488)	71,91 (1,857)	145,8 (2,164)	-	562,3 (2,749)	-	2818' (3,45)	-	-	-	
20,3	-	-	1,81 (0,257)	4,80 (0,681)	12,78 (1,107)	-	266,9 (2,426)	-	-	-	-	-	-	
16,4	-	-	-	3,88 (0,589)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
12,1	-	-	-	-	-	3,75 (0,574)	-	16,63 (1,221)	45,17 (1,655)	354,8' (2,55)	688,3 (2,838)	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	19,51 (1,290)	77,92 (1,892)	392,4' (2,59)	-	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	10,66 (1,028)	-	28,63 (1,457)	-	75,54 (1,878)	100' (2)	

Tabla VI.9. Cnesterodon decemmaculatus, tiempos de resistencia del 50% (tR50), para distintas temperaturas de exposición (Te) y distintas temperaturas de aclimatación (Ta) en grupos de 5 ejemplares. Todos los tiempos están expresados en minutos, el número entre paréntesis indica el log tR50. Los tR50 marcados con (') fueron estimados por prohibit.

Temperatura de aclimatación (°C)	log tR50 =	b	-	m	.	Te	N	r
32,7	=	22,4685	-	0,5370	.	Te	4	-0,9600
30,2	=	22,1098	-	0,5256	.	Te	7	-0,9887
26,2	=	25,6857	-	0,6360	.	Te	7	-0,9997
20,3	=	29,5334	-	0,7565	.	Te	5	-0,9787
16,4	=	37,2800	-	0,9969	.	Te	8	-0,9772
12,1	=	15,3410	-	0,3971	.	Te	4	-0,9970

Tabla VI.10. Cnesterodon decemmaculatus, logaritmo del tiempo de resistencia (log tR50) en función de la temperatura de exposición y para distintas temperaturas de aclimatación. Se detalla la pendiente (m), ordenada de origen (b), coeficiente de correlación (r) y número de puntos que componen la recta.

t: tiempo transcurrido desde la transferencia (minutos)	Aclimatados a 14,07°C y transferidos a 24,0°C.			Aclimatados a 30,12°C y transferidos a 17,54°C.		
	Te (°C)	tR50 (m)	$\overline{Ist}$ (mm)	Te (°C)	tR50 (m)	$\overline{Ist}$ (mm)
0	36,0	6,47	18,56	38,0	79,13	19,50
90	36,0	10,23	17,26	----	----	----
150	36,0	61,25	17,64	----	----	----
215	36,0	120,2'	17,60	----	----	----
260	----	----	----	38,0	67,25	21,95
435	36,0	220	16,98	----	----	----
540	----	----	----	38,0	56,44	19,32
1455	36,0	288,4'	17,28	----	----	----
1515	----	----	----	38,0	52,54	20,24
2042	----	----	----	38,0	41,51	18,88
3017	----	----	----	38,0	32,81	20,46

Tabla VI.11. Chesterodon decemmaculatus, tiempos de resistencia del 50% (tR50) a las temperaturas de exposición indicadas (Te) en grupos de 5 ejemplares. Las mediciones se efectuaron a distintos tiempos (t) después de haber recibido el tratamiento de aclimatación indicado en cada caso. Ver además Figura VI.12. La experiencia a t = 435 no produjo mortalidad en el tiempo indicado, los tR50 marcados con (') fueron estimados por prohib.

Fotoperíodo (Horas)		Temperatura de Exposición (° C)					
Luz	Oscuridad	40,0	39,0	38,5	38,0	37,5	37,0
24	0	2,755 (0,440)	28,217 (1,451)	38,718 (1,588)	56,185 (1,750)	108,22 (2,034)	252,47 (2,402)
12	12	3,073	17,227	-	55,606	91,581	214,22
0	24	2,186 (0,340)	23,757 (1,376)	-	55,689 (1,746)	66,445 (1,822)	291,74' (2,465)

Tabla VI.12. Cnesterodon decemmaculatus, tiempos de resistencia del 50 % (tR50) para distintas temperaturas de exposición (Te) y para tres fotoperíodos distintos. Todos los tiempos están expresados en minutos, el número entre paréntesis indica el log tR50. Los tR50 marcados con (') fueron estimados por probit.

Fotoperíodo (Horas)

Luz	Oscuridad	$\log tR50 =$	$b$	$-$	$m$	$\cdot$	$Te$	$N$	$r$	$\overline{Ist}$
24	0	$\log tR50 =$	24,7138	-	0,6027	$\cdot$	$Te$	6	-0,9766	19,2
12	12	$\log tR50 =$	24,1930	-	0,5911	$\cdot$	$Te$	5	-0,9957	17,1
0	24	$\log tR50 =$	25,6174	-	0,6284	$\cdot$	$Te$	5	-0,9680	17,4

Tabla VI.13. Cnesterodon decemmaculatus, logaritmo del tiempo de resistencia ( $\log tR50$ ) en función de la temperatura de exposición ( $Te$ ) para tres fotoperíodos distintos. Se detalla la pendiente ( $m$ ), ordenada de origen ( $b$ ), coeficiente de correlación ( $r$ ), número de puntos que componen la recta ( $N$ ) y longitud standard media en milímetros de los ejemplares utilizados ( $\overline{Ist}$ ). Para todos los casos  $Ta = 28,04^{\circ}C$  (ver texto).

Localidad de	$\bar{Lst}$	Temperatura de Exposición (°C)		
Procedencia	(mm)	38,5	37,5	37,0
Lago del Bosque	18,07	43,97	116,26	315,63
La Plata		(1,643)	(2,065)	(2,499)
Fuentes (proximida	17,40	47,79	94,88	299,90
des de Rosario)		(1,679)	(1,977)	(2,477)
Proximidades de la	19,02	---	---	---
Ciudad de Santa Fe		46,06	(1,633)	1695,24
				(3,229)

Tabla VI.14. Cnesterodon decemmaculatus, tiempos de resistencia para el 50% de los individuos (tR50) en ejemplares procedentes de las localidades mencionadas, y para una temperatura de aclimatación (Ta) de 25,93°C. Todos los tiempos están expresados en minutos, el número entre paréntesis indica el log tR50. Los tR50 marcados con (+) fueron estimados por prohib. Ver texto.

Localidad de Procedencia	$\log tR50 = b - m \cdot Te$	N	r
Lago del Bosque La Plata	$\log tR50 = 24,47779 - 0,59380 \cdot Te$	6	-0,9826
Fuentes (proximidades de Rosario)	$\log tR50 = 24,62428 - 0,59797 \cdot Te$	6	-0,9686
Proximidades de la Ciudad de Santa Fe	$\log tR50 = 31,41471 - 0,78293 \cdot Te$	2	-1
Agrupando todas las localidades	$\log tR50 = 25,34781 - 0,61731 \cdot Te$	14	-0,975

Tabla VI.15. Cnesterodon decemmaculatus, logaritmo del tiempo de resistencia ( $\log tR50$ ) en función de la temperatura de exposición ( $Te$ ) en ejemplares procedentes de las localidades mencionadas y para una temperatura de aclimatación ( $Ta$ ) de  $25,93^{\circ}C$ . Se detalla la pendiente ( $m$ ), ordenada de origen ( $b$ ), coeficiente de correlación ( $r$ ) y número de puntos ( $N$ ) que componen la recta.

	$\overline{Lst}$	$Te \text{ } ^{\circ}C$			$TL50 \text{ } (^{\circ}C)$
		4,72	3,48	2,90	
Lago del Bosque de La Plata	21,69	60	0	0	4,62
Sierra de la Ventana	23,12	100	60	30	3,27

Tabla VI.16. Cnesterodon decemmaculatus, porcentaje de sobrevivientes luego de 24 hs de exposición a las temperaturas indicadas ( $Te$ ) en grupos de 10 animales procedentes de las localidades nombradas. Para todos los grupos  $Ta = 25,44^{\circ}C$ . Se indica la longitud standard media ( $\overline{Lst}$ ) de los ejemplares utilizados. La  $TL50$  mínima se calculó por el método de "dosificación de mortalidad".

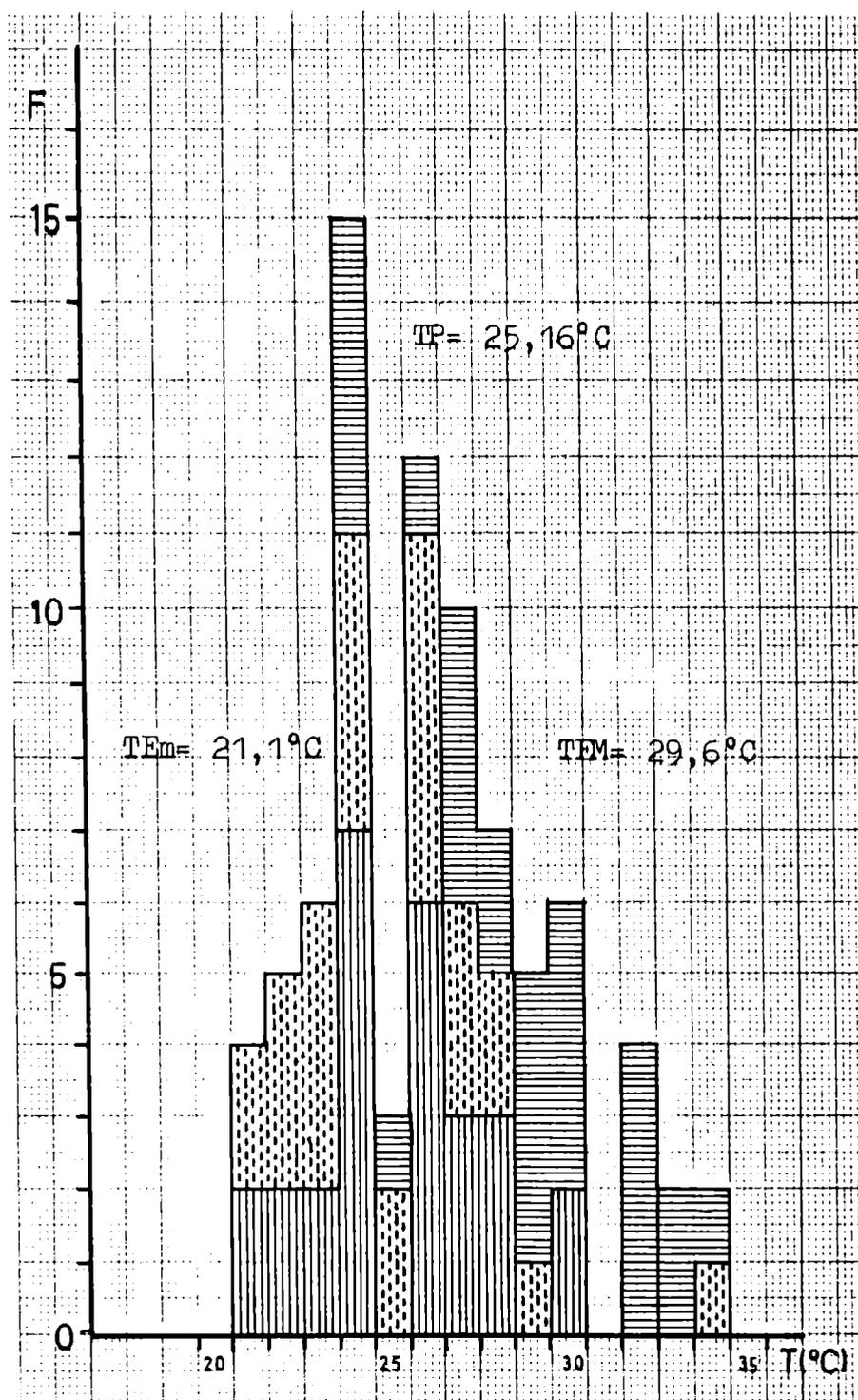


Figura VI.1. *Cnesterodon decemmaculatus*, frecuencias de temperaturas elegidas en un gradiente térmico vertical por tres ejemplares que fueron aclimatados a la misma temperatura ( $T_a = 31,75$  °C). Para el ejemplar (||||) se indican las "temperaturas evitadas, máxima y mínima" (TEM y TEm) y la "temperatura preferida" (TP).

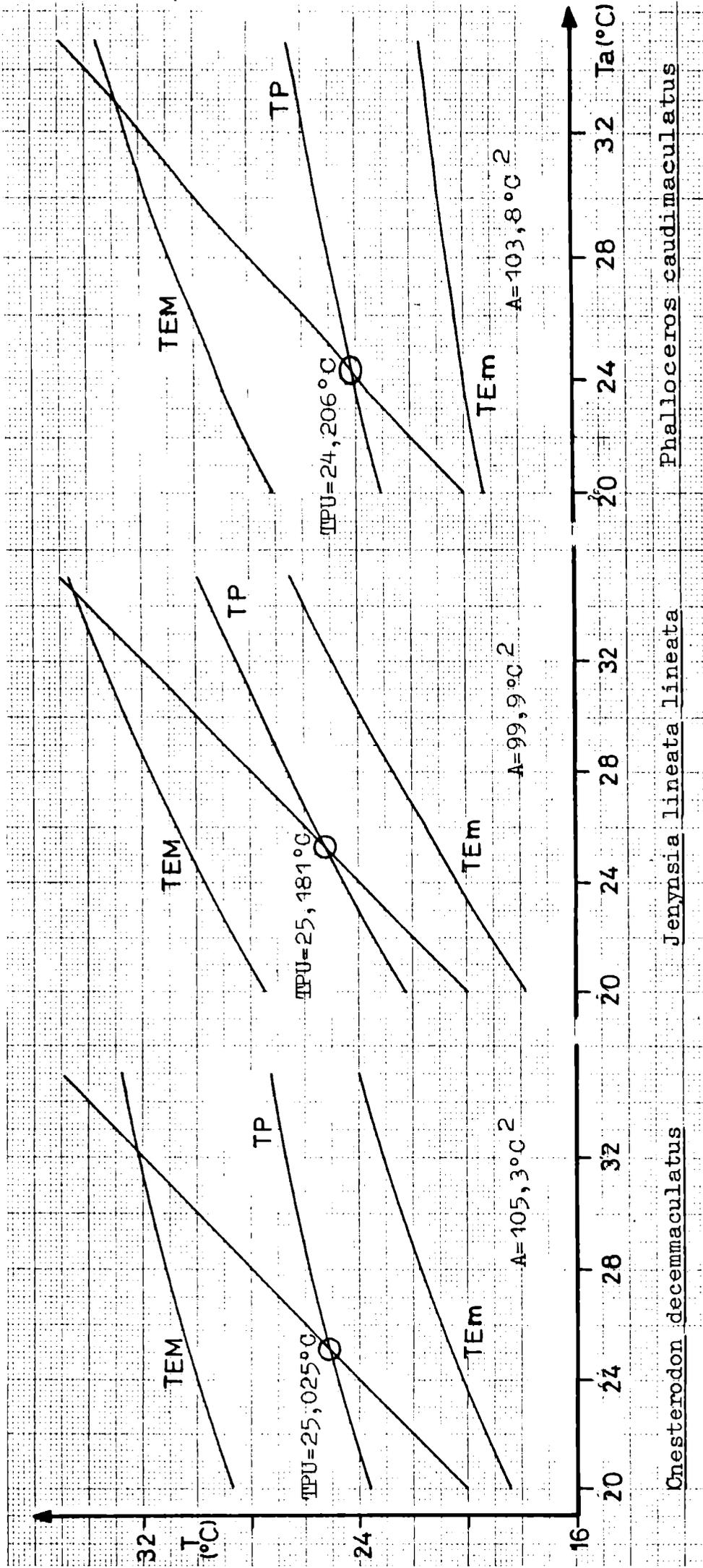


Figura VI.2. Curvas de "temperatura evitada máxima y mínima (TEM y TEM) y "temperaturas preferidas" (TP) en función de la temperatura de aclimatación ( $T_a$ ) en las tres especies estudiadas. Se indica además la "temperatura preferida última" (TPU). El valor "A" indica la extensión de la "zona de preferencia térmica" calculado entre temperaturas de aclimatación de 20 y 31°C. La recta oblicua tiene pendiente 1 y corresponde a  $T_a = T_e$ .

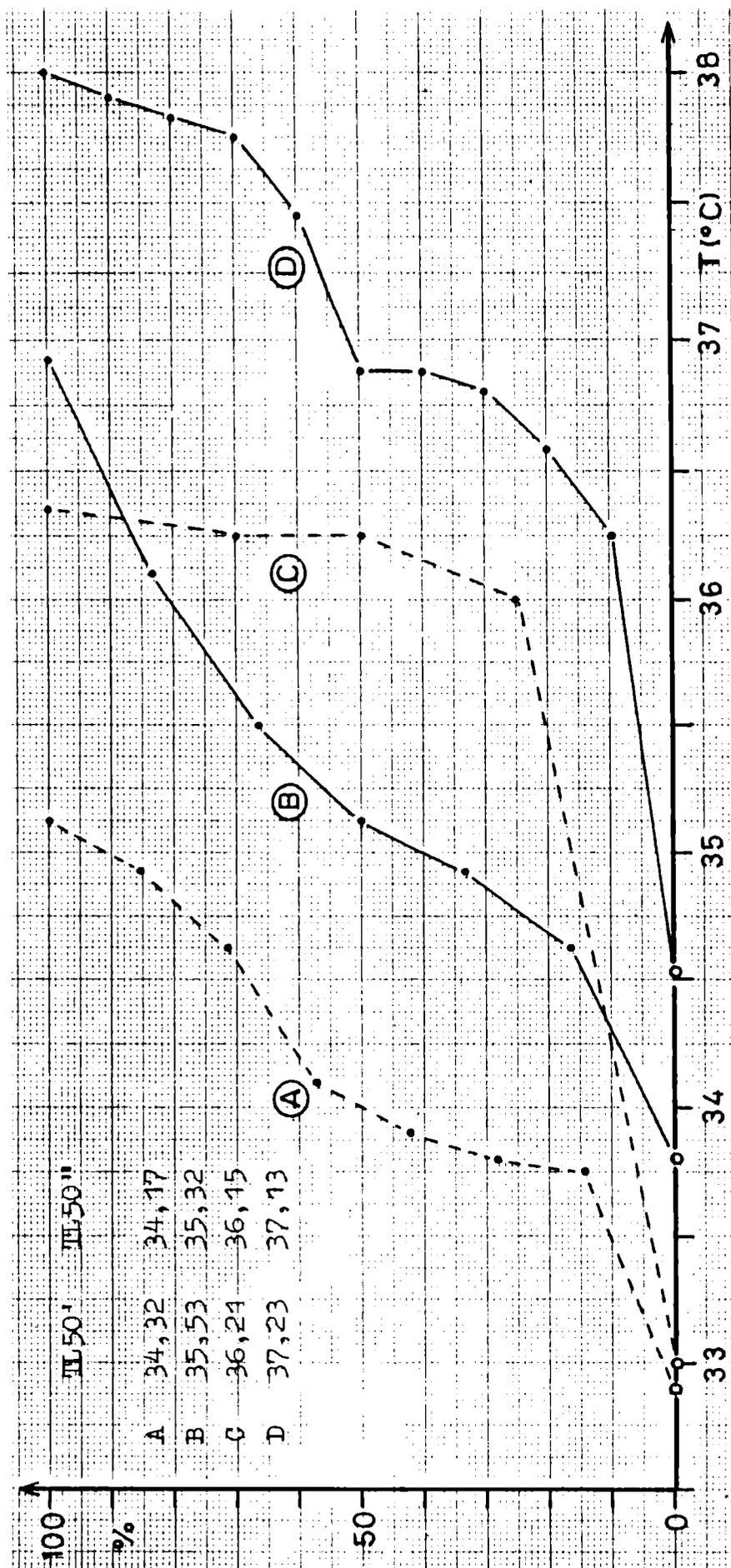


Figura VI.3. Porcentaje de mortalidad (%) en condiciones de ascenso de la temperatura ( $v = 1^{\circ}\text{C}/60 \text{ m}$ ) en: A - Pimelodella laticeps ( $N = 7$ ); B - Phalloceros caudimaculatus ( $N = 6$ ); C - Jenynsia l. lineata ( $N = 4$ ) y D - Cnesterodon decemmaculatus ( $N = 10$ ). Para cada especie se indica la temperatura letal para el 50% en gradiente (TL50' o TL50''), el signo (o) señala la temperatura de volteo del primer ejemplar.  $T_a = 12,31^{\circ}\text{C}$ , ver sección VI.4.a.

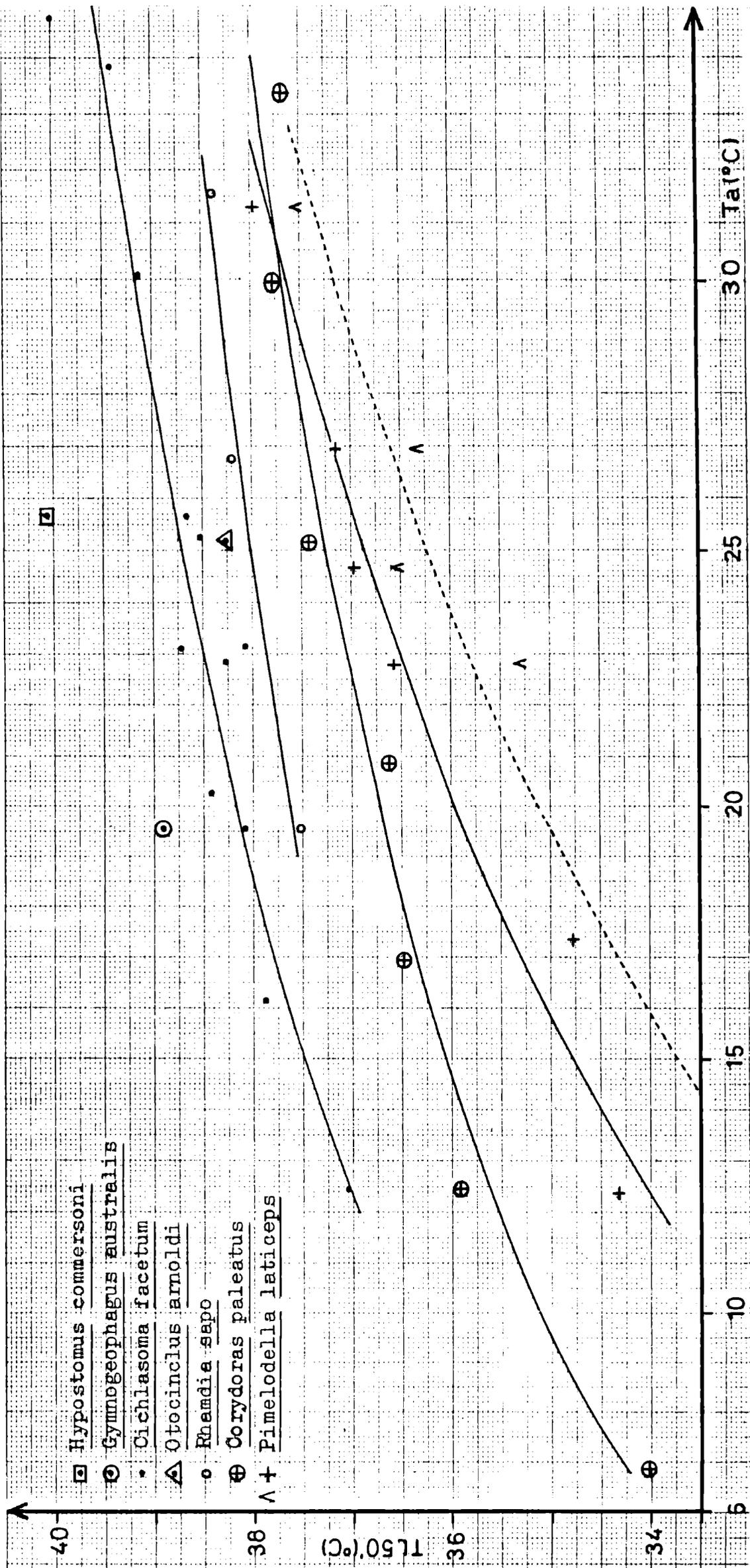


Figura VI.4. Temperatura letal 50% en gradiente ascendente (TL50') en función de la temperatura de aclimatación (Ta) para las especies indicadas. Las curvas están calculadas según las ecuaciones de Tabla VI.4. La curva punteada (y el signo  $\Lambda$ ) corresponden a la relación TV-Ta en Pimelodella laticeps.

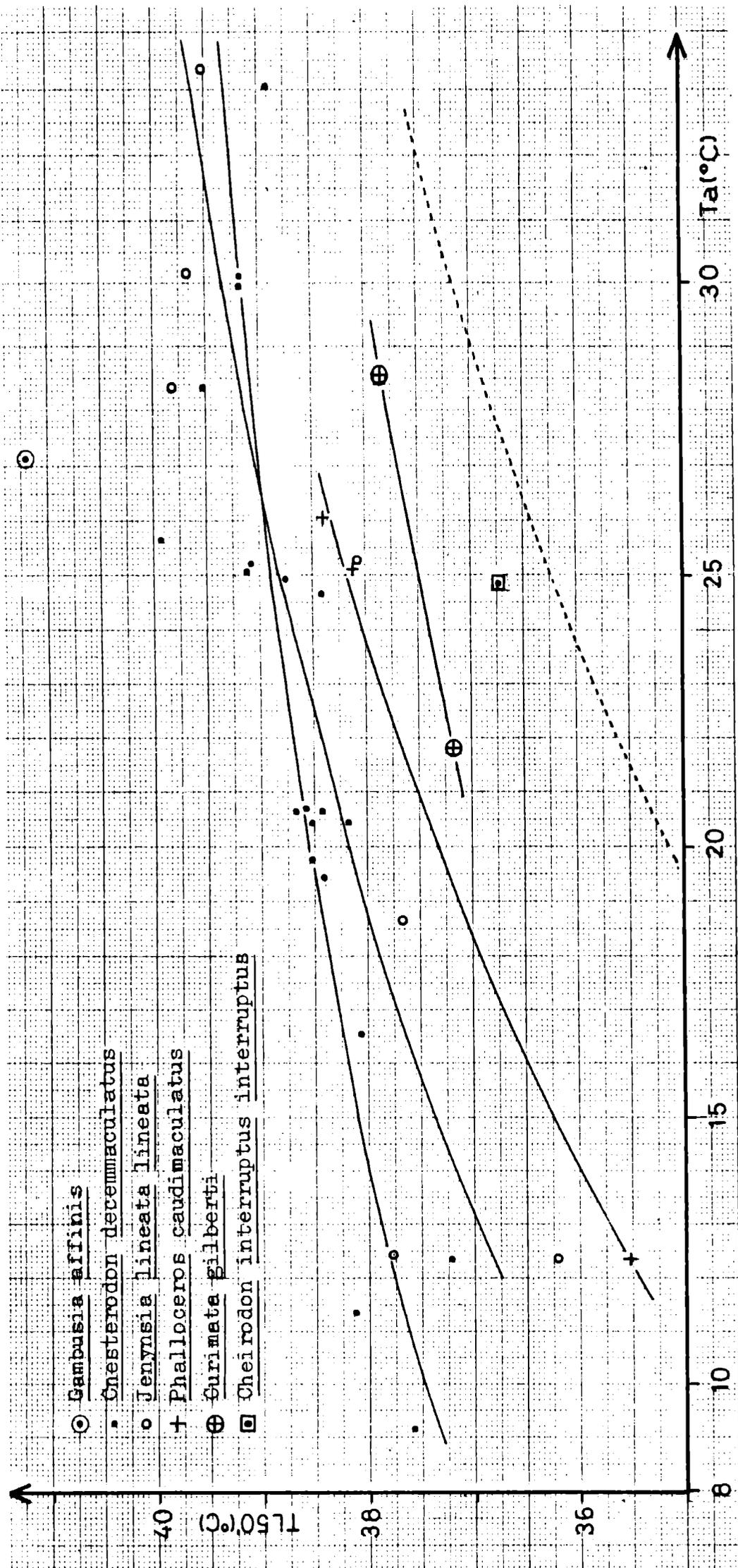


Figura VI.5. Temperatura letal 50% en gradiente ascendente (TL50') en función de la temperatura de aclimatación (Ta) para las especies indicadas. Las curvas están calculadas según las ecuaciones de Ta-bla VI.4. La curva punteada corresponde a la relación TV-Ta en Pimelodella laticeps.

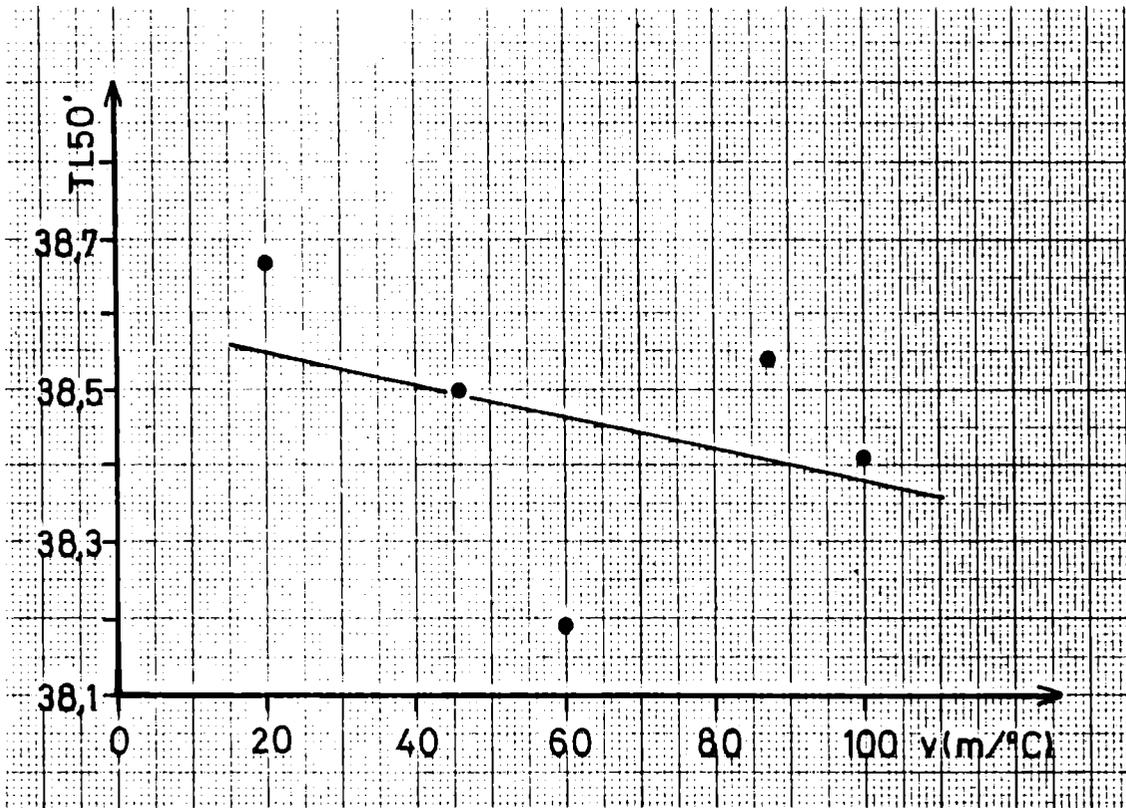


Figura VI.6. Cnesterodon decemmaculatus, temperatura letal para el 50% en gradiente ascendente (TL50') en función de la velocidad de ascenso de la temperatura (v). Ta = 20,5°C (aprox.), según datos de Tabla VI.5.

$$TL50' = -0,0020 \cdot v + 38,5921 ; \quad r = -0,3729 \quad (\text{n.s.})$$

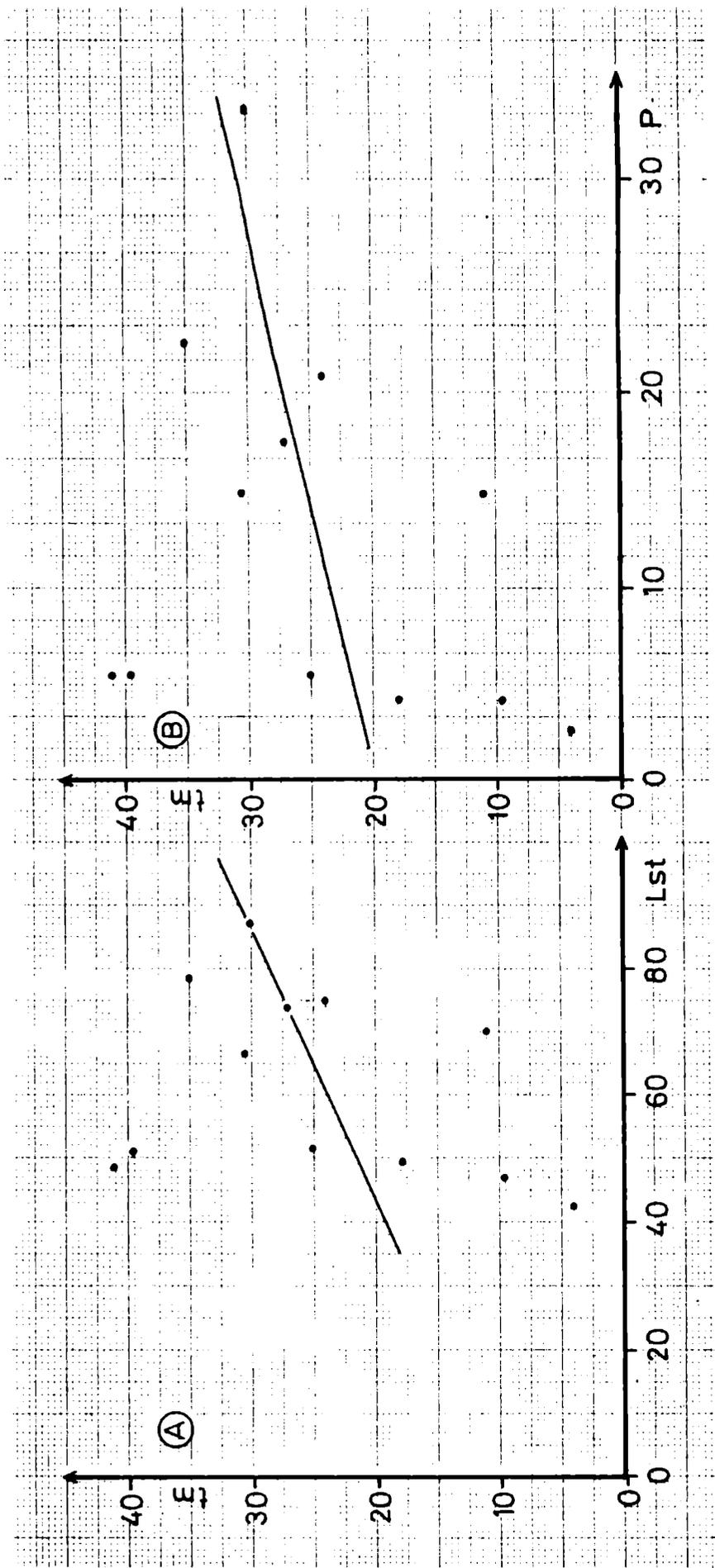


Figura VI.7. Cichlasoma facetum, tiempos de muerte individuales ( $t_m$ : minutos) para 12 ejemplares expuestos a 38,0 C ( $T_a = 26,0^\circ C$ ) en función de la longitud standard ( $Lst$ : milímetros) o el peso ( $P$ : gramos).

A :  $t_m = 0,2310 \cdot Lst - 10,25$  ;  $r = 0,2913$  (n.s.)

B :  $t_m = 0,3602 \cdot P - 19,97$  ;  $r = 0,2930$  (n.s.)

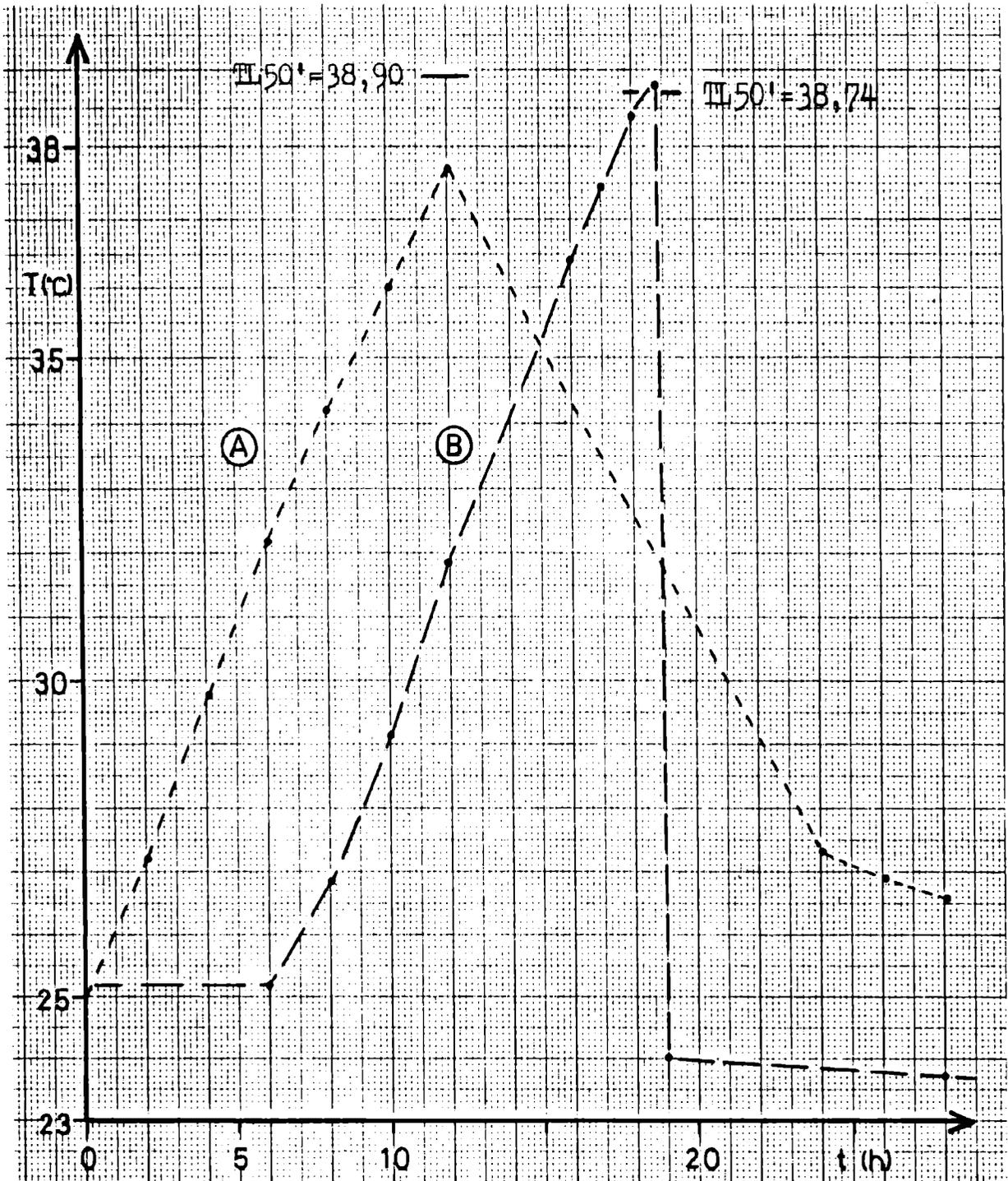


Figura VI.8. Aumento y disminución de la temperatura a que fué sometido un grupo de: A - *Cnesterodon decemmaculatus* (N = 10, Ta = 25,0) todos sobrevivieron; B - *Cichlasoma facetum* (N = 7, Ta = 25,2) sobrevivieron 2 ejemplares. En ambos casos se indica la temperatura letal para el 50% en gradiente (TL50'), ver sección VI.4.b.

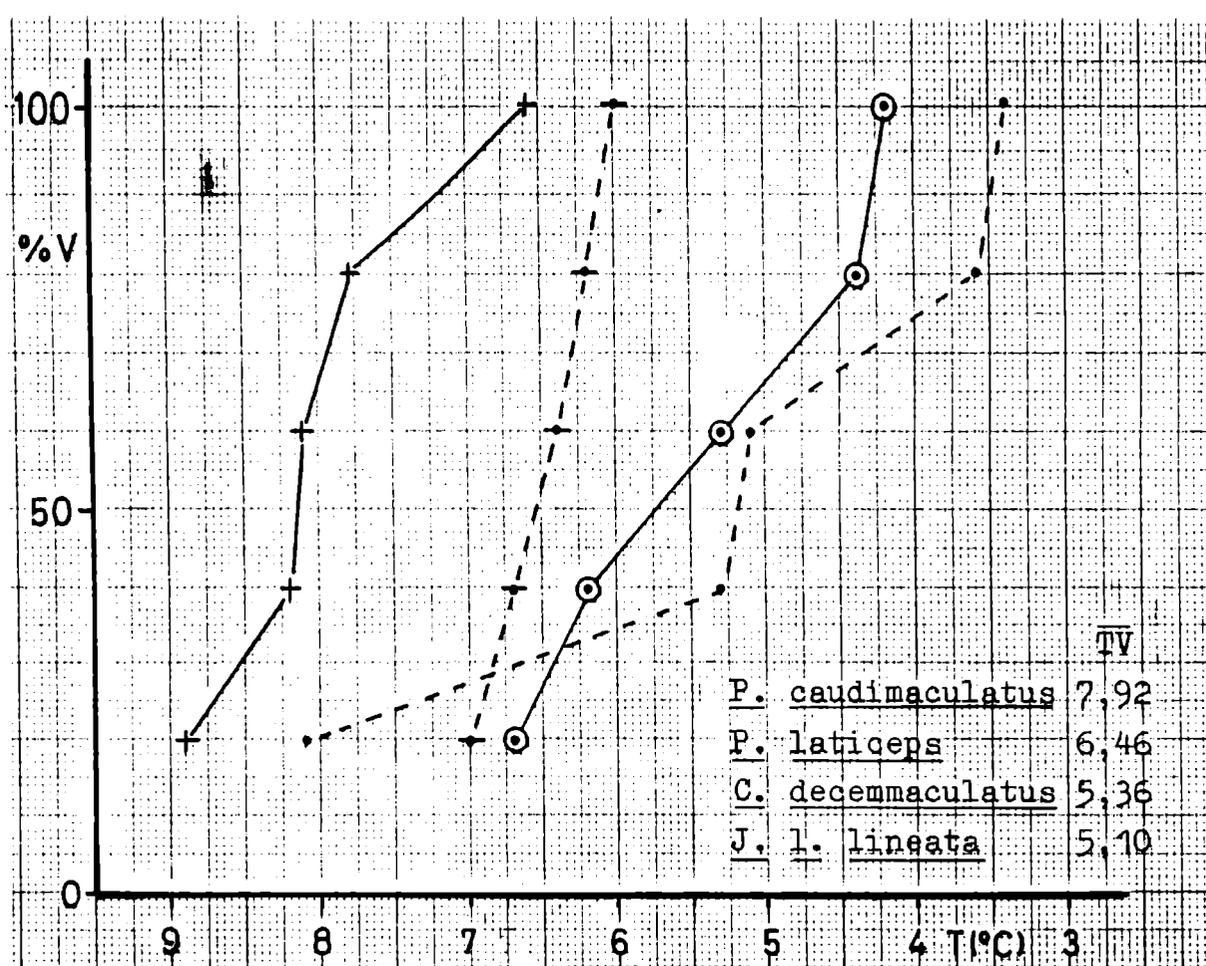
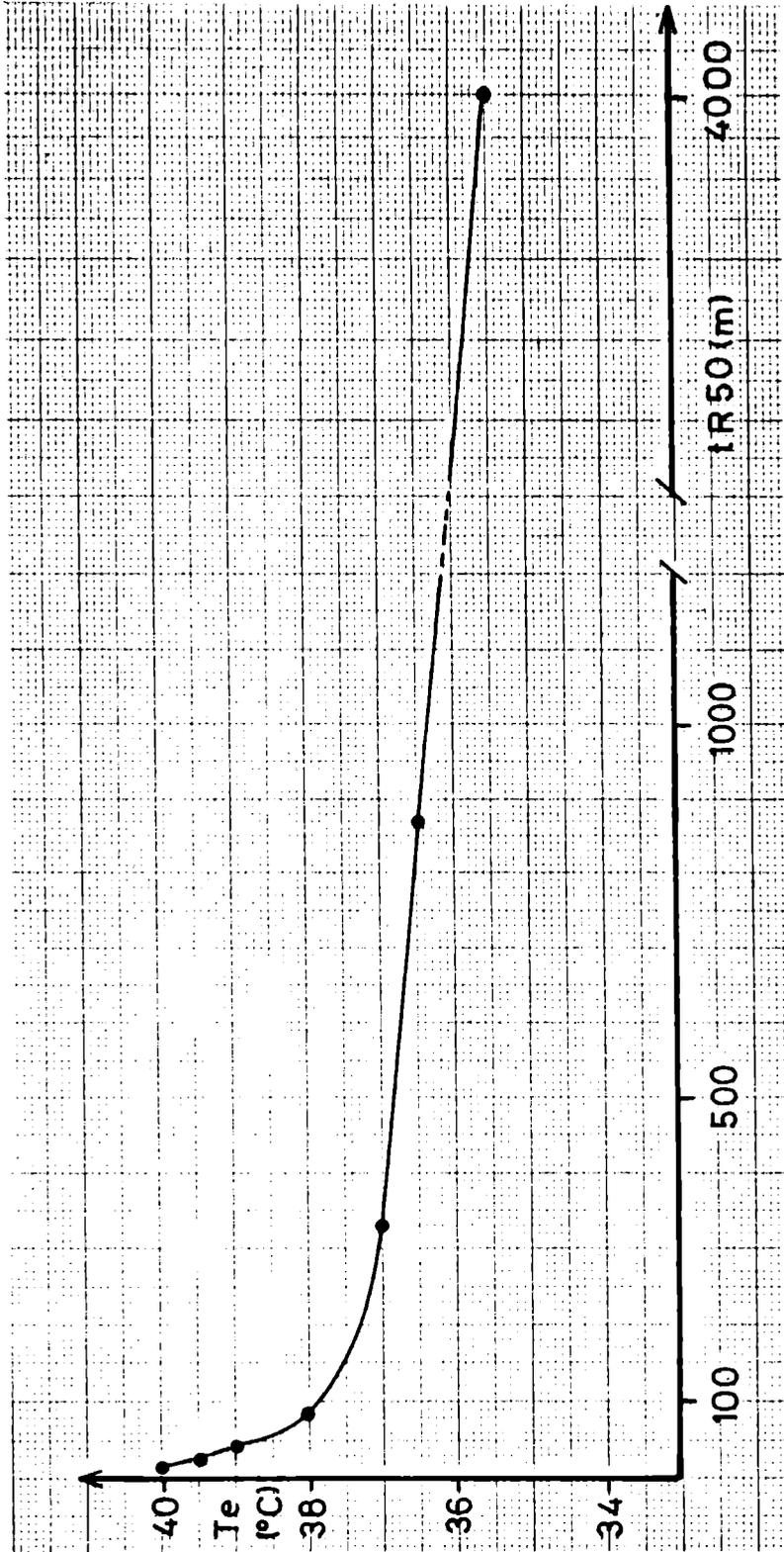


Figura VI.9. Porcentaje de individuos "volteados" (%V) (como frecuencia acumulada), en las cuatro especies indicadas, en condiciones de descenso de la temperatura ( $T_a = 24,18$  C). Para cada especie se indica la temperatura media de volteo ( $\bar{T}_V$ : °C).



VI.10. Gnesterodon decemmaculatus, tiempo de resistencia del 50% (tR50) para distintas temperaturas de exposición (Te). Temperatura de aclimatación: 30,2°C.

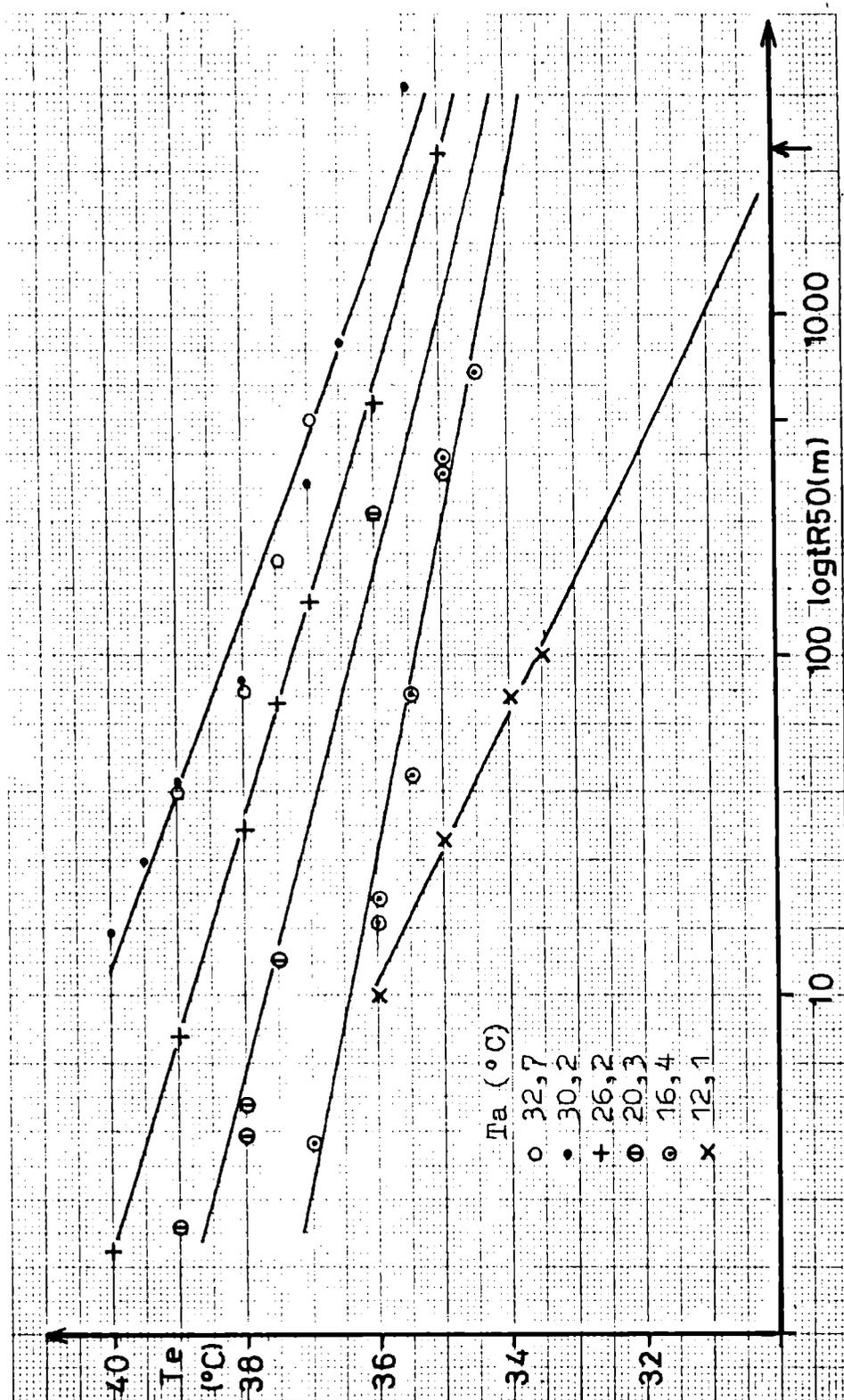


Figura VI.11. Cnesterodon decemmaculatus, logaritmo del tiempo de resistencia ( $\log tR_{50}$ ) para distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ). Cada recta representa una temperatura de aclimatación ( $T_a$ ) diferente. La flecha indica 48 horas (ver texto).

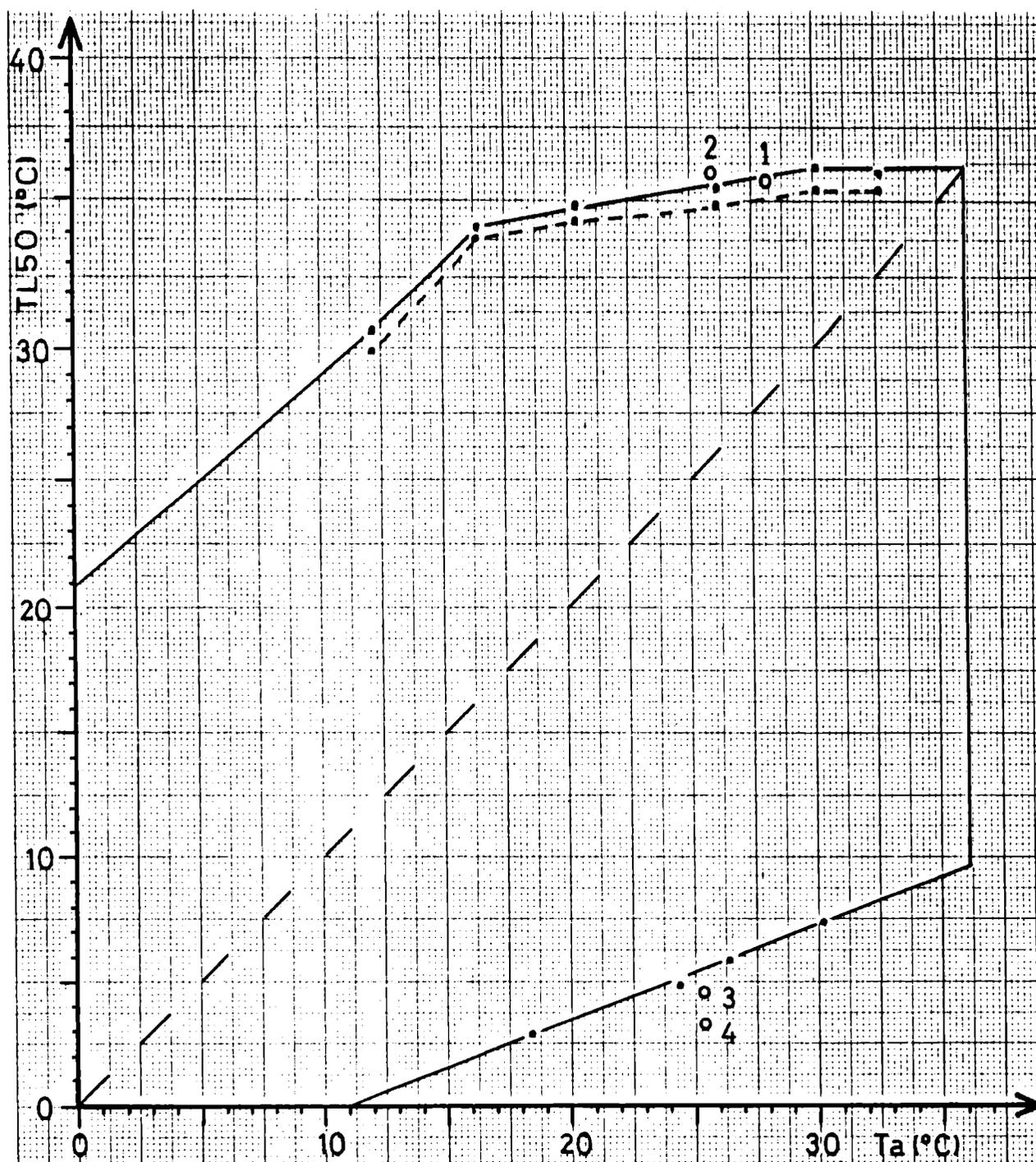


Figura VI.12. Zona de tolerancia térmica de *Cnesterodon decemmaculatus* de Laguna Chascomús (puntos), se han graficado las temperaturas letales 50% ( $TL_{50}$ , ordenadas) en función de las temperaturas de aclimatación ( $T_a$ , abscisas), para un período de exposición de 24 horas (línea llena). Los círculos numerados corresponden a distintos fotoperíodos o poblaciones y se mencionan en el texto (ver sección VI.5.c.).

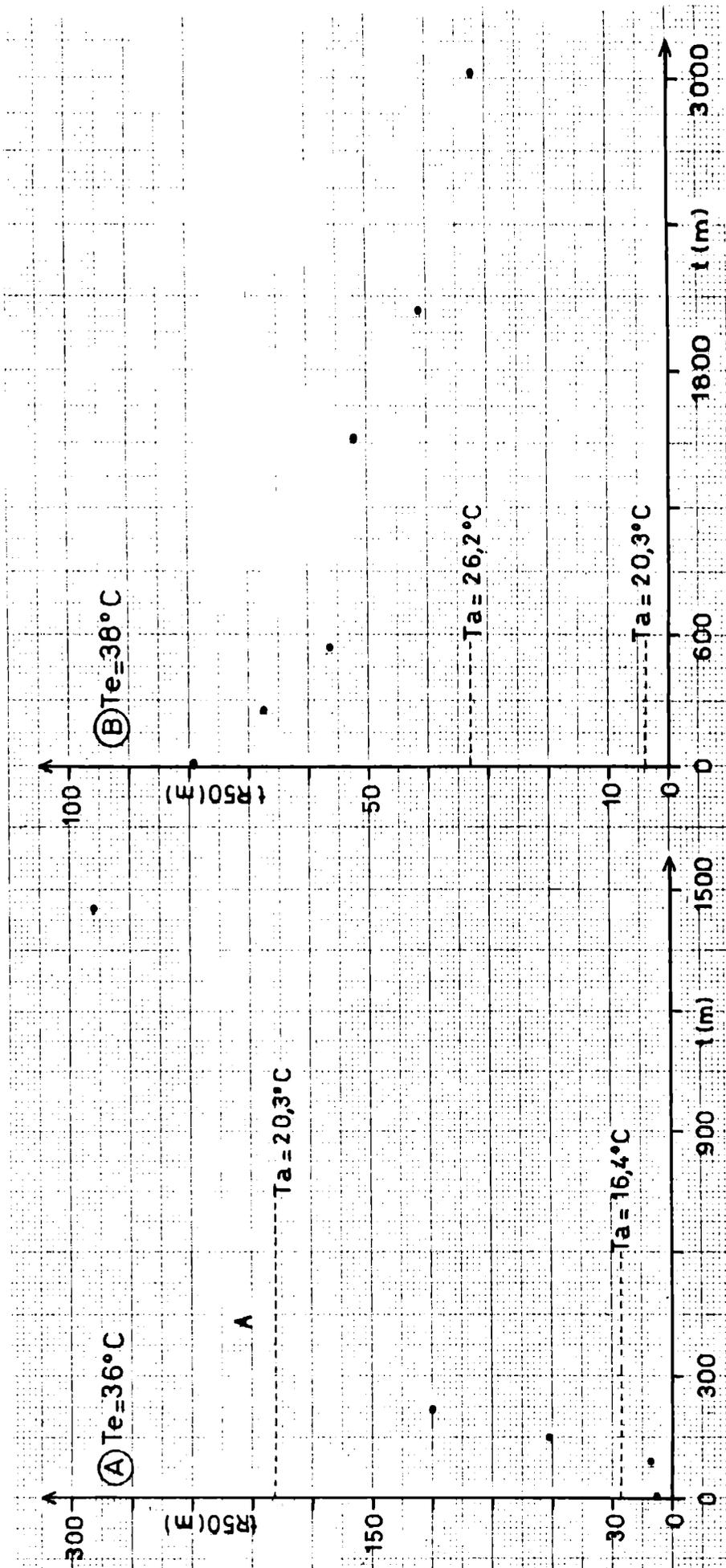


Figura VI.13. Velocidad de aclimatación en Cnesterodon decemmaculatus. Variación del tiempo de resistencia del 50% ( $t_{R50}$ ), a la  $T_e$  indicada, en función del tiempo transcurrido ( $t$ : minutos) cuando se los traslada de A: 14,07 a 24,0 y B: 30,12 a 17,54  $^\circ\text{C}$ ; según datos de Tabla VI.11. Ver sección VI.

5.b.

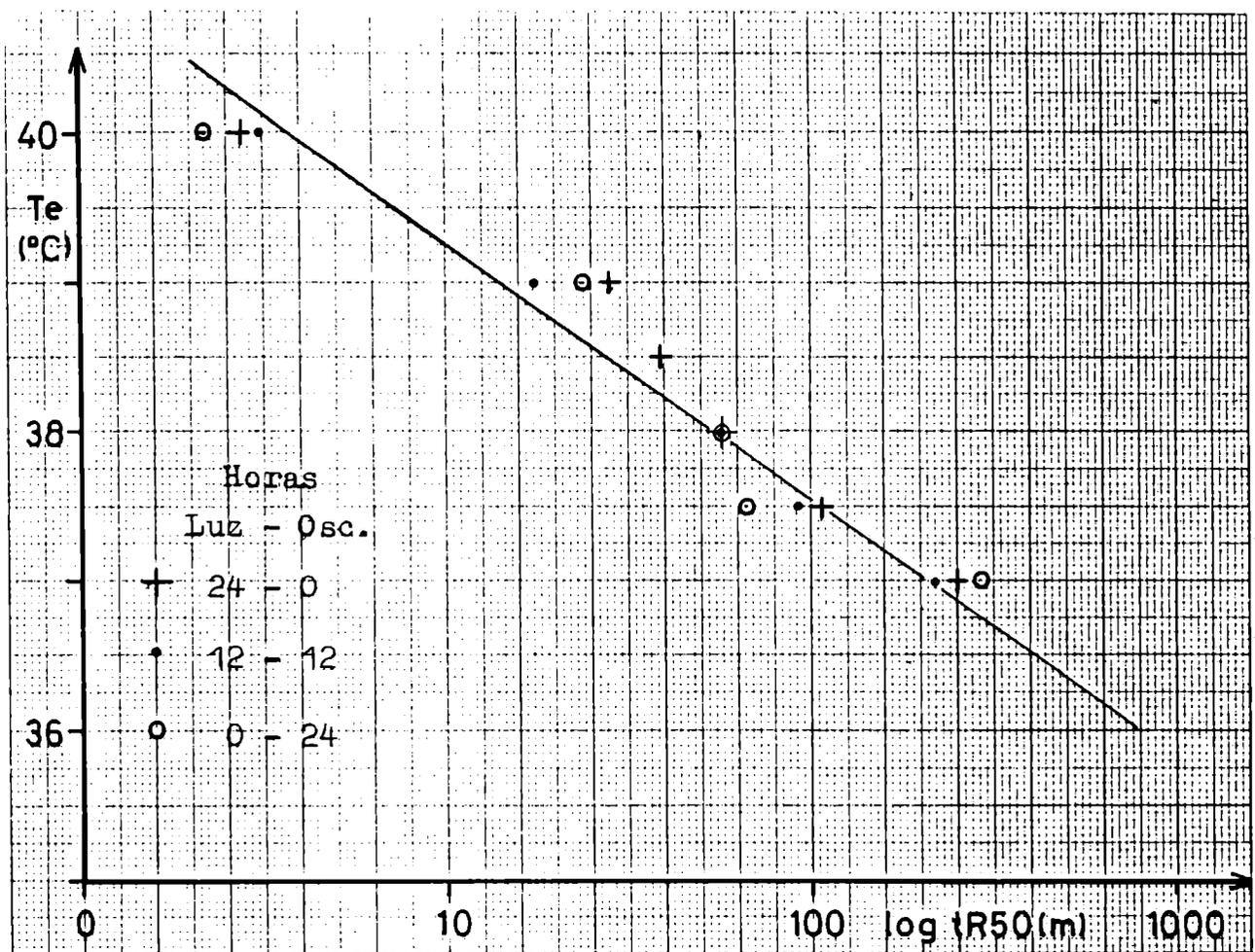


Figura VI.14. *Cnesterodon decemmaculatus*, logaritmo del tiempo de resistencia ( $\log tR50$ ) para distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ). Los símbolos representan tres fotoperíodos distintos, la recta trazada corresponde a 12 horas luz-12 horas oscuridad. ( $T_a = 28,04^\circ\text{C}$ , ver texto).

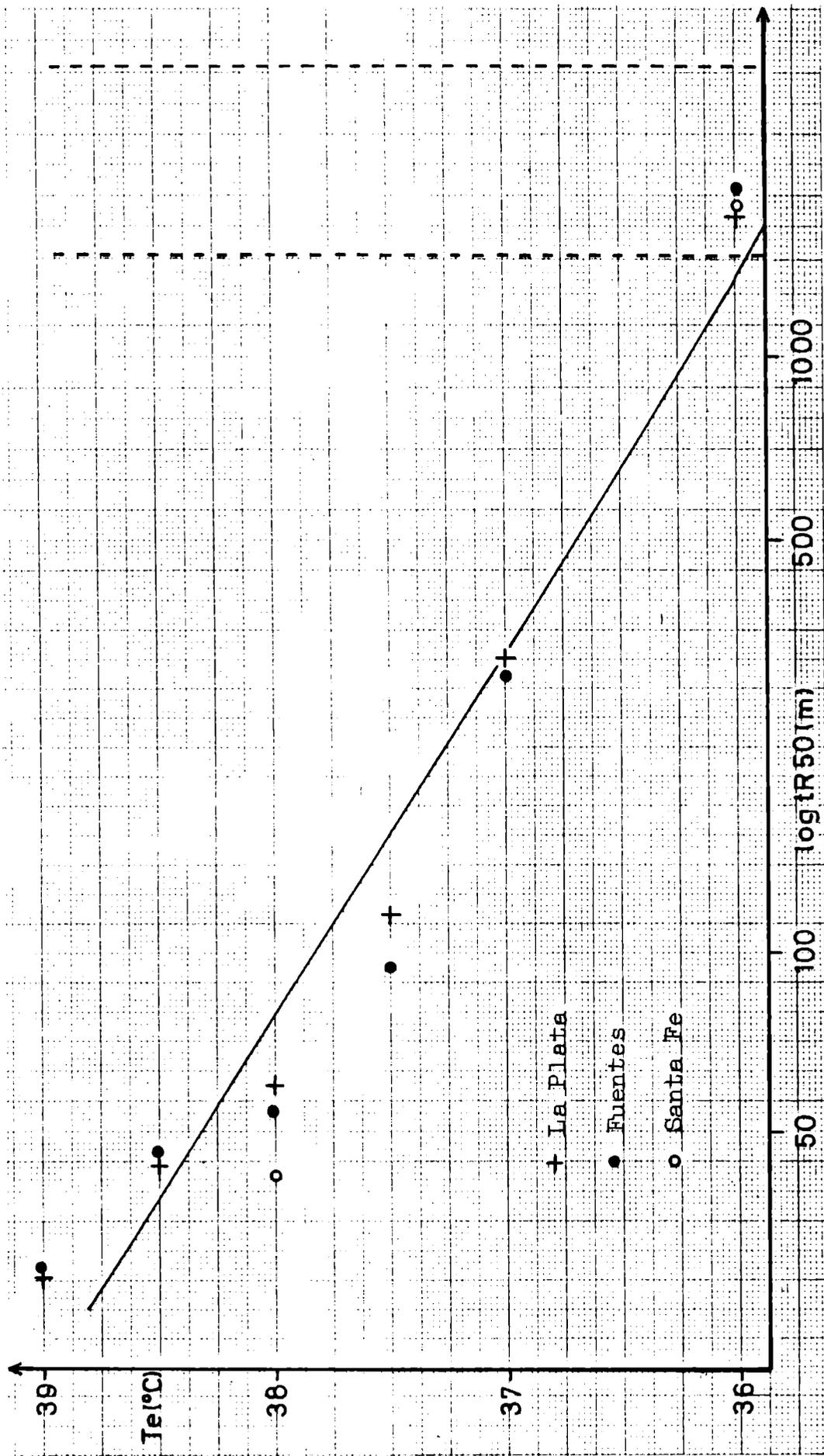


Figura VI.15. Cnesterodon decemmaculatus, logaritmo del tiempo de resistencia ( $\log tR_{50}$ ) en función de la temperatura de exposición ( $T_e$ ). Los símbolos representan tres localidades diferentes. La recta trazada ha sido calculada en base a todos los puntos ( $T_a = 25,93$ ). Las líneas punteadas verticales indican 24 y 48 horas respectivamente. Ver texto.

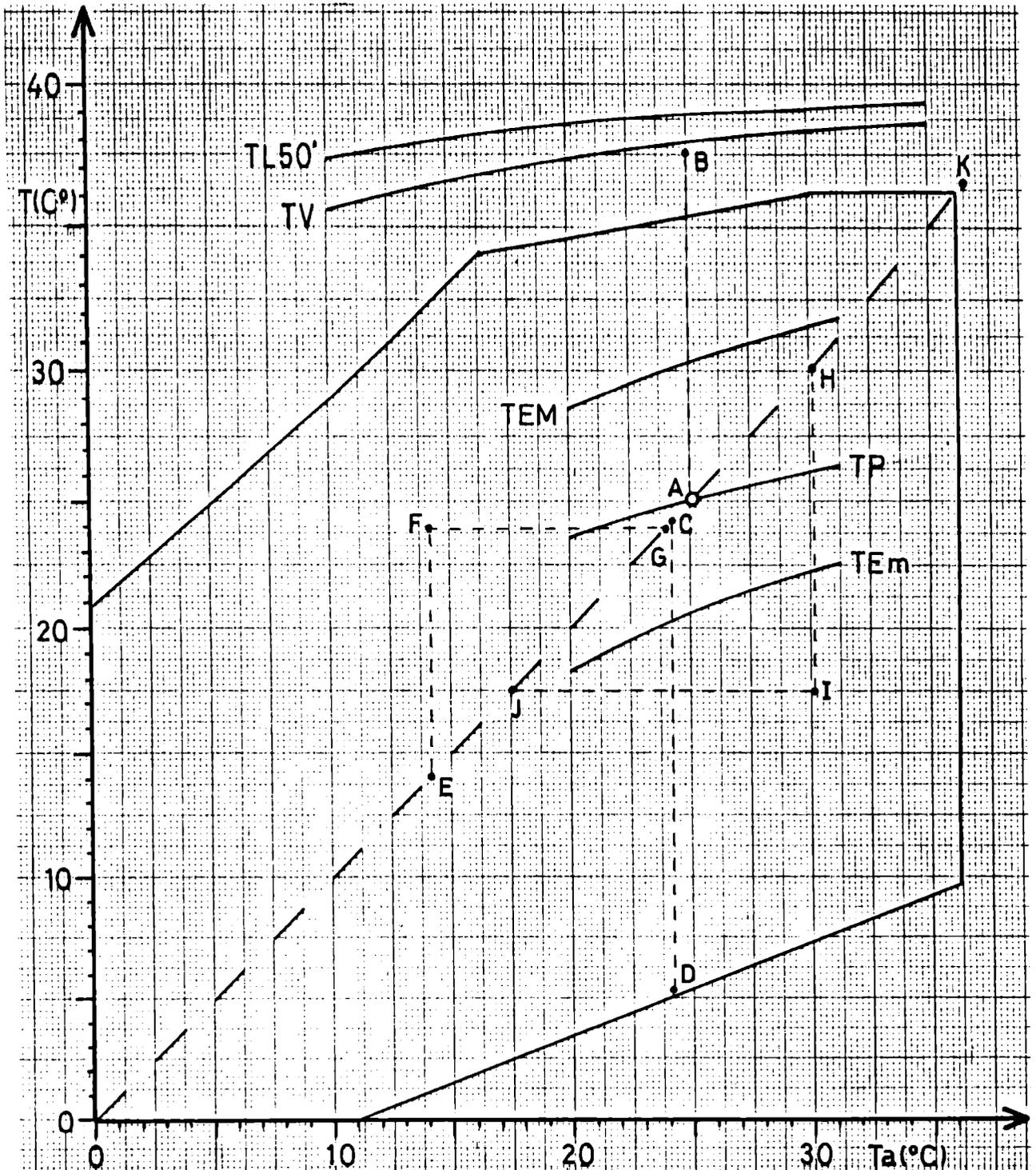


Figura VI.16. *Cnesterodon decemmaculatus*, diferentes "respuestas térmicas" ( $T$ ) en función de la temperatura de aclimatación ( $T_a$ ), la línea llena indica la zona de tolerancia térmica para ejemplares de Laguna Chascomús. Se indica la temperatura letal 50% en gradiente ( $TL50'$ ), la temperatura de volteo del primer ejemplar ( $TV$ ), las temperaturas evitadas máxima ( $TEM$ ) y mínima ( $TEm$ ), y las temperaturas preferidas ( $TP$ ); el círculo señala la TPU, los puntos indicados con letras corresponden a distintas experiencias y se mencionan en texto (sección VI.6.c.).

## VII. DISTRIBUCION, FACTORES ECOLOGICOS Y CONCLUSIONES GENERALES.

### VII.1. Introducción.

La información disponible en cuanto a la distribución de peces dulceacuícolas de la Argentina y las características físico-químicas de los ambientes que habitan es muy abundante y dispersa. Dentro de este contexto la distribución de las especies Parano-platenses (sensu RINGUELET, 1975) en la Provincia de Buenos Aires es de particular interés porque, desde el Río de la Plata, hacia su región sudoccidental se verifica un notable empobrecimiento en el número de especies. MAC DONAGH (1934) estudió los límites de distribución de esta ictiofauna concluyendo que se extiende hasta las Sierras Meridionales y Bahía Blanca; numerosos datos posteriores (RINGUELET, 1961; RINGUELET et al, 1967a; RINGUELET, 1971, 1975) han reforzado y complementado estas observaciones.

Aunque ya se han comentado las causas atribuidas al empobrecimiento íctico de la Provincia de Buenos Aires (ver sección I), se transcribe la siguiente hipótesis tomada de RINGUELET (1975: 44): "gran parte de las aguas superficiales de la planicie bonaerense, tienen oscilaciones de su salinidad por lo cual unas pasan de oligohalinas a mesohalinas y viceversa, y otras tienen permanentemente un residuo sólido superior a los 3-5 gr/l. El nivel de mayor cantidad de solutos se registra en los meses más cálidos por acentuarse la evaporación y disminuir los aportes lo que a su vez motiva la disminución de volumen de estos cuerpos de agua. Este factor y la temperatura son los que afectan principalmente la distribución de muchos peces de tipo Parano-platense, para los cuales juegan el papel de barrera ecológica".

A favor de esta hipótesis se han registrado numerosos casos de mortandad de peces Parano-platenses por factores ambientales extremos, en particular bajas temperaturas, y tal como lo indican DIONI y REARTES (1975: 130) "solo podría aceptarse la mortalidad por stress inducido por la temperatura, en especies ubicadas en el margen de su área de distribución, o bajo condiciones excepcionales que excedan las variaciones habituales".

En esta sección se considera en detalle la distribución hacia el sur de algunas especies Parano-platenses; se compilan los rangos normales de concentración de oxígeno, salinidad y temperatura para distintos ambientes, y se presenta una revisión de los casos de mortandad por factores extremos. Finalmente se analiza en qué medida estos datos (en particular la distribución geográfica) son congruentes con algunos de los resultados fisiológicos presentados en capítulos anteriores, con el propósito de contrastar la hipótesis anteriormente enunciada.

#### VII.2. Distribución geográfica en la Provincia de Buenos Aires.

Según RINGUELET (1975) se han registrado 320 especies de peces para el Río Paraná Medio, de las cuales 138 se encuentran en el Río de la Plata y solo 32 llegan a la cuenca del Río Salado; en general se toma este último río como límite austral de la ictiofauna de aguas templadas y hacia el sudoeste de la Cuenca del Salado la disminución en el número de especies es notoria.

Si bien el esquema zoogeográfico de este autor no ha cambiado sustancialmente, algunos trabajos recientes aportan nuevas citas de peces para distintas localidades de la Provincia de Buenos Aires; entre otros registros pueden mencionarse los de

CAZZANIGA (1980) para el Río Colorado, LULING (1981 a y b) para Guaminí y Nueve de Julio, CAZZANIGA y STJAR (1986) para el Arroyo Napostá Grande, LOPEZ e IRIART (1987 y manuscrito) para la Cuenca del Río Salado y MENNI et al (en prensa) para Sierra de la Ventana y Chasicó.

En la Tabla VII.1. se han compilado las citas de los autores nombrados y la lista de la ictiofauna de la cuenca del Río Salado según RINGUELET (1975: 87-89). Un exámen de esa Tabla muestra que para dicha cuenca se han registrado hasta el presente un total de 41 especies, 27 de ellas son de presencia permanente y las 14 restantes son consideradas accidentales u ocasionales. Por otra parte la disminución hacia el sur en el número de especies es muy notoria, especialmente si se considera que del total presente en la Cuenca del Río Salado sólo 3 especies (Jenynsia lineata lineata, Cheirodon interruptus interruptus y Odontesthes bonariensis) llegan al valle inferior del Río Colorado (CAZZANIGA, 1980).

Además de las indicadas en la Tabla VII.1., otras tres especies han sido citadas por LULING (1981a) para la región de Guaminí: Galeocharax humeralis, Astyanax taeniatus y Cheirodon galusdae, estas tres hasta el presente no se han mencionado para la cuenca del Río Salado.

Todas las especies que se han indicado como "ocasionales" en la Tabla VII.1. se encuentran de manera permanente en el Río de la Plata, el que constituye su límite austral de distribución. Entre las de presencia ocasional en la cuenca del Río Salado las de aparición más frecuente probablemente son Prochilodus platensis y Pimelodus clarias, mientras que la menos frecuente parece ser Salminus maxillosus.

Por otra parte Parapimelodus valenciennesi y Ramnogaster melanostoma limnoica se encuentran de manera permanente en las lagunas de la cuenca del Río Salado (RINGUELET et al, 1967a) pero no ha sido comunicada su presencia en localidades más australes.

Entre los Cyprinodontiformes que se encuentran en la Provincia de Buenos Aires Jenynsia lineata lineata y Cnesterodon decemmaculatus están muy ampliamente distribuidos llegando a las provincias de Córdoba, La Pampa, Mendoza, San Luis, Río Negro y Chubut en uno u otro caso (PEÑAFORT, 1981; RINGUELET et al 1967a; RINGUELET, 1975 y MENNI et al, 1984). Debe señalarse que algunas de las presencias indicadas se deben a la introducción intencional o accidental por el hombre. La tercera especie considerada, Phalloceros caudimaculatus presenta una distribución mucho más restringida hacia el sur; RINGUELET et al (1967a) la mencionan para Maldonado (Uruguay) y La Plata, el autor ha colectado ejemplares para experimentación en Cañada El Cazador (Escobar), Punta Lara y Lago del Bosque de la Ciudad de La Plata. Por otra parte el exámen del mapa presentado por ROSEN y BAILEY (1963: 72) muestra que P. caudimaculatus no se distribuye más allá que la margen derecha del Río de la Plata y Paraná.

Entre las especies mencionadas en la Tabla VII.1. resulta de interés considerar en detalle la distribución de nueve de ellas, a saber:

<u>Hoplias m. malabaricus</u>	<u>Loricaria anus</u>
<u>Curimata gilberti</u>	<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>
<u>Pimelodella laticeps</u>	<u>Jenynsia l. lineata</u>
<u>Rhamdia sapo</u>	<u>Cichlasoma facetum</u>
<u>Corydoras paleatus</u>	

Estas especies han sido citadas reiteradamente para el Río Para-

ná, Río Uruguay y Río de la Plata. Siguiendo a RINGUELET (1975) todas ellas, salvo las Cyprinodontiformes, son "indicadores" de la Región Brasílica. Según este autor los Poeciliidae pertenecen a un Genocentro Centro-Americano, y su valor como indicadores de la Región Brasílica es nulo. Las especies nombradas son componentes normales de la ictiofauna de la cuenca del Salado, entre otras localidades se pueden mencionar: Laguna "El Carpincho" (RINGUELET, 1975), Laguna de Chascomús (FREYRE, 1967) y Laguna Vitel (OLIVIER, 1961).

En la Tabla VII.2. se han señalado para cada una de las nueve especies las localidades citadas dentro de la Pcia. de Buenos Aires obviando las referencias para el Río de la Plata y cuenca del R. Salado porque, como ya se indicó, todas ellas se encuentran en esas dos regiones.

A partir de los datos expuestos y de las localidades más extremas conocidas las especies consideradas pueden ordenarse en función de su límite austral de manera creciente; cuando un conjunto de especies se indica entre paréntesis es porque todas ellas tienen una distribución austral equivalente: 1- Phalloceros caudimaculatus, 2- (Callichthys callichthys, Prochilodus platensis, Serrasalmus sp.), 3- (Parapimelodus valenciennesi, Ramnogaster m. limnoica), 4- Hoplias m. malabaricus, 5- Loricaria anus, 6- (Curimata gilberti, Cichlasoma facetum), 7- Pimelodella laticeps, 8- (Rhamdia sapo, Corydoras paleatus, Cnesterodon decemmaculatus), 9- Jenynsia l. lineata.

En cada caso, las localidades más extremas conocidas se han representado en la Figura VII.1.; el trazado de las isotermas que se realizó en esa figura se explica en la sección siguiente.

### VII.3. Rangos de concentración de oxígeno, salinidad y temperatura.

#### -Concentración de oxígeno:

La distribución temporal y espacial de la concentración de oxígeno disuelto en el agua depende de innumerables factores: presión parcial en la atmósfera, acción del viento, actividad biológica, profundidad, temperatura, etc. Acorde con ésto, en los diferentes ambientes y situaciones la concentración de oxígeno no puede experimentar amplias variaciones.

Para los esteros del Chaco Paraguayo CARTER y BEADLE (1930: 227) señalan que "valores por encima de 2-3 cc por litro ( $2,9-4,3 \text{ mg.l}^{-1}$ ) en la capa superficial son raros y nunca ocurren, excepto inmediatamente después de la lluvia", y usualmente son menores a  $0,5 \text{ cc.l}^{-1}$  ( $0,72 \text{ mg.l}^{-1}$ ); sobre el fondo a 6 piés (183 cm) de profundidad se encuentran valores entre 0 y  $1 \text{ cc.l}^{-1}$  ( $0-1,43 \text{ mg.l}^{-1}$ ). Para el Sistema del Iberá (BONETTO et al, 1981: 82) se ha indicado que el oxígeno disuelto en aguas abiertas se encuentra próximo a la saturación mientras que en las formaciones de "esteros y cañadas" las situaciones varían mucho por la escasa circulación y acumulación de materia orgánica pudiendo llegar al total agotamiento. Para "esteros" del macrosistema Iberá (NEIFF, 1981: 140) comenta que "el oxígeno disuelto se mantiene en muy baja concentración durante todo el año, siempre por debajo del 15%, aunque generalmente próximo a cero". En el sector medio del Río Paraná (VASALLO y KIEFFER, 1984), en base a datos de los años 1977-1981, se tiene un valor promedio de 90,8% de saturación con un bajo coeficiente de variación (7,4%), por otra parte los valores de superficie y fondo (20 metros) no difieren en más de  $0,1 \text{ mg.l}^{-1}$ .

Para las lagunas pampásicas (RINGUELET, 1972: 59) señala que el oxígeno mantiene un tenor elevado salvo en situaciones de estancamiento transitorio, debajo de la carpeta de vegetación flotante de cierto tipo, o bien sobre el fondo donde hay materia orgánica abundante en proceso de putrefacción. En la Laguna de Vitel (OLIVIER, 1961: 34) los valores más bajos reportados se sitúan entre el 9 y 95% de saturación (promedio 55%) para los meses de verano y otoño, entre el juncal a 10 m de la costa y durante un período de intensa putrefacción de la vegetación segada. En Laguna Chascomús (BARLA, 1987) para aguas abiertas se han indicado valores mínimos comprendidos entre 4,0 y 6,4 mg.l<sup>-1</sup> (41 y 71% saturación).

En la ictiofauna argentina existe un cierto número de especies capaces de respirar en el aire, lo que les permite sobrevivir en ambientes con muy bajas concentraciones de oxígeno; la lista completa puede verse en RINGUELET (1975: 41) y a la que debe agregarse Gymnotus carapo (LIEM et al, 1984).

La cantidad de especies que presentan respiración aérea en una determinada cuenca podría ser un buen indicador de las condiciones ambientales, particularmente en cuanto a la posibilidad de agotamiento de oxígeno. Si se expresa el número de especies con respiración aérea como un porcentaje del total presente se obtienen los siguientes valores, para algunas cuencas o ambientes representativos:

-Esteros del Chaco Paraguayo	40% (CARTER y BEADLE, 1931)
-Sistema del Iberá (Corrientes)	13,9% (BONETTO et al, 1981)
-Ambientes temporarios del valle de inundación del Paraná Medio	9,8% (BONETTO et al, 1969)
-Areas Serranas de Córdoba y S. Luis	14,8% (MENNI et al, 1984)

- Cuenca del Río Salado (Bs.As.,  
especies permanentes) 11,1% (ver Tabla VII.1.)
- Lagunas Alsina y Cochicó  
(Guaminí, Bs.As.) 7,1% (LULING, 1981a)

Además de la respiración en el aire existen otras dos estrategias, utilizadas por peces de respiración branquial exclusiva, para sobrevivir en aguas con déficit de oxígeno. Peces de aguas vegetadas como Characidium sp. o formas bentónicas como Potamotrygon sp. realizan periódicos viajes para respirar en las capas de agua más superficiales y oxigenadas (véase JOHANSEN, 1968). La segunda estrategia es la respiración en la interfase agua-aire, este mecanismo fué observado originalmente por CARTER y BEADLE (1931: 330) en algunas especies de los esteros del Chaco Paraguayo: Tetragonopterus sp., Phyrrulina australis y Acará portalegrensis; posteriormente se realizaron detallados estudios en Gambusia affinis, Poecilia reticulata y otros Cyprinodontiformes (LEWIS, 1970; KRAMER y MEHEGAN, 1981) que también presentan esta adaptación.

Finalmente debe señalarse que los peces son capaces de orientarse frente a una variación espacial de concentración de oxígeno; ODUM y CALDWELL (1955) describen como en un gradiente natural horizontal las diferentes tolerancias determinan una importante segregación de especies a lo largo del mismo.

#### -Salinidad:

La composición química de las aguas es objeto de atención en la mayoría de los trabajos sobre ecología de peces; aunque, tal como lo señalan MENNI et al (1984: 8) los datos químicos son difícilmente evaluables como parámetros ecológicos, so-

bre todo para un grupo marcadamente euritópico como el de los peces de agua dulce. En esta sección sólo se tratará a la salinidad por ser el parámetro más fácilmente interpretable y porque es considerada un factor limitante para los peces parano-platenses en la Provincia de Buenos Aires.

En general la cantidad de solutos presentes se expresa como "residuo sólido" (gramos por litro); pero en algunos casos no se han tomado o publicado medidas directas y solo se dispone de la conductividad del cuerpo de agua; para la conversión de los valores de conductividad ( $\mu\text{mhos}$  o  $\mu\text{S}$  por centímetro) a salinidad (gramos por kilo: %) aquí se ha utilizado un factor de conversión promedio de 0,000725 (MARGALEF, 1983a: 43).

Es bien conocido el hecho que existe una tendencia a que la salinidad de los cuerpos de agua aumente hacia el Sur, particularmente en la Pcia. de Bs.As.; esta tendencia responde a innumerables factores y las variaciones temporales son lo suficientemente grandes como para no permitir el trazado de isolíneas a lo largo de cuerpos de agua de salinidad semejante. Los siguientes valores pueden ser considerados representativos:

-Sistema del Iberá (Corrientes)	0,012-0,036 %.	BONETTO et al, 1981: 80
-Río Paraná Medio (cauce principal)	0,04 -0,07 %.	VASALLO y KIEFFER, 1984
-Cuencas temporarias de Isla Los Sapos (Santa Fe)	1,12 -1,45 %.	BONETTO et al, 1969
-Río de la Plata Isla Santiago	0 -0,185 $\text{gr.l}^{-1}$	RINGUELET, 1962: 93
-A 5 millas de Punta Indio	3,56 - $\text{gr.l}^{-1}$	" "

-Río Salado (Pcia. de Bs.As.) 1 -9 gr.l<sup>-1</sup> RINGUELET, 1962: 113

En el caso de las lagunas pampásicas se han realizado considerables esfuerzos para obtener una caracterización en base a sus factores químicos más relevantes; las distintas clasificaciones y detalles de la composición química para muchas de ellas han sido tratados por RINGUELET (1962: 50-58) y RINGUELET et al (1967b).

La mayoría de las lagunas pampásicas estudiadas son oligohalinas con una salinidad media anual entre 0,5 y 5 gr.l<sup>-1</sup>; o mesohalinas con un valor medio anual en el intervalo de 5 a 16 gr.l<sup>-1</sup> como la Laguna Cochicó (Guaminí) con un valor de 5,4 a 6,2 gr.l<sup>-1</sup>. Por otra parte, tal como lo señala RINGUELET (1972: 59) "hay notables ejemplos de aguas hiperhalinas en diversas etapas de salinización exagerada", los casos más notorios son:

	gr.l <sup>-1</sup>	
Lago Epecuén (Guaminí)	251	LULING, 1981a
Lago Epecuén (Guaminí)	372	RINGUELET, 1962: 7
Lag. Guaminí o del Monte (Guaminí)	17,1	LULING, 1981a
Lag. Guaminí o del Monte (Guaminí)	40	RINGUELET et al, 1967b
Lag. Chasicó (Villarino)	100	RINGUELET, 1962: 6
Riacho del Jabalí (Patagones)	55	RINGUELET, 1962: 87

Estos ambientes no contienen peces, además de la elevada salinidad algunas de estas aguas pueden ser tóxicas. Bajo condiciones experimentales (THORMAHLEN DE GIL, 1949) Jenynsia l. lineata puede vivir normalmente en aguas provenientes de Laguna de Lobos,

Río Quequén Salado y Surgente de Barreto (Córdoba); en una solución preparada con un 10% de agua de Epecuén mueren en 2 horas y con una preparación del 3% mueren en 1 mes.

#### -Temperatura:

Esta variable es sin ninguna duda la que está sujeta a mayores fluctuaciones; dependiendo, (entre otros factores) básicamente del tipo de ambiente (léntico o lótico), volumen de agua, profundidad, velocidad de la corriente, época del año, ubicación geográfica y condiciones meteorológicas.

Debido al amplio desarrollo latitudinal de la Cuenca Parano-platense, en la misma se verifica un gradiente espacial muy conspicuo. No obstante, tal como lo señala CORDINI (1955: 50-51) "...aún cuando la temperatura baja de Norte a Sur desde 27° a 21° causas locales influyen para que este descenso no sea ni constante ni regular...". Los siguientes datos tomados de este autor ilustran el mencionado efecto (registros del 27/11/1951 a las 1000 hs).

Localidad	T agua (°C)	T aire (°C)	Km
Puerto Aguirre (Misiones) AP	27	24	1927
Posadas (Misiones) Alto Paraná	26	25	1583
Bella Vista (Corrientes) PM	20	22	1010
Paraná (E.Ríos) Paraná Medio	22	22,9	601
Tigre (Buenos Aires) PI	21	20,5	32

La variación estacional y espacial de la temperatura es una de las causas determinantes de las migraciones de peces en la Cuenca Parano-platense, este tema ha sido objeto de estudios detallados y básicamente puede verse en BONETTO (1963).

Respecto a los rangos de tolerancia, en base a observaciones e información de campo, RINGUELET (1975: 50) señala "El común de los peces paranenses de aguas templado-cálidas que viven en el Potamon y en ecosistemas leníticos, la temperatura máxima que toleran sin mengua es aproximadamente de 34-35°C. Probablemente la temperatura máxima letal es de 40°C. La mínima cerca a 0°C es soportada por una serie de peces lagunares hasta 1 o 2 días, como sucede con... Pero estos extremos afectan a muchos otros peces. Por lo común, la temperatura invernal de 12°C es la mínima de muchos ríos importantes, como el Paraná...". Indicando implícitamente que este valor (12°C) es el mínimo tolerado por el conjunto de la ictiofauna parano-platense. MAC DONAGH (1938) ha señalado que Corydoras paleatus, J. lineata y Cichlasoma facetum (entre otras) viven normalmente en aguas termales de 32°C (Surgentes de Barreto, Córdoba).

En base a un estudio realizado en el período 1976-1981 en el Río Paraná Medio, DRAGO (1984) señala como característica relevante la homeotermia vertical, con una diferencia máxima absoluta de 2,5°C entre superficie y fondo (a 24 metros). Para ese período de 5 años las temperaturas del agua máxima y mínima absolutas en superficie o fondo fueron de 30,0 y 12,9 ° C respectivamente, y en ninguno de estos casos se comunicó mortandad de peces. Por otra parte este autor proporciona una relación que permite calcular la temperatura media mensual del río ( $T_{ag}$ ) a partir de la temperatura media mensual del aire ( $T_{ai}$ ) del mismo mes:

$$T_{ag} = 4,68 + 0,95 \cdot T_{ai} \quad (\text{DRAGO, 1984: 90})$$

Nótese que según la ecuación la temperatura media del agua es aproximadamente 4°C más alta que la media del aire para cualquier momento del año; esta relación en principio es válida para el

sector del río próximo a la Ciudad de Paraná, y la diferencia en tre temperaturas del agua y aire se debe a que el agua proviene de regiones más cálidas.

Un exámen detallado de las isotermas proporcionadas por el SERVICIO METEOROLOGICO NACIONAL (1960) muestra que la cuenca Parano-platense se encuentra íntegramente al Este de la isoterma de temperatura media de Julio =  $10^{\circ}\text{C}$ ; este mes es el más frío del año para la región. Si se utiliza la relación entre temperatura de agua y aire ya comentada, se puede concluir que la tempe ratura mínima media mensual "normal" para cualquier punto de la cuenca es igual o mayor a  $14,2^{\circ}\text{C}$  y que este valor es tolerado por los peces sin que se produzca mortalidad.

Datos tomados de otros autores proporcionan valores mínimos tolerables, para el conjunto de la ictiofauna parano-platense, iguales o un poco menores a los de  $12^{\circ}\text{C}$  (RINGUELET, 1975) y  $14,2^{\circ}\text{C}$  (DRAGO, 1984) ya comentados. Por ejemplo, FUSTER DE PLAZA y BOSCHI (1961) señalan que la anchoa Lycengraulis olidus tanto en el ambiente marino como el dulceacuícola por lo general se encuentra en aguas con una temperatura no inferior a  $12-14^{\circ}\text{C}$ . LOPEZ (1970) presenta un estudio de la variación estacional de las capturas de cinco especies del género Loricaria en el Río de la Plata durante 1964 y 1965, en este estudio reporta una temperatu ra mínima del agua de  $10^{\circ}\text{C}$  sin que se produzca mortandad por frío.

En los ambientes lénticos se puede considerar aproximadamente que su temperatura media a lo largo de un período grande de tiempo coincide con la temperatura media del aire en el mismo período, pero para un momento cualquiera su temperatura será pró xima a la temperatura del aire y la diferencia dependerá funda-

mentalmente del volúmen de agua del ambiente en cuestión (véase DIONI y REARTES, 1975: 134; DRAGO, 1984: 88). Dado que las mínimas absolutas de la región están por debajo de 0°C, un cuerpo de agua lo suficientemente pequeño puede alcanzar temperaturas muy bajas.

Otro aspecto relacionado es la estratificación térmica (directa o inversa) que puede llegar a producir una diferencia mayor a 10°C en 110 cm, en cuerpos cubiertos por carpeta de vegetación (RINGUELET, 1975).

En los esteros del Chaco Paraguayo CARTER y BEADLE (1930: 245) indican para los meses de verano una temperatura media de 33°C en el agua de superficie; con valores máximos de hasta 42°C en horas del mediodía, señalando además que en aguas profundas la temperatura está muy por debajo de 40°C.

En el caso de la cuenca del Río Salado el exámen de la Figura VII.1. muestra que se encuentra íntegramente al Este de la isoterma de temperatura media de Julio = 8°C. En base a ésto se puede plantear que para las especies de presencia permanente en la cuenca del Río Salado una temperatura de 8,0°C no es letal. Algunas observaciones de campo parecen corroborar esta hipótesis, OLIVIER (1961) ha señalado una temperatura mínima absoluta de 7,4°C en la Laguna Vitel (el 28/6/56) sin que se haya producido mortandad por frío, en este ambiente la máxima diferencia registrada entre superficie y fondo fué de 3,9°C.

En la Provincia de Buenos Aires las temperaturas mínimas absolutas son del orden de -10 C. Debido a ésto algunos ambientes acuáticos, en ciertas condiciones, pueden llegar a formar hielo en superficie y alcanzar el agua valores próximos a

0°C, tal como ha sido comunicado por FREYRE (1967) y GALLARDO (1970). Los datos presentados por FREYRE (1967) muestran claramente que ese valor de temperatura es letal para algunas de las especies de peces de Laguna Chascomús.

Durante los viajes de campaña (Tabla II.2.) el autor registró la temperatura del agua en las localidades donde colectó material, estos datos se han resumido en la Tabla VII.3. el exámen de la misma, muestra que no se registró mortandad de peces con temperaturas de 8,0°C o mayores; los casos donde se encontró mortandad atribuible al frío se tratarán en la siguiente sección.

#### VII.4.Mortandad por factores ambientales extremos.

Para la Argentina y el sur de Brasil se han registrado en la bibliografía al menos 25 casos de mortandad de peces dulce acuícolas que se han atribuído a factores ambientales extremos. La referencia más antigua data de 1912 y la más reciente de 1986 de manera que se han cubierto 74 años de observaciones. Algunas de éstas han sido calificadas de masivas en referencia a un gran número de individuos y/o especies afectadas, mientras que en el sentido opuesto (pocos individuos) pueden ser calificadas de puntuales. Los 25 casos mencionados se han compilado de manera cronológica en la Tabla VII.4. mencionando además las causas de muerte más probables según la interpretación del autor que analizó el caso. En general la cantidad de peces muertos parece depender de la extensión del ambiente donde se produjo el fenómeno, y de los 25 casos compilados 20 corresponden a mortandades masivas.

Además de éstos, hay dos casos más que no han sido tabulados: mortandad de Rhamdia sp. y Gymnotus carapo juveniles en ambientes lénticos del Parque Nacional Iguazú (SOMAY, com. pers.)

en el mes de marzo de 1984 con registros de temperatura del agua que superaron los 32°C. El segundo caso es una mortandad masiva de Raphiodon vulpinus en el Embalse Salto Grande ocurrida en el invierno de 1985, probablemente por frío (OTAEGUI M., com.pers.).

El exámen crítico de los 25 casos de mortandad compilados en la Tabla VII.4. permite distinguir algunas situaciones y características generales, a saber:

- 1) Se registraron 3 casos (12%) de mortandad por intoxicación debida a una floración de Cianoficeas, sin participación de ningún otro factor o con la disminución de la concentración de oxígeno; en general las especies principalmente afectadas son planctófagas, Odontesthes bonariensis y Ramnogaster m. limnoica.
- 2) En los 22 casos restantes (88%) la mortandad se produjo con el río en bajante, o en aguas someras o con viento fuerte en combinación con algún factor letal; estas condiciones hidrológicas homogeinizan el medio impidiendo escapar a los peces u orientarse hacia condiciones más favorables.
- 3) Si la mortandad se observa en el cauce principal de un río, ésta muy probablemente se produjo en aguas someras (madrejones, canales, etc.) y una creciente posterior arrastró los cadáveres aguas abajo hacia el cauce principal.
- 4) En 4 casos (16%) se observó predación de diversas aves ictiófagas sobre los peces moribundos o cadáveres.
- 5) Sobre 18 casos (72%) de mortandad producida básicamente por frío (y el factor indicado en 2), 7 se debieron además a la acción conjunta con micosis desencadenadas por las bajas temperaturas.
- 6) En 4 casos (16%) del total, la mortandad se debió a la acción combinada del bajo nivel del agua con disminución de la concentración de oxígeno y asfixia. Entre ellos, 2 casos son atribu

idos además a la salinización excesiva por evaporación y 1 caso a la acción letal de altas temperaturas.

7) En las mortandades ocurridas por frío en el valle de inundación del R. Paraná, la compilación de datos de diversos autores indica que las especies o géneros más abundantes en las tanatocenosis son: Prochilodus platensis, Serrasalmus sp., Hoplias m. malabaricus, distintos géneros de Loricariidae y Pimelodus sp. . En el caso de la mortandad ocurrida en Laguna Chascomús las cuatro especies más abundantes fueron: Parapimelodus valenciennesi, Ramnogaster m. limnoica, Curimata gilberti y Loricaria anus (FREYRE, 1967).

8) En las mortandades ocurridas por acción del frío el pejerrey (Odontesthes bonariensis) no aparece, o lo hace en muy baja frecuencia como integrante de las tanatocenosis.

Las temperaturas del agua leídas por un observador en el campo, en presencia de mortandad, no brindan una información precisa: la muerte pudo haberse producido a una temperatura distinta (mayor o menor) que la observada. La composición de una tanatocenosis (número de especies y abundancias) depende básicamente de la composición íctica del ambiente en cuestión, y de una serie de factores adicionales como la predación por aves y la distinta capacidad de flotación de los cadáveres (DIONI y REARTES, 1975); por lo que las distintas abundancias observadas en esa situación no pueden tomarse como un indicador de las distintas susceptibilidades.

Mejores conclusiones pueden obtenerse si se considera que las especies halladas muertas son menos resistentes al frío que las halladas vivas. Con esta salvedad los datos presentados en la Tabla VII.5. que corresponden a 4 mortandades observadas por el autor con temperaturas comprendidas entre 2,5° y 9,0 ° C in

dican que Hypostomus sp. y Callichthys callichthys son dos especies menos resistentes al frío que Cnesterodon decemmaculatus, Cichlasoma facetum, Pimelodella sp. y Corydoras paleatus.

En la cuenca del Paraná las mortandades por efecto del frío son frecuentes y están relacionadas con el descenso del nivel de las aguas que alcanza su máximo a fines del invierno y primavera (BONETTO et al, 1967 y 1969; DIONI y REARTES, 1975). Peces que sobreviven al período frío pueden posteriormente morir durante el desecamiento de las cuencas. En esas condiciones el efecto letal es una combinación del bajo nivel de agua, aumento de temperatura, disminución de la concentración de oxígeno y salinización, RINGUELET (1962: 113) indica que: en el verano de 1954 el Río Salado (Chivilcoy) quedó cortado formando varios ambientes lénticos de escasa profundidad alcanzando una salinidad de 27 gr por litro, cuando el valor normal es de 1 a 9 gr.l<sup>-1</sup>, y que el "último pez en desaparecer es *Jenynsia lineata lineata* gracias a su reconocida eurihalinidad".

Tal como lo señala LULING (1980: 140) al descender las aguas en las charcas temporarias de la cuenca del Paraná, éstas se recalientan y salinizan comentando "todos los peces con pura respiración branquial se mueren ya antes de que se sequen por completo, primero los peces de agua libre y al final los bagres armados que son más robustos y viven en el fondo (Loricariichthys platymetopon)" sólo Synbranchus marmoratus sobrevive. Frente a condiciones de intenso desecamiento, en ambientes lénticos se concentran los cardúmenes y los peces con respiración aérea son los únicos capaces de sobrevivir; NEIFF (1981: 141) señala que se capturaron 2600 individuos de Hoplosternum littorale en un charco de 4 metros de diámetro cuya agua tenía un contenido de oxígeno disuelto equivalente al 2% de saturación.

### VII.5. Conclusiones generales.

A partir de la compilación realizada los siguientes valores máximos (salinidad y temperatura) o mínimos (concentración de oxígeno disuelto y temperatura) pueden ser estimados; y considerarse normales en la medida que no producen efectos letales a corto plazo en el conjunto de especies que normalmente habitan en los ambientes indicados:

	O <sub>2</sub> (%sat)	S (‰)	T ( ° C )	
	mínimo	máxima	mínima	máxima
-Sistemas lénticos del Iberá y/o Chaco Paraguayo	0 - 15	1,45	-	42 (sup.)
-R. Paraná Medio (cauce principal)	80	0,07	12,9	30,0
-Río de la Plata	-	3,50	10,0	-
-Cuenca del Río Salado (río o lagunas)	9 (Juncal) 40 (agua libre)	9	7,4	-

Las mortandades de peces registradas, tal como lo señalan BONETTO y CASTELLO (1985) se deben a factores naturales y son relativamente frecuentes. Dentro de éstas el caso más común es la mortandad masiva por frío en ambientes lénticos del valle de inundación del Paraná Medio; la magnitud del fenómeno depende, entre otras variables, de la extensión del ambiente y de la intensidad y persistencia de las bajas temperaturas.

La comparación entre las especies que mueren por frío y sus respectivas distribuciones geográficas indica que:

1) cinco especies o géneros (P. platensis, H. malabaricus, Serrasalmus sp., Pimelodus sp. y gros. de Loricariidae) que son componentes normales de las tanatocenosis en el Paraná Medio tie

nen su límite austral de distribución en la cuenca del Río Salado, con la excepción de H. malabaricus.

2) de las cuatro especies que murieron por frío en la Laguna Chascomús (C. gilberti, P. valenciennesi, L. anus y R. m. limnoica) dos de ellas tienen su límite de distribución en la cuenca del R. Salado y las dos restantes no llegan a localidades extremas como Sierra de la Ventana.

3) las mortandades observadas por el autor (Tabla VII.5.) indican que dos especies (C. callichthys e Hypostomus sp.) cuyo límite austral de distribución está en la Cuenca del Río Salado, son menos resistentes al frío que otras cuatro especies ampliamente distribuídas en el sudoeste de la provincia.

4) Odontesthes bonariensis, una especie de muy amplia distribución en el Sur de la Pcia., no aparece como integrante conspicuo de las tanatocenosis.

En base a los argumentos anteriormente expuestos, se puede concluir que "el orden de susceptibilidad al frío que se puede inferir a partir de las mortandades observadas en el campo es congruente con el límite austral de la distribución geográfica de las distintas especies".

En general la evidencia de campo es suficiente como para sostener que la ictiofauna permanente de la Cuenca del Río Salado soporta condiciones de temperatura y salinidad muy distintas que el resto de la ictiofauna parano-platense.

La comparación de los resultados obtenidos en laboratorio presentados en capítulos anteriores con los datos de campo disponibles permite las siguientes consideraciones.

En la sección III.4.b. se ha indicado que las concentrara

ciones máximas de oxígeno disuelto que producen alteraciones respiratorias y "volteo" en 6 especies (se exceptúa a Plagioscion squamosissimus, véase Tabla III.6.) es del 18% de saturación ( $1,6 \text{ mg.l}^{-1}$  a 20 C). Por otra parte en esta sección se ha indicado que distintos ambientes lénticos pueden tener normalmente valores inferiores al 15% de saturación. Es claro que para sobrevivir en esas condiciones los peces que no sean capaces de respirar aire deben recurrir a la respiración en la interfase agua-aire. Por otra parte las especies estudiadas en laboratorio no son típicas de ambientes con déficit permanente de oxígeno.

El porcentaje de especies capaces de respirar aire en las distintas cuencas no parece guardar relación con las posibilidades de agotamiento de oxígeno en las mismas; salvo en casos muy extremos como los esteros del Chaco-Paraguayo (40%) y Lagunas Alsina y Cochicó (7,1%). Esto probablemente se debe a la muy amplia distribución de dos especies eurioicas que son capaces de respirar aire: Synbranchus marmoratus y Corydoras paleatus.

En cuanto a la salinidad, en la sección V.4. se estimó que la presión osmótica máxima tolerable para distintas especies bonaerenses (excluida J. l. lineata) corresponde a salinidades de 6,8 a 18,4‰; estos valores están por encima de los comunicados para la mayoría de las lagunas pampásicas, y en particular la estimación de 18,4‰ como límite para Cichlasoma facetum es muy próximo a la salinidad de 17,1‰ registrada en Laguna Guamiñí en ausencia de peces (véase sección VII.2.).

No se dispone de los límites precisos hacia el Norte de la distribución geográfica de las especies estudiadas como para correlacionarlos con sus resistencias a las altas temperaturas

establecidas en laboratorio. No obstante una serie de regularidades pueden observarse en el orden de resistencia al calor establecido en la sección VI.6.b. (pág.181):

1) Los peces pequeños típicos de ambientes lénticos, de aguas superficiales o someras y/o vegetadas (Cyprinodontiformes y Cichlidae) que son propensas a calentarse en exceso, o los respiradores aéreos (Hypostomus sp.) que deben atravesar las capas más calientes de la superficie en su ascenso para captar aire, resisten mejor las altas temperaturas; obsérvese que estas especies ocupan los 8 primeros lugares de la lista.

2) Los peces de mayor tamaño, frecuentadores de fondo que es un ambiente térmicamente más estable, o de aguas abiertas, son menos tolerantes a las altas temperaturas ocupando los puestos restantes en la lista.

Dos especies escapan a esta generalización: Corydoras paleatus y Cheirodon i. interruptus que presentan poca tolerancia a las altas temperaturas, posiblemente por estar óptimamente adaptadas a un clima templado-frío tal cual lo demuestra la amplitud meridional de su distribución geográfica.

Las temperaturas letales, calculadas con distintos procedimientos en secciones anteriores, en general son mayores (o menores) que las temperaturas del agua medias máximas (o mínimas) estimadas para distintos ambientes, y que no producen efectos letales en la ictiofauna parano-platense (7,4 a 32 ° C, aprox.).

La hipótesis de RINGUELET (1975: 44) respecto a las causas de la pauperización íctica en la Pampasia Bonaerense (ver sección VII.1.) puede formularse más brevemente de la siguiente manera: "los peces más resistentes al frío y/o a la salinidad tienen una distribución meridional más amplia".

Los datos experimentales que aquí se han presentado permitieron establecer un orden relativo de resistencia a la salinidad (sección V.4.) y un orden relativo de resistencia al frío (sección VI.6.b.). Además para las mismas especies se posee información detallada sobre su límite austral de distribución (sección VII.2.). De esta manera se tienen tres ordenamientos distintos que se pueden comparar mediante un test de correlación ordenada de Kendall, a los efectos de contrastar la hipótesis anteriormente enunciada.

Prescindiendo de los valores absolutos que pueden verse en las secciones correspondientes, se han colocado en la Figura VII.2. los tres ordenamientos mencionados y se ha unido con líneas el par de niveles correspondientes a una misma especie. Cuando dos o más especies tienen una distribución o resistencia equivalente se las ha colocado de manera conjunta en un recuadro. Es claro que si los tres ordenamientos fuesen totalmente coincidentes las líneas trazadas (que unen los niveles correspondientes a una misma especie) no se intersectarían. Del examen de la Figura VII.2. surge que, ni el orden de resistencia a la salinidad ni el orden de resistencia al frío concuerdan de manera exacta con el orden de límites australes de distribución (en ambos casos se observan intersecciones).

Para analizar en qué medida el "orden de límites australes de distribución geográfica" (Variable X) coincide con el "orden de resistencia al frío" (Variable Y) y con el "orden de resistencia a la salinidad" (Variable Y') se realizaron los dos test mencionados con los siguientes resultados:

a)  $H_0: T_s = 0$ , (X e Y son independientes)

$H_1: T_s > 0$ , (X e Y están asociados directamente)

como  $T(9; 0,05) = 0,50 < T_s = 0,646$  se rechaza  $H_0$  con un nivel

de significación de 0,05, por lo que "el límite austral de distribución (Variable X) está en asociación directa con la resistencia al frío establecida en laboratorio (Variable Y)".

b)  $H_0: T_s = 0$ , (X e Y' son independientes)

$H_1: T_s > 0$ , (X e Y' están asociadas directamente)

como  $T_s = 0,149 < T(9; 0,05) = 0,50$ , se acepta  $H_0$  con un nivel de significación de 0,05, por lo que "el límite austral de distribución (Variable X) es independiente de la resistencia a la salinidad establecida en laboratorio (Variable Y')".

Estadísticamente el orden de resistencia al frío, establecido en laboratorio, explica de manera satisfactoria la distribución (respecto su límite austral) de las especies consideradas.

Por otra parte, el orden de resistencia a la salinidad, establecido en laboratorio, es independiente de la distribución geográfica. Hay que tener en cuenta que este orden de resistencia surge de considerar solamente el efecto del shock osmótico frente al agua de mar diluída. Un estudio del efecto tóxico de distintos iones puede brindar resultados más satisfactorios.

Con estos resultados no debe interpretarse que la temperatura es el único factor que limita a estos peces en su distribución, en particular mientras no se extienda el presente estudio a la totalidad de especies que se encuentran en la Cuenca del Río Salado. Por otra parte téngase presente que estas conclusiones se basan, en gran parte, en la distribución conocida de las especies tratadas que puede ser distinta a la distribución real de las mismas.

Además un test de hipótesis no brinda información sobre

la causalidad de un fenómeno, simplemente mide el grado de asociación entre dos variables. Aunque es innegable la importancia de la temperatura, un estudio detallado de otras variables permitirá cuantificar la importancia de las mismas.

FAMILIA	ESPECIE	A	B	C	D	E
CLUPEI DAE	1 <u>Brevoortia aurea</u>	0	-	-	-	-
	2 <u>Ramnogaster melanostoma limnoica</u>	X	-	-	-	-
CHARACI DAE	3 <u>Acestrorhynchus altus</u>	0	-	-	-	-
	4 <u>Oligosarcus jenynsi</u>	X	X	-	-	X
	5 <u>Salminus maxillosus</u>	0	-	-	-	-
	6 <u>Pseudocorynopoma doriai</u>	X	-	-	-	-
	7 <u>Astyanax eigenmanniorum</u>	X	X	-	-	-
	8 <u>Bryconamericus iheringi</u>	X	X	X	-	-
	9 <u>Hyphessobrycon anisitsi</u>	X	-	-	-	-
	10 <u>H. meridionalis</u>	(?)	X	-	-	-
	11 <u>Cheirodon interruptus interruptus</u>	X	X	X	-	-
	12 <u>Ch. leuciscus</u>	X	-	-	-	-
SERRASALMI DAE	13 <u>Serrasalmus spilopleura</u>	0	-	-	-	-
	14 <u>S. nattereri</u>	0	-	-	-	-
ERYTHRINI DAE	15 <u>Hoplias malabaricus malabaricus</u>	X	-	-	-	-
ANOSTOMI DAE	16 <u>Shizodon platae</u>	0	-	-	-	-
CURIMATI DAE	17 <u>Prochilodus platensis</u>	0	-	-	-	-
	18 <u>Curimata gilberti</u>	X	X	-	-	-

(continúa)

Tabla VII.1. Ictiofauna de algunas regiones o cuencas de la Provincia de Buenos Aires. A: Cuenca del Río Salado, especies de presencia permanente (X) u ocasional (0) (RINGUELET, 1975; LOPEZ e IRIART, 1987 y manuscrito) y especies en común con B: Lags. Alsina y Cochicó (LULING, 1981a), C: Sierra de la Ventana, D: alrededores de Chasicó (MENNI et al, en prensa), E: Ayo. Napostá Grande (CAZZANIGA y STJAR, 1986).

GYMNOTI DAE	19 <u>Gymnotus carapo</u>	0 - - - -
CYPRINI DAE	20 <u>Cyprinus carpio</u>	X - - - -
AUCHENIPTERI DAE	21 <u>Parauchenipterus striatulus</u>	0 - - - -
PIMELODI DAE	22 <u>Parapimelodus valenciennesi</u>	X - - - -
	23 <u>Pimelodella laticeps</u>	X - X X -
	24 <u>Pimelodus clarias maculatus</u>	0 - - - -
	25 <u>Rhamdia sapo</u>	X X X X X
	26 <u>Luciopimelodus pati</u>	0 - - - -
AGENEIOSI DAE	27 <u>Ageneiosus valenciennesi</u>	0 - - - -
CALLICHTHYI DAE	28 <u>Callichthys callichthys</u>	0 - - - -
	29 <u>Corydoras paleatus</u>	X X X X X
LORICARII DAE	30 <u>Otocinclus arnoldi</u>	0 - - - -
	31 <u>Loricariichthys anus</u>	X - - - -
	32 <u>Hypostomus commersoni</u>	X - - - -
CYPRINODONTI DAE	33 <u>Cynolebias bellottii</u>	X - - - -
	34 <u>C. holmbergi</u>	X - - - -
JENYNSII DAE	35 <u>Jenynsia lineata lineata</u>	X X X X X
POECILII DAE	36 <u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	X X X X X
ATHERINI DAE	37 <u>Odontesthes bonariensis</u>	X X - - -
SYNBRANCHI DAE	38 <u>Synbranchus marmoratus</u>	X - - - -
CICHLI DAE	39 <u>Cichlasoma facetum</u>	X X - - -
	40 <u>Gymnogeophagus australis</u>	X - - - -
MUGILI DAE	41 <u>Mugil platanus</u>	X - - - -

Tabla VII.1. (continuación).

1- <u>Hoplías m. malabaricus</u>	
-Lag. Salada Grande (Gral. Madariaga)	RINGUELET et al, 1967a
2- <u>Curimata gilberti</u>	
-Lag. Los Talitas (Mar Chiquita)	MAC DONAGH, 1934
-Lag. Alsina (Guaminí)	RINGUELET, 1975
-Lags. Alsina y Cochicó (Guaminí)	LULING, 1981a
3- <u>Pimelodella laticeps</u>	
-Lag. Los Talitas	MAC DONAGH, 1934
-Ayo. Las Tunas	GALLARDO, 1970
-Ayo. El Catriel	" "
-Ayo. Quiñihual	" "
-Ayo. Pigüé	RINGUELET, 1975
-Ayo. Quiñihual (cruce R-76)	" "
-Ayo. Ensenada Norte	" "
-Ayo. Las Tunas (cruce R-76)	MENNI et al, en prensa
-Ayo. Chasicó (puente)	" "
4- <u>Rhamdia sapo</u>	
-Lag. La Brava (serrana)	MAC DONAGH, 1934
-Lag. El Carrizo (Necochea)	" "
-Lag. Los Talitas	" "
-Lag. Alsina	" "
-Ayo. Curamalal Chico (Ventania)	" "
-R. Quequén Grande (entre Lobería y Necochea)	" "
-Lag. Cochicó	" "
-Lag. Mar Chiquita (?)	" "
-Ayo. Sauce Grande	RINGUELET et al, 1967a
-Lag. entre Cnel. Pringles y Lamadrid	GALLARDO, 1970
-Ayo. Las Tunas	" "
-Ayo. El Catriel	" "
-Ayo. Quiñihual	" "

(continúa)

Tabla VII.2. Localidades citadas en la Provincia de Buenos Aires para las nueve especies indicadas. Se han obviado las referencias para la Cuenca del Río Salado y Río de la Plata.

-Ayo. Pigüé en Curamalal Chico	RINGUELET, 1975
-Ayo. Ensenada Norte	" "
-Ayo. Chapaleofú (Tandil)	" "
-Lag. Sauce Grande	" "
-Lags. Alsina y Cochicó	LULING, 1981a
-Ayo. Napostá Grande (B. Blanca)	CAZZANIGA y STJAR, 1986
-Ayo. Pelicura (cruce L. Lecube)	MENNI et al, en prensa
-Ayo. del Loro (R-76 entre Sierra de la Ventana y Tornquist)	" "
-Ayo. Chasicó (puente y vivero)	" "
5- <u>Corydoras paleatus</u>	
-R. Quequén Grande	MAC DONAGH, 1934
-Lag. Cochicó (Guaminí)	" "
-Mar del Plata	RINGUELET et al, 1967a
-Lags. entre Cnel. Pringles y Lamadrid	GALLARDO, 1970
-Ayo. Las Tunas	" "
-Ayo. El Catriel	" "
-Ayo. Quiñihual	" "
-Lag. Alsina (Guaminí)	RINGUELET, 1975
-Lag. Salada Grande	" "
-Ayo. Pigüé (Pigüé)	" "
-Tres Arroyos	" "
-Ayo. Seco (afluente del Quequén Gde.)	" "
-Sauce Grande (Cnel. Dorrego)	" "
-Ayo. Ensenada Norte	" "
-Lags. Alsina y Cochicó	LULING, 1981a
-Ayo. Napostá Grande	CAZZANIGA y STJAR, 1986
-Ayo. Las Tunas (cruce R-76)	MENNI et al, en prensa
-Villa Ventana	" "
-Ayo. del Loro (R-76 entre Sierra de la Ventana y Tornquist)	" "
-Ayo. Chasicó (puente y vivero)	" "
6- <u>Loricaria anus</u>	
-Ayo. Huanqueleufú (Gral. Lamadrid)	LOPEZ, 1970
7- <u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	
-Maipú	RINGUELET et al 1967a

(continúa)

Tabla VII.2. (continuación).

-Ayo. Las Tunas	GALLARDO, 1970
-Ayo. El Catriel	" "
-Ayo. Quiñihual	" "
-Lag. La Salada (Pehuajó)	RINGUELET, 1975
-Ayo. Pigüé (desembocadura)	" "
-Ayo. Pigüé (y R-33)	" "
-Ayo. Quiñihual (y R-76)	" "
-Ayo. Sauce Corto (y R-85)	" "
-Ayo. Chasicó (camino Chasicó-Pellicurá)	" "
-9 de Julio	LULING, 1981b
-Lags. Alsina y Cochicó	LULING, 1981a
-Ayo. Napostá Grande	CAZZANIGA y STJAR, 1986
-Ayo. en pinar R-76 entre Sierra de la Ventana y Tornquist	MENNI et al, en prensa
-Ayo. Napostá Grande (camino Tornquist- Estomba)	" "
-Ayo. Sombra del Toro (camino Tornquist-Estomba)	" "
-Ayo. Chasicó (puente y vivero)	" "
8- <u>Jenynsia lineata lineata</u>	
-R. Colorado	MAC DONAGH, 1934
-R. Napostá Grande	" "
-Riacho El Jabalí (San Blas)	" "
-Lag. Del Monte (Guaminí)	" "
-Lag. Salada (Pedro Luro)	THORMAHLEN DE GIL, 1949
-Ayo. Pigüé	" "
-Ayo. Sauce Chico	" "
-Ayo. Sauce Grande	" "
-Ayo. Malacara	" "
-Ayo. Seco	" "
-Ayo. Punta del Indio	" "
-R. Cristiano Muerto	" "
-R. Quequén Grande	" "
-R. Quequén Salado	" "
-Tres Arroyos, "Médano Seco"	" "
-Gral. Lavalle	" "

(continúa)

-Maipú	RINGUELET et al, 1967a
-Tandil	" "
-Lag. Guaminí	RINGUELET et al, 1967
-Ayo. Esmeralda (Sierra de la Ventana)	" "
-Mar de Ajó	" "
-9 de Julio	LULING, 1981b
-Lags. Alsina y Cochicó	LULING, 1981a
-Ayo. Napostá Grande	CAZZANIGA y STJAR, 1986
-Ayo. Las Tunas (cruce R-76)	MENNI et al, en prensa
-Villa Ventana	" "
-Ayo. Napostá Chico (cruce R-51, B. Blanca-Pringles)	" "
-Ayo. Sauce Chico (entre Tornquist y Chasicó)	" "
-Ayo. Chasicó a 8 Km de Chasicó	" "
-Ayo. Pelicurá (cruce L. Lecube)	" "
-Ayo. Napostá Grande (camino Tornquist- Estomba)	" "
-Ayo. Sombra del Toro (camino Tornquist-Estomba)	" "
-Ayo. San Teófilo (a 3 Km de Saldunga- ray)	" "
-Ayo. del Loro (R-76 entre Sierra de la Ventana y Tornquist)	" "
-Ayo. Chasicó (puente y vivero)	" "
9- <u>Cichlasoma facetum</u>	
-Alrededores de Mar del Plata	MAC DONAGH, 1934
-Ayo. de Tandil	RINGUELET et al, 1967a
-Alrededores de Tandil	RINGUELET, 1975
-Ayo. Chapaleofú	" "
-R. Quequén Grande	" "
-Lag. Salada Grande	" "
-Lags. Alsina y Cochicó	LULING, 1981a

Tabla VII.2. (continuación)

Localidad y Fecha	Hora	T aire (°C)	T agua (°C)	pH	O <sub>2</sub> mg.l <sup>-1</sup>	
( 3)	22/05/83	1630	16,0	17,5	-	-
( 7)	9/10/83	1000	-	24,5	-	-
( 8)	7/04/84	0915	15,4	16,9	6,5	-
		1235	18,1	17,5	6,5	-
( 9)	28/04/84	1030	13,5	14,1	7,6	-
		1200	14,9	14,9	7,6	-
		1500	17,4	16,0	7,6	-
(10)	27/05/84	1100	16,0	17,0	-	-
(12)	24/06/84	1030	10,0	11,5	6,4	-
		1500	10,3	12,3	-	-
		1600	10,0	13,0	-	-
(18)	26/04/85	1430	-	21,0	8,0	-
(19)	29/08/85	-	-	15,8-16,9	8,3-8,7	8,3-9,5
(20)	11/10/85	-	-	19,0	9,0	10,0-10,3
(21)	11/12/85	1100	-	24,5	-	-
(22)	12/12/85	1200	-	22,5	7,8-8,0	6,5-7,7
(23)	19/03/86	1330	-	19,9-20,4	8,2-8,4	8,7-9,3
(24)	11/04/86	1200	-	21,25	-	-
(25)	19/12/86	-	-	23,00	7,5	-
		1830	-	26,25	-	-
(26)	5/01/87	1700	25,3	28,50	8,0	-
(27)	21/01/87	-	-	25,90	8,5	-
(29)	1/03/87	1700	32,5	28,00	7,5	-
(30)	10/05/87	1700	18,2	9,5-11,8	8,0	-
		11/05/87	1400	-	14,0-15,7	8,0
(31)	5/06/87	1000	16,7	11,5	8,0	-
		12/06/87	0900	7,0	8,0	-
(32)	28/10/87	0930	22,0	19,5	7,5	-
(33)	19/11/87	1130	-	21,0	8,5	-
		1200	-	22,5	8,0	-

Tabla VII.3. Algunas características fisicoquímicas en localidades bonaerenses donde se colectó material (numerados según Tabla II.2.) y no se registró mortandad por factores extremos.

Ver además Tabla VII.5.

LOCALIDAD	FECHA	CAUSAS	REFERENCIA
1 Río de la Plata (Bs.As.)	Ago/1912	1 2 3	LAHILLE, 1912
2 Lag. Quillalauquen (Gral Laprida, Bs.As.)	Ene/1947	7	RINGUELET et al, 1955: 76
3 Varias localidades del Estado de San Pablo (Brasil)	Jul-Ago/1951	1 2 3	BERGAMIN, 1954
4 Río Salado (curso superior, Chivilcoy, Bs.As.)	Ene/1954	3 5 6	RINGUELET, 1962: 113
5 Lag. de Monte (San Miguel del Monte, Bs.As.)	Mar/1954	5 7	RINGUELET et al, 1955
6 Lago de Parque del Sud (Santa Fe)	15 Ago/1962	1 3	BONETTO et al, 1967
7 Madrejón Don Felipe (Santa Fe)	15 Ago/1962	1 3	BONETTO et al, 1967
8 Río Santa Fe (Santa Fe)	8 Sept/1962	1 3	BONETTO et al, 1967
9 Ayo. El Correntoso (Santa Fe)	8 Sept/1962	1 3	BONETTO et al, 1967
10 Río Paraná (e/Santa Fe y Ramallo) (Santa Fe)	Jul-Sept/1962	1 2 3	VIDAL, 1964

(continúa)

Tabla VII.4. Mortandades de peces atribuidas a condiciones ambientales extremas. En cada caso se indica la localidad, fecha, causa probable de muerte y factores asociados -1: bajas temperaturas; -2: micosis, hemorragias, etc.; -3: aguas someras, o en bajante, o con viento fuerte; -4: altas temperaturas; -5: baja concentración de oxígeno; -6: salinización; -7: intoxicación de bida a floración de Cianoficeas.

11	Lag. El Alemán (Santa Fe)	12 Ago/ 1966	1 3	BONETTO et al, 1967
12	Madrejón Don Felipe (Santa Fe)	11 Ago/ 1966	1 3	BONETTO et al, 1967
13	Lag. Guadalupe (Santa Fe)	28 y 30 Sept/1966	1 3	BONETTO et al, 1967
14	Bella Vista (Corrientes)	Ago/1966	1 2 3 5	ROSENZVAIG, 1968
15	Río Uruguay inferior (Gualeguaychú), Río Paraná y R. de la Plata	Invierno 1966	1 2 3	RINGUELET y ARAMBU RU, 1966
16	Lag. Chascomús (Bs.As.)	Jun/1967	1 2 3	FREYRE, 1967
17	Ambientes lénticos en Isla de los Sapos (Santa Fe)	Dic/1970	3 5 6	LULING, 1980
18	Lags. en Isla de los Sapos (Santa Fe)	Jun-Jul/ 1971	1 2 3	DIONI y REARTES, 1975
19	Región costera del Mu nicipio de Tramandí (Río Grande do Sul, Brasil)	Jul/1975	1 3	CANNELLA, 1977
20	Lag. Don Tomás, Santa Rosa (La Pampa)	Jun/1981	7	PELUFFO y VILLAREAL 1983
21	Ambientes lénticos en Punta Lara y Ayo. Pe- reira (Bs.As.)	31 Jul/ 1983	1 3	ver Tabla VII.5.
22	Ambientes lénticos en Punta Lara (Bs.As.)	8 Jul/ 1984	1 3	ver Tabla VII.5.
23	Cañada "El Cazador" (Bs.As.)	27 Ago/ 1984	1 3	ver Tabla VII.5.
24	Embalse El Carrizal (Mendoza)	Nov/1984 a Feb/1985	3 5	VILLANUEVA y MOTA DE VILLANUEVA, 1986
25	Río Iguazú (curso in- ferior en Cat. del Iguazú, Misiones)	Dic/1985 Ene/1986	3 4 5	GOMEZ, 1986

Tabla VII.4. (continuación).

LOCALIDAD	FECHA	HORA	TEMPERATURA DEL AGUA EN SUPERFICIE	ESPECIES HALLADAS MUERTAS	ESPECIES HALLADAS VIVAS
5-Punta Lara (Charca A)	31/07/83	1020	2,5-3,5°C	<u>Rhamdia sapo</u> <u>Cnesterodon decemmaculatus</u> <u>Phalloceros caudimaculatus</u>	
4-Arroyo Pereira	31/07/83	1620	8,7°C	<u>Hypostomus sp.</u>	<u>Cnesterodon decemmaculatus</u> <u>Cichlasoma facetum</u>
13-Punta Lara (Charca B)	8/07/84	1100	9,0°C	<u>Callichthys callichthys</u>	<u>Corydoras paleatus</u> <u>Pimelodella sp.</u>
15-Cañada "El Caza dor" (Escobar)	27/08/84	1100	9,0°C	<u>Callichthys callichthys</u>	<u>Phalloceros caudimaculatus</u>

Tabla VII.5. Localidades bonaerenses donde se colectó material y se registró mortandad por bajas temperaturas.

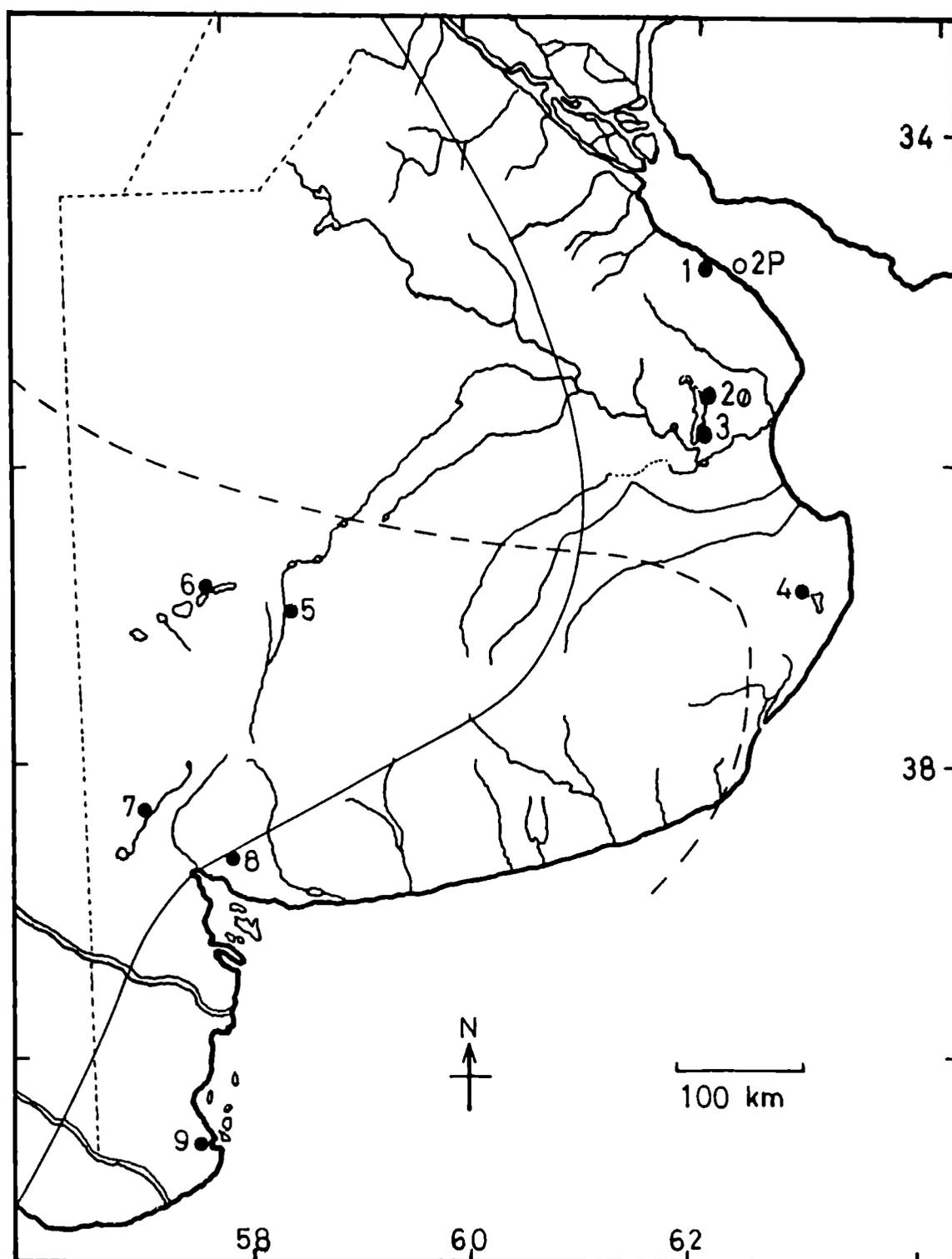


Figura VII.1. Localidades extremas conocidas en la Pcia. de Buenos Aires para las siguientes especies: 1- Phalloceros caudimaculatus, 2- (Callichthys callichthys, Prochilodus platensis, Serrasalmus sp.), 3- (Parapimelodus valenciennesi, Ramnogaster m. limnoica), 4- Hoplias m. malabaricus, 5- Loricaria anus, 6- (Curimata gilberti, Cichlasoma facetum), 7- Pimelodella laticeps, 8- (Rhambdia sapo, Corydoras paleatus, Cnesterodon decemmaculatus), 9- Jenynsia l. lineata. (Ver sección VII.2.)

--- Temperatura media del mes de Julio = 8°C.

— Temperatura mínima absoluta = -10°C.

P: permanente ; 0: ocasional .

ORDEN DE RESISTENCIA  
A LA SALINIDAD

ORDEN DE DISTRIBUCION  
(En base al límite austral)

ORDEN DE RESISTENCIA  
AL FRIO

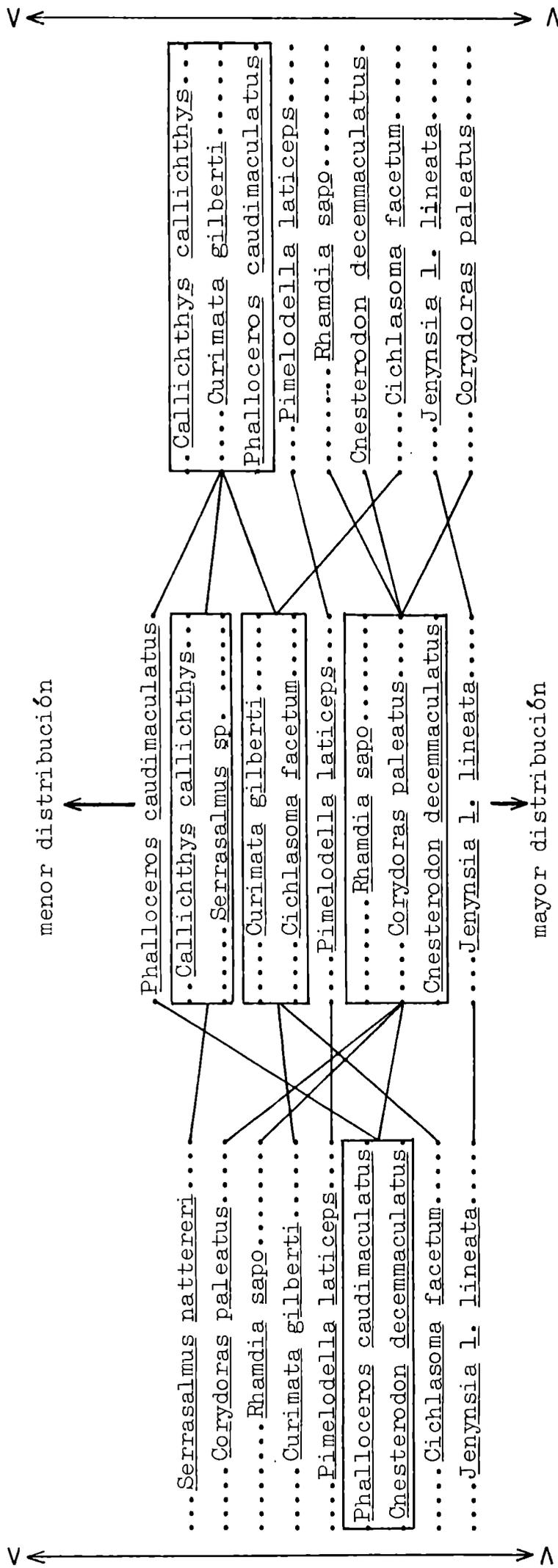


Figura VII.2. Tres ordenamientos distintos para algunas especies de peces bonarenses. Establecidos en base a la distribución geográfica conocida, resistencia al frío y resistencia a la salinidad (en laboratorio). La resistencia al frío tiene asociación directa con la distribución geográfica ( $p < 0,05$ ), mientras que la resistencia a la salinidad es independiente de la distribución geográfica ( $p < 0,05$ ). Ver texto.

## VIII. RESUMEN.

### VIII.1. Introducción.

En la Región Neotropical existen aproximadamente 2000 especies de peces de agua dulce, esta ictiofauna está ampliamente diversificada en cuanto a "tipos ecológicos" y ocupa una gran variedad de ambientes acuáticos, no obstante, la información ecológica existente es relativamente escasa. En el campo de la ecofisiología se destacan, entre otros, los trabajos de CARTER y BEADLE (1931), BASTOS (1956), BRAGA (1975), KRAMER y McCLURE (1980), RIETZLER et al (1981), ARRATIA (1983), y RANTIN y PETERSEN (1985).

Se han realizado muy pocos estudios tendientes a determinar la tolerancia de los peces dulceacuícolas a condiciones ecológicas extremas. En este sentido los incipientes estudios efectuados en nuestro país se refieren a peces provenientes del Paraná Medio (DIONI y REARTES, 1975; PARMA DE CROUX, 1983c), y excepcionalmente a ejemplares de la Provincia de Buenos Aires (THORMAHLEN DE GIL, 1949).

En el Río de la Plata se encuentran aproximadamente 140 especies de peces, pero solo 24 llegan a la cuenca del Río Salado (Pcia. de Bs.As.); en este sentido RINGUELET (1975: 44 y 87) ha señalado que la pauperización íctica en los cuerpos de agua bonaerenses, al sur del Río de la Plata, se debe a que la temperatura y salinidad actúan como factor limitante para la dispersión de ciertas especies. A favor de esta hipótesis se encuentra el hecho de excepcionales mortandades de peces en Laguna Chascomús (Pcia. de Bs.As.), coincidentes con excepcionales temperaturas mínimas pero muy poco se ha investigado al respecto.

El trabajo que aquí se presenta es una contribución a la ecofisiología de peces sobre algunos posibles factores que influyen o determinan la distribución geográfica y/o segregación ecológica en distintas especies. Los objetivos son:

- 1- Estudiar el efecto letal de cuatro variables ambientales (concentración de oxígeno, inanición, salinidad y temperatura) en distintas especies de agua dulce y establecer en cada caso un orden de susceptibilidad entre las mismas.
- 2- Evaluar los principales factores que alteran la resistencia específica a las variables mencionadas, especialmente en el caso de la temperatura.
- 3- Emplear los resultados obtenidos respecto a salinidad y temperatura para contrastar la hipótesis de RINGUELET (1975) que indica a estos factores como los causales de la pauperización íctica en los cuerpos de agua bonaerenses al sur del Río de la Plata.

#### VIII.2. Materiales y Métodos (parte general).

Se utilizaron básicamente ejemplares de Pimelodella laticeps (9,6%), Corydoras paleatus (15,3%), Jenynsia l. lineata (5,9%), Cnesterodon decemmaculatus (45,8%) y Cichlasoma facetum (13%); adicionalmente se contó con una cantidad menor de individuos pertenecientes a otras 10 especies, empleándose en total 1877 ejemplares. Las capturas se realizaron en localidades de la Pcia. de Bs.As. con las siguientes excepciones: Gambusia affinis (Mendoza), Hatcheria macraei (Santa Cruz) y Phalloceros caudimaculatus (Misiones). Se detallan los métodos de captura, transporte y mantenimiento en cautiverio (alimentación, calidad de agua, etc.), haciendo especial referencia a las técnicas para la prevención y tratamiento de las enfermedades. En todos los casos se impuso un período de observación variable (siempre mayor

a 20 días) desde la captura al momento de experimentación. Se describen: 1 - los acuarios y equipos de experimentación que permiten mantener condiciones controladas de temperatura (fija o cambiantes en el tiempo) y fotoperíodo durante las experiencias; 2 - cuba para producir gradientes verticales de temperatura; 3 - cámaras para respirometría y otros equipos accesorios.

-Definiciones:

Para una dada variable ambiental existen niveles letales superiores e inferiores entre los cuales el animal puede vivir, este intervalo constituye su región de tolerancia; fuera de esos límites el organismo es perjudicado y morirá después de un cierto tiempo de resistencia. Los niveles letales de temperatura (y otras respuestas fisiológicas) no son fijos sino que varían en función de la "historia térmica" del animal, este fenómeno se denomina aclimatación y es interpretado como el acostumbramiento fisiológico a una dada temperatura no letal fija llamada temperatura de aclimatación ( $T_a$ ). Un cambio en la  $T_a$  en general implica un cambio en la temperatura letal. El proceso de aclimatación depende del tiempo y en este trabajo se adoptó un período mínimo de 8 días de exposición para aclimatar a los animales a una dada  $T_a$ . Se denomina temperatura de exposición ( $T_e$ : fija) aquella a la cual se realiza una experiencia, y puede ser igual o distinta que la  $T_a$ . La temperatura letal para el 50% ( $TL_{50}$ ) es la  $T_e$  que produce la muerte del 50% de los ejemplares mientras que el resto sobrevive por tiempo infinito (en la práctica se lo considera igual a 24 o 48 h).

-Diseños experimentales:

Para este estudio se emplearon distintos tipos, los tres más importantes son: a- tiempo de resistencia del 50% ( $tR_{50}$ ), se expone a un grupo a un dado nivel letal fijo fuera de su

zona de tolerancia, a medida que el tiempo transcurre los animales v $\acute{a}$ n muriendo, en esas condiciones el  $tR_{50}$  se calcula como el promedio geom $\acute{e}$ trico de los tiempos de muerte individuales (FRY et al, 1946); con repeticiones de este procedimiento tambi $\acute{e}$ n se puede estimar el nivel letal para el 50%; b- cambio agudo (m $\acute{a}$ ximo o m $\acute{i}$ nimo cr $\acute{i}$ tico) se expone al grupo inicialmente a un nivel no letal en su zona de tolerancia, luego el nivel de la variable ambiental se altera gradualmente a una velocidad determinada, de modo que su valor no es fijo sino que aumenta o disminuye en el tiempo y los animales mueren a distintos niveles de la misma; en este caso se utiliza como estimador al promedio aritm $\acute{e}$ tico de los valores individuales de muerte; c- dosificaci $\acute{o}$ n de mortalidad, se exponen grupos a distintos niveles de la variable ambiental durante un tiempo fijo, transcurrido  $\acute{e}$ ste en cada grupo se ha producido un determinado porcentaje de mortalidad y el nivel o dosis letal para el 50% de los individuos (por ejemplo  $TL_{50}$ ) se calcula seg $\acute{u}$ n el m $\acute{e}$ todo descrito por LITCHFIELD y WILCOXON (1949).

En la mayor $\acute{a}$  de los casos la m $\acute{i}$ nima unidad experimental es un grupo de 5 o m $\acute{a}$ s animales. En l $\acute{i}$ neas generales, para la determinaci $\acute{o}$ n de tasa metab $\acute{o}$ lica se ha seguido a FREYRE et al (1980), en niveles letales de ox $\acute{i}$ geno a PARMA DE CROUX (1983c), en inanici $\acute{o}$ n a IVLEV (1961) y en temperaturas letales a FRY et al (1942) y FRY (1971).

### VIII.3. Metabolismo, nivel letal de ox $\acute{i}$ geno y respiraci $\acute{o}$ n a $\acute{e}$ rea.

Corydoras paleatus presenta respiraci $\acute{o}$ n acu $\acute{a}$ tica y a $\acute{e}$ rea, se estudia su metabolismo de rutina en condiciones de respiraci $\acute{o}$ n acu $\acute{a}$ tica exclusiva y aspectos relacionados con la respira

ción aérea; Pimelodella laticeps posee exclusivamente respiración acuática, utilizándola como testigo se determinan en ambas especies los niveles letales de oxígeno disuelto y la capacidad de sobrevivencia fuera del agua. Los resultados encontrados se comparan con los citados para otras especies.

En C. paleatus la tasa de consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ : mg. h<sup>-1</sup>.gr<sup>-1</sup>) se relaciona con la temperatura de exposición (Te: °C) y el peso del individuo (P: gr) mediante la ecuación:

$$\Delta O_2 = \frac{0,0034404 \cdot Te^{1,4686443}}{P^{0,590400}}$$

Se plantea la hipótesis de que el bajo valor de consumo encontrado se debe, al menos en parte, a que C. paleatus posee una elevada proporción corporal de tejidos pesados de bajo metabolismo.

En C. paleatus y P. laticeps la correlación entre nivel de oxígeno letal (% de saturación) y peso corporal es no significativa. Entre los promedios de nivel letal de oxígeno de C. paleatus (0,722 mg.l<sup>-1</sup>) y P. laticeps (0,882 mg.l<sup>-1</sup>) no hay diferencias significativas, estos valores se encuentran dentro de los rangos citados para otras especies.

C. paleatus puede sobrevivir 24 días sin realizar respiración aérea con concentraciones de oxígeno comprendidas entre el 54 y 93 % de saturación; a la concentración de 57% la frecuencia de ascensos respiratorios es de 0,5 ascen.ind<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, que concuerdan con los valores citados para C. aeneus.

El tiempo de resistencia fuera del agua depende de la humedad relativa del aire (HR), siendo de 2 a 3 veces mayor en C. paleatus (900 minutos aprox. a HR > 90%) que en P. laticeps (229 m). El estudio de la pérdida de peso por deshidratación in-

dica además que P. laticeps se deshidrata a una velocidad (0,85 a 1,32 % P/10m) que es aproximadamente dos veces mayor a la de C. paleatus. Se plantea la hipótesis que la velocidad de deshidratación y capacidad de sobrevivir fuera del agua depende (además de la HR) de la superficie corporal y las características tegumentarias de cada especie.

#### VIII.4. La inanición como factor letal.

Se realiza un estudio comparativo de la resistencia a la inanición entre Cichlasoma facetum, Corydoras paleatus y Pimelodella laticeps, considerando además la influencia de la temperatura y tamaño corporal. Se estudia también la relación largo-peso y el índice de condición (K) en los individuos muertos por inanición y en individuos "normales" utilizados como testigos.

La comparación entre ambas curvas largo-peso de C. paleatus indica que el peso de un cadáver equivale a una proporción constante (72,5%) del peso de un individuo normal para cualquier longitud standard, lo que se interpreta como que los individuos mayores tienen en proporción una cantidad igual de reservas que los individuos menores. En C. facetum y P. laticeps se observa que los de mayor peso poseen una proporción más grande de reservas que los individuos menores (curvas divergentes), en estas dos especies se plantea la hipotética existencia de "puntos críticos" (en la relación Lst-P) donde los individuos morirían de inanición sin disminución del peso corporal.

Se utiliza el  $\bar{K}$  como criterio de robustez relativa, en las tres especies los  $\bar{K}$  de individuos normales ( $\bar{K}_n$ ) y muertos por inanición ( $\bar{K}_i$ ) muestran diferencias significativas y permiten estimar si el estado nutricional de un individuo procedente

de un ambiente natural es normal o se encuentra próximo a la muerte por inanición:

	$\bar{K}_n$	$\bar{K}_i$
<u>Corydoras paleatus</u>	3,759	2,968
<u>Cichlasoma facetum</u>	3,903	2,658
<u>Pimelodella laticeps</u>	1,355	0,741

Además, los  $\bar{K}_i$  muestran diferencias significativas entre las tres especies lo que permite ordenarlas, siendo C. paleatus la que presenta los cadáveres más robustos y P. laticeps los menos robustos.

El tiempo de resistencia del 50% (tR50: días) en condiciones de inanición disminuye con el aumento de temperatura de exposición y aumenta con el peso de los individuos, en las tres especies estudiadas; se calculan los planos de regresión que vinculan el tR50 con Te y P para cada especie, de manera que se puede predecir el tiempo que tardará en morir de inanición un individuo o grupo bajo determinadas condiciones experimentales. Considerando una Te = 20°C y P = 3 gr los tR50 son:

<u>Cichlasoma facetum</u>	105 días
<u>Pimelodella laticeps</u>	86 días
<u>Corydoras paleatus</u>	63 días

Para las tres especies se compilan las principales referencias sobre modo alimentario y nivel trófico. Las diferencias interespecíficas encontradas en los tiempos de resistencia pueden atribuirse a que estas especies pertenecen a distintos "grupos ecológicos" (fundamentalmente grupos tróficos), confirmando parcialmente la hipótesis de IVLEV (1961) en cuanto a que los predadores son más resistentes que los bentófagos y éstos más que los planctófagos. Complementariamente a esta hipótesis se plantea que el "tipo morfológico", y en particular el peso del esquele-

to, podría explicar algunas de las diferencias interespecíficas señaladas en las curvas largo-peso, K y tR50.

En C. paleatus la tasa de disminución del peso corporal en inanición ( $\Delta P$ :  $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gr}^{-1}$ ) se relaciona con la temperatura de exposición ( $T_e$ :  $^{\circ}\text{C}$ ) y el peso medio inicial ( $P_i$ : gr) mediante la ecuación:

$$\Delta P = \frac{0,0034044 \cdot \bar{T}_e^{1,3458089}}{\bar{P}_i^{0,632243}}$$

Suponiendo que el metabolismo de los animales en inanición es similar al metabolismo de rutina, se compara esta tasa de disminución del peso ( $\Delta P$ ) con la tasa de consumo de oxígeno ( $\Delta O_2$ , ver sección VIII.3.); resultando que para un ejemplar hipotético de 5 gramos de peso inicial (a  $20^{\circ}\text{C}$ ) el adelgazamiento de 1 miligramo de peso fresco le suministra 5,06 calorías. Esta aproximación concuerda con los valores citados de energía metabólica disponible en los distintos recursos corporales (carbohidratos: 4,10; grasas: 9,45 Kcal/g). Este resultado es preliminar y debe contrastarse mediante determinaciones del consumo de oxígeno en condiciones de inanición.

#### VIII.5. Susceptibilidad de algunas especies de peces a condiciones extremas de salinidad.

Se realiza un estudio comparativo entre 8 especies de peces de la resistencia a condiciones extremas de salinidad (S%) utilizando distintas temperaturas de exposición ( $T_e$ ) no letales. La presión osmótica ( $P_o$ ) depende de los dos factores nombrados (S% y  $T_e$ ) y se la emplea como variable independiente.

Para relacionar el tiempo de resistencia del 50% (tR50)

observados con la  $P_o$  se propone como hipótesis que para una dada especie "el  $tR_{50}$  de un grupo de peces es inversamente proporcional al exceso de  $P_o$  sobre un determinado nivel  $PM$ ", este valor  $PM$  representa el máximo nivel de  $P_o$  tolerable por la especie en cuestión:  $tR_{50} = C / (P_o - PM)$ .

Las diferencias interespecíficas observadas en los  $tR_{50}$  pueden ser atribuidas a una distinta capacidad de osmoregulación. Se realizaron 25 experiencias (grupos de 5 animales cada una) con agua de mar natural de distintas concentraciones ( $P_o = 15,4$  a  $28,6$  atm) y 25 con una solución salina balanceada no tóxica ( $P_o = 13,2$  a  $35,3$  atm). Las condiciones experimentales expuestas son letales para todas las especies, salvo Jenynsia l. lineata, con tiempos de muerte variables pero siempre menores a 2300 minutos. En todos los casos se verifica que una disminución en la  $P_o$  produce un incremento no lineal en el  $tR_{50}$ ; pero además los  $tR_{50}$  en solución balanceada son hasta un 60% mayores que los esperados con agua de mar de igual  $P_o$ . Estas diferencias se atribuyen a la distinta composición iónica de los dos medios.

Para cada especie se calculó la recta de regresión que vincula  $P_o$  y  $1/tR_{50}$ , en agua de mar y en solución salina. La correlación entre ambas variables fue significativa en todos los casos. A partir de esas ecuaciones se calcularon los  $tR_{50}$  esperados para una  $P_o = 20$  atm en las distintas especies y en función de ellos se estableció un orden relativo de resistencia al agua de mar natural y otro orden para la solución balanceada.

Comparando los dos órdenes relativos de resistencia obtenidos mediante un test de Kendall se concluye que ambos están directamente asociados ( $p < 0,05$ ). A los efectos de establecer un orden de resistencia entre especies el uso de agua de mar na-

tural o solución salina balanceada dió resultados equivalentes. Combinando los resultados experimentales y los calculados a partir de datos bibliográficos se puede estimar un orden único de resistencia al agua de mar natural  $P_o = 20 \text{ atm}$  ( $T_e = 20^\circ\text{C}$ ,  $S = 28,5 \%$ ):

	tR50 (m)		
1- <u>Jenynsia l. lineata</u>	----	+ resistente	
2- <u>Cichlasoma facetum</u>	123,4	↑	
3- <u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	64,3		
4- <u>Phalloceros caudimaculatus</u>	----		
5- <u>Pimelodella laticeps</u>	45,9		
6- <u>Curimata gilberti</u>	----		
7- <u>Rhamdia sapo</u>	----		
8- <u>Serrasalmus rhombeus</u>	43,6		
9- <u>Corydoras paleatus</u>	42,4		
10- <u>Serrasalmus nattereri</u>	28,4		- resistente

Se discuten y comentan estos resultados, concluyendo que concuerdan a nivel de familia con los señalados por otros autores. Si bien no se tuvo en cuenta el efecto del tamaño corporal, se plantea la hipótesis que "los ejemplares más pequeños son menos resistentes por su elevada relación superficie/volumen" y se propone a Cichlasoma facetum para realizar ese estudio.

A partir de las ecuaciones mencionadas se calculan por extrapolación los valores de PM ( $1/tR50 = P_o \cdot m - b$ ;  $PM = b/m$ ) en agua de mar natural. El máximo corresponde a C. facetum ( $PM = 12,8 \text{ atm}$ ) y el mínimo a C. paleatus ( $PM = 4,7 \text{ atm}$ ), estos valores son los extremos entre las especies estudiadas y corresponden a salinidades de  $18,4\%$  y  $6,8\%$  que se aproximan bastante a los valores máximos tolerables indicados por otros autores ( $4$  a  $14\%$ ); esta forma de cálculo y los PM obtenidos deben entender

se como una hipótesis y verificarse experimentalmente.

VIII.6. La temperatura como factor letal, y algunos de sus efectos sobre el comportamiento.

Se estudia el comportamiento en gradientes verticales de temperatura, de Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia l. lineata, y Phalloceros caudimaculatus bajo distintas condiciones de aclimatación ( $T_a = 20^\circ\text{a } 32^\circ\text{C}$ ). A partir de las temperaturas elegidas en el gradiente para cada especie y  $T_a$  se calcularon las temperaturas preferidas (TP) y temperaturas evitadas máximas y mínimas (TEM y TEm); se calcularon las rectas de regresión que vinculan  $\log TP$  con  $\log T_a$  ( y  $\log TEM$  o  $\log TEm$  con  $\log T_a$ ).

En las tres especies se verifica que: con  $T_a$  bajas los peces prefieren temperaturas más altas, y si la  $T_a$  es alta ocurre lo inverso. Se calcularon las temperaturas preferidas últimas (TPU;  $T_a = TP$ ), y un área parcial de la zona de preferencia térmica (A). Obteniendo los siguientes

	TPU ( $^\circ\text{C}$ )	A ( $^\circ\text{C}^2$ )
<u>C. decemmaculatus</u>	25,025	105,3
<u>J. l. lineata</u>	25,181	99,9
<u>P. caudimaculatus</u>	24,206	103,8

Estos resultados indicarían una preferencia y euritermicidad semejante en las tres especies; aunque el exámen de las curvas de TEM y TEm sugiere que para  $T_a$  altas P. caudimaculatus tiene una amplitud mayor de zonas de preferencia térmica que las restantes. Se discute esta hipótesis en relación a la distribución geográfica de las tres especies.

J. l. lineata y C. decemmaculatus presentan TPU semejan

tes pero con  $T_a$  mayores J. l. lineata aparentemente elige TP mayores que C. decemmaculatus, para corroborar esa hipótesis se realizaron experiencias adicionales colocado simultáneamente un ejemplar de cada especie en el gradiente, utilizando en todos los casos  $T_a > 25^\circ\text{C}$ . En el 52% de las observaciones J. l. lineata se sitúa por encima (a mayor temperatura) que C. decemmaculatus, esta frecuencia muestra diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) con la esperada si ambas especies prefiriesen la misma temperatura y profundidad. En base a ésto se plantea una hipótesis de "segregación ecológica" que debe contrastarse con evidencia de campo muestreando a distintas profundidades.

Se determinaron las temperaturas letales para el 50% en gradientes ascendentes de temperatura ( $TL_{50}$ ) y la temperatura de volteo del primer animal (TV), para distintas temperaturas de aclimatación en 8 especies; calculándose las ecuaciones que relacionan  $TL_{50}$  (y TV) con  $T_a$ . Adicionalmente se presentan resultados "puntuales" para otras 6 especies. Entre las estudiadas Pimelodella laticeps es una de las menos resistentes y la curva de temperatura de volteo del primer ejemplar ( $\log TV = 0,140 \cdot \log T_a + 1,3635$ ) para esta especie puede considerarse el límite sobre el cual el ascenso de temperatura afecta a todas las especies Parano-platenses aquí estudiadas.

En Cichlasoma facetum la  $TL_{50}$  no mostró diferencias significativas en función del tamaño corporal. En Cnesterodon decemmaculatus la  $TL_{50}$  no mostró diferencias utilizando distintas velocidades de ascenso de la temperatura ( $1^\circ\text{C}$  cada 20 m a  $1^\circ\text{C}$  cada 100 m).

Para establecer un orden relativo de susceptibilidad se calcularon (a partir de las ecuaciones nombradas) las  $TL_{50}$  espe

radas para  $T_a = 25^\circ\text{C}$  en las 8 especies, y se intercalaron en el lugar estimado las 6 especies restantes de las que se poseen datos puntuales; de esta manera el orden obtenido es:

$T_a$ ( $^\circ\text{C}$ )	Especie	$TL_{50}$ ( $^\circ\text{C}$ )	
27,1	1- <u>Gambusia affinis</u>	41,21	+ resistente
25,7	2- <u>Hypostomus commersoni</u>	40,09	↑
19,5	3- <u>Gymnogeophagus australis</u>	38,91	
25,0	4- <u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	38,90	
25,0	5- <u>Jenynsia l. lineata</u>	38,82	
25,0	6- <u>Cichlasoma facetum</u>	38,72	
25,2	7- <u>Otocinclus arnoldi</u>	38,28	
25,0	8- <u>Phalloceros caudimaculatus</u>	38,18	
25,0	9- <u>Rhamdia sapo</u>	38,01	
25,0	10- <u>Curimata gilberti</u>	37,51	
25,0	11- <u>Corydoras paleatus</u>	37,26	
25,0	12- <u>Pimelodella laticeps</u>	36,89	
24,8	13- <u>Cheirodon i. interruptus</u>	36,75	
9,2	14- <u>Hatcheria macraei</u>	31,16	

Se comentan estos resultados en relación a la distribución y se comparan con los presentados por otros autores. Conclusiones adicionales respecto al "tipo ecológico" y la resistencia al calor se presentan en la siguiente sección.

Para estudiar la resistencia a las bajas temperaturas se determinó en 8 especies, la "temperatura letal para el 50%" ( $TL_{50}$ ) utilizando en todos los casos una  $T_a = 18,12^\circ\text{C}$ . Adicionalmente, en 4 especies se determinó la "temperatura media de volteo" ( $\overline{TV}$ ) en gradiente descendente de temperatura a partir de una  $T_a = 24,18^\circ\text{C}$ . Combinando los resultados de ambos tipos de experiencias se puede establecer un orden único relativo de susceptibilidad a las bajas temperaturas:

	TL50	$\bar{TV}$	
<u>Callichthys callichthys</u>	> 3,0	-----	] - resistente ↓ + resistente
<u>Curimata gilberti</u>	> 3,0	-----	
<u>Phalloceros caudimaculatus</u>	-----	7,92	
<u>Pimelodella laticeps</u>	3,13	6,46	
<u>Rhamdia sapo</u>	2,95	-----	
<u>Cnesterodon decemmaculatus</u>	2,85	5,36	
<u>Cichlasoma facetum</u>	2,80	-----	
<u>Jenynsia l. lineata</u>	2,02	5,10	
<u>Corydoras paleatus</u>	1,90	-----	

Se comparan estos resultados con los presentados por otros autores, y se los comenta en relación a la distribución geográfica (ver además sección VIII.7.).

Para C. decemmaculatus (provenientes de Lag. Chascomús) se calcularon las temperaturas letales para el 50% (TL50) máximas con el método de tiempos de resistencia; y las TL50 mínimas por el método de "dosificación de mortalidad"; en ambos casos para distintas Ta. El área comprendida entre ambas curvas es la zona de tolerancia térmica y dentro de ella no se produce mortalidad por temperatura, en este caso tiene una extensión de 1028°C<sup>2</sup>.

Mediante otras experiencias se determinó la velocidad de aclimatación al calor siendo de 1°C cada 147 m (en el rango de 14,07° a 24° C) y la velocidad de aclimatación a las bajas temperaturas se estimó en 1°C cada 770 m (en el rango de 30,12° a 17,5° C). Se calculó la última temperatura letal (TL50 = Ta) por dos procedimientos distintos, obteniéndose valores de 36,50° y 36,01° C respectivamente.

Experiencias adicionales permitieron calcular que en esta especie la resistencia al calor no muestra diferencias signifi-

ficativas con la variación del fotoperíodo, encontrándose además una diferencia de  $0,01^{\circ}\text{C}$  entre el valor promedio observado con distintos fotoperíodos ( $\text{TL}_{50} = 35,70^{\circ}\text{C}$ ) y el valor esperado ( $\text{TL}_{50} = 35,71^{\circ}\text{C}$ ). El estudio de la resistencia al calor con poblaciones de La Plata, Fuentes y Santa Fe arrojó resultados similares; no hay diferencias entre las localidades calculándose un valor promedio de  $\text{TL}_{50} = 35,94^{\circ}\text{C}$  ( $T_a = 25,93^{\circ}\text{C}$ ), que es mayor que el calculado para la población de Chascomús ( $\text{TL}_{50} = 35,42^{\circ}\text{C}$ ;  $T_a = 26,2^{\circ}\text{C}$ ) pero no difiere significativamente del mismo.

Por otra parte las estimaciones de  $\text{TL}_{50}$  mínimas para poblaciones de La Plata y Sierra de la Ventana ( $\text{TL}_{50} = 4,62^{\circ}$  y  $3,27^{\circ}\text{C}$ ;  $T_a = 25,44^{\circ}\text{C}$ ) difieren significativamente del valor estimado para la población de Chascomús ( $\text{TL}_{50} = 5,49^{\circ}\text{C}$ ). Se plantea como hipótesis que la población más austral presenta mayor resistencia a las bajas temperaturas, siendo ésto una adaptación a las condiciones térmicas locales.

Se concluye que Cnesterodon decemmaculatus es una de las especies más euritérmicas conocidas, su zona de tolerancia térmica ( $1028^{\circ}\text{C}^2$ ) tiene una extensión tal que ocupa el cuarto lugar entre las 30 especies que se han estudiado hasta el presente.

#### VIII.7. Distribución, factores ecológicos y conclusiones generales.

Se compilan las principales referencias sobre la distribución de la ictiofauna Parano-platense en la Pcia. de Buenos Aires, que sufre una importante disminución en el número de especies hacia el Sudoeste; esto es atribuído al aumento de salinidad y disminución de la temperatura de los ambientes acuáticos

(RINGUELET, 1975). Para algunos de estos peces el límite de distribución se encuentra en las Sierras Australes y Bahía Blanca (MAC DONAGH, 1934).

En base a datos bibliográficos se presenta una lista completa y actualizada de las especies mencionadas para la Cuenca del R. Salado, 27 son de presencia permanente en la cuenca y las 14 restantes son ocasionales (total 41 especies). Para nueve de estas especies se compilan las localidades más extremas conocidas y, junto con otras consideradas, se las ordena en función de su límite austral de forma creciente: 1- Phalloceros caudimaculatus, 2- (Callichthys callichthys, Prochilodus platensis, Serrasalmus sp.), 3- (Parapimelodus valenciennesi, Ramnogaster m. limnoica), 4- Hoplias m. malabaricus, 5- Loricaria anus, 6- (Cu- rimata gilberti, Cichlasoma facetum), 7- Pimelodella laticeps, 8- (Rhamdia sapo, Corydoras paleatus, Cnesterodon decemmaculatus) 9- Jenynsia l. lineata.

Se presenta una compilación de datos bibliográficos sobre los rangos de temperaturas, salinidad y oxígeno disuelto para varios ambientes representativos. Concluyendo que los siguientes valores (máximos o mínimos) son "normales" porque no producen efectos letales a corto plazo en las especies que habitan permanentemente en los ambientes indicados:

	O <sub>2</sub> (%sat)	S (%)	T (°C)	
	mínimo	máxima	mínima	máxima
-Sistemas lénticos del Iberá y/o Chaco Paraguayo	0 - 15	1,45	-	<42 (sup.)
-R. Paraná Medio (cauce principal)	80	0,07	12,9	30,0
-R. de la Plata	-	3,50	10,0	-
-Cuenca del Río Salado (río o lagunas)	9(Juncal) 40 (agua libre)	9	7,4	-

Para seis cuencas o ambientes representativos se calcula qué porcentaje de las especies presentes son capaces de respirar aire, obteniéndose los siguientes valores extremos - Esteros del Chaco Paraguayo: 40% - Lags. Alsina y Cochicó: 7,1% ; este "índice" podría reflejar las condiciones respecto al oxígeno en cada cuenca.

Se efectúa una revisión crítica de 25 casos de mortandad comunicados y atribuidos a factores ambientales extremos; el 12% corresponde a mortandad por intoxicación debida a floración de Cianoficeas. El 88% restante se produjo en aguas poco profundas con condiciones hidrológicas que homogeinizan el medio en combinación con un factor letal: en 4 casos (16%) disminución de la concentración de oxígeno y/o salinización y/o altas temperaturas, en 18 casos (72%) bajas temperaturas con o sin micosis. Considerando las especies que se encontraron vivas y/o muertas en cada caso y comparando con sus distribuciones geográficas se concluye que "el orden de susceptibilidad al frío que se puede inferir a partir de las mortandades observadas en el campo es congruente con el límite austral de la distribución geográfica de las distintas especies". Entre otras consideraciones se concluye además que una temperatura de 8,0°C (aprox.) no es letal para las especies de presencia permanente en la C. del R. Salado

La comparación de los resultados obtenidos en laboratorio, respecto a niveles letales de oxígeno y salinidad máxima tolerable, con los datos de campo disponibles indica que en términos generales ambos son congruentes. Los valores de salinidad máxima tolerable calculados en laboratorio (6,8-18,4%) están por encima de los comunicados para la mayoría de las lagunas pampásicas.

En base al orden relativo de resistencia a las altas temperaturas establecido en laboratorio, y otros datos, se efectúan distintas consideraciones y se plantea la hipótesis que: "los peces pequeños típicos de ambientes lénticos, de aguas someras y/o vegetadas y los respiradores aéreos resisten mejor las altas temperaturas que los peces de fondo o de aguas abiertas". Cheirodon i. interruptus y Corydoras paleatus escapan a esta generalización, probablemente por estar óptimamente adaptadas a un clima templado-frío.

La hipótesis de RINGUELET (1975) respecto a la pauperización íctica en la Pampasia Bonaerense indica que "los peces más resistentes al frío y/o a la salinidad tienen una distribución meridional más amplia". Para contrastarla se comparó el orden de límites australes de distribución geográfica con el orden relativo de resistencia a las bajas temperaturas establecido en el laboratorio mediante un test de Kendall; idéntico procedimiento se realizó con el orden relativo de resistencia a la salinidad. Los resultados obtenidos fueron estadísticamente significativos en el primer caso [ $T(9;0,05) = 0,50 < T_s = 0,646$ ], y "no significativos" en el segundo. Se concluye que para las especies estudiadas el límite austral de distribución geográfica conocido es independiente de la resistencia a la salinidad, mientras que está en asociación directa con la resistencia al frío establecida en el laboratorio.

Kautzman C. 

IX. BIBLIOGRAFIA.

ALEXOPOULUS J.C., 1966.

Introducción a la Micología. EUDEBA 3 ra. ed., 615 pp.

ALLONSON B.R. y R.G. NOBLE, 1964.

The tolerance of Tilapia mossambica (Peters) to high temperature. Trans. Amer. Fish. Soc. 93 (4): 323- 332.

AMLACHER E., 1964.

Manual de enfermedades de los peces. Ed. Acribia, 319 pp.

AMUTIO V.G., ORTI G., MUÑIZ SAAVEDRA J., VILLANO P. y A. ESPINACH ROS, 1985.

Cría intensiva de larvas de bagre sapo, Rhamdia sapo (C y V). Rev. de la Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 16 (1) : 15-23.

ARRATIA G., 1983.

Preferencias de habitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). Studies on Neotropical fauna and Environment 18 (4): 217-237.

ARRATIA G., PEÑAFORT M.B. y S. MENU MARQUE, 1983.

Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. Deserta 7: 48-107.

BAILEY R.M., 1955.

Differential mortality from high temperature in a mixed population of fishes in southern Michigan. Ecology 36 : 526-528.

BARLA M.J., 1987.

Estructura ecológica de una comunidad íctica de una laguna pampásica. Informe Beca Perfeccionamiento CONICET (mecanografiado), 120 pp.

BASTOS J.A., 1956.

Consumo e taxa mínima de oxigenio do apaiari, Astronotus

ocellatus (Spix), cangatí Trachicorystes sp. e corvina, Plagioscion squamosissimus (Heckel). Rev. Bras. Biol. Río de Janeiro 16 (1): 103-114.

BERGAMIN F., 1954.

Morte de peixes nos rios motivada pelo frio. Sec da Agrc. do Estado de Sao Paulo. Notas Agrícolas IX: 15-16.

BERTALANFFY L. von, 1976.

Teoría general de los sistemas. Fondo de Cultura Económica, Mexico, 311 pp.

BLABER S.J.M., 1973.

Temperature and salinity tolerance of juvenile Rhabdosargus holubi (Steindachner); (Teleostei, Sparidae). J.Fish Biol. 5: 593-598.

BONETTO A.A., 1963.

Investigaciones sobre migraciones de peces en los ríos de la Cuenca del Plata. Ciencia e Investigación 19(1-2): 12-26.

BONETTO A.A. y H.P.CASTELLO, 1985.

Pesca y piscicultura en las aguas continentales de América Latina. Sec. Gen. de la OEA., Prog. Reg. Des. Cient. y Tec., Washington. Serie Biología, Monografía 31, 118 pp.

BONETTO A.A., C.PIGNALBERI y E.CORDIVIOLA, 1967.

Las palometas o pirañas de las aguas del Paraná Medio. Acta Zoológica Lilloana 23: 45-66.

BONETTO A.A., D.ROLDAN y M.CANON VERON, 1981.

Algunos aspectos estructurales y ecológicos de la ictiofauna del Sistema del Iberá (Corrientes, Argentina). Ecsur 8 (15): 79-89.

BONETTO A.A., E.CORDIVIOLA DE YUAN, C.PIGNALBERI y O.OLIVEROS, 1969.

Ciclos hidrológicos del Río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su

valle de inundación. *Physis* XXIX (78): 213-223.

BONIN J.D., 1981.

Measuring thermal limits of fish. *Trans. Am. Fish. Society* 110: 662-664.

BRAGA R.A., 1975.

Ecología y eteología de piranhas no nordeste do Brasil (Pisces - Serrasalmus Lacépède, 1803). *Boletim Cearense de Agronomía*, Vol 15/16: 1-268.

BRETT J.R., 1946.

Rate of gain of heat-tolerance in goldfish (Carassius auratus). *Univ. of Toronto Studies Biol. Ser.* 53: 1-28.

----- 1956.

Some principles in the thermal requeriments of fishes. *The Quarterly Review of Biology* 31 (2):75-87.

----- 1985.

Correction in use of oxycalorific equivalent. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (7): 1236-1237.

BRETT J.R. y T.D.D.GROVES, 1979.

Physiological Energetics. en: *Fish Physiology* Vol VIII (6): 280-352. Ed. HOAR W.S., RANDALL D.J. y J.R.BRETT. Academic Press, New York - London.

BRICELJ V.M., J.L.CHURRUARIN J.L., M.I.ARNAUD, D.CANCIO y N.R. CIANELLA, 1977.

Resistencia térmica de juveniles de pejerrey (Basilichthys bonariensis). Primeros resultados. Comisión Nacional de Energía Atómica, Div. Est. Ambientales CNEA-NT 27/77: 30, (mimeografiado), Buenos Aires.

BROWN J.H. y C.R.FELDMETH, 1971.

Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of desert pupfish (Cyprinodon). *Evolution* 25: 399-409.

CANNELLA G., 1977.

Observaciones sobre una colecta de peces bajo condiciones ambientales extremas. Iheringia Ser. Zool., Porto Alegre (50): 21-33.

CARTER G.S. y I.C.BEADLE, 1930.

The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. I . Physico-chemical nature of the environment. Jour. Linn. Soc. (Zool.) London XXXVII (251): 205-258.

----- 1931.

The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II. Respiratory adaptations in the fishes. Jour. Linn. Soc. (Zool.) London XXXVII (252): 327-368.

CAZZANIGA N.J., 1980.

Caracterización química y faunística de canales de drenaje del valle inferior del Río Colorado (Partido de Villarino y Patagones, Pcia. de Buenos Aires). Ecosur (Argentina) 8 (15): 25-46.

CAZZANIGA N.J. y C.C.STJAR, 1986.

Camarones y peces del Arroyo Napostá Grande (Pcia. de Buenos Aires, Argentina). Spheniscus 2: 23-28.

CIBA-GEIGY S.A., 1973.

Tablas científicas. Red. DIEM K. 6 ta ed., Basilea.

COCKING A.W., 1959.

The effects of high temperatures on a roach (Rutilus rutilus) II. The effects of temperature increasing at known constant rate. J. Exptl. Biol. 36: 217-226.

CONTE F.P., 1969.

Salt secretion. en: Fish Physiology Vol I (3): 241-292. Ed. HOAR W.S. y D.J.RANDALL. Academic Press, New York.

CORDINI J.M., 1955.

Río Paraná. Sus peces más comunes. Pesca comercial. Mrio. Agric. Ganad., Publ. Miscel. 410: 1-86.

CHERVINSKI J., 1983.

Salinity tolerance of the mosquito fish, Gambusia affi - nis (Baird & Girard). J. Fish Biol. 22: 9-11.

DANIEL W.W., 1978.

Applied nonparametric statistics. Houghton Mifflin Compa ny, Boston, 503 pp.

DAVIS J.C., 1975.

Minimal dissolved oxygen requeriments of aquatic life with emphasis on canadian species: a review. J. Fish.Res. Board Can. 32 (12): 2295-2332.

DAYE P.G. y E.T.GAR SIDE, 1975.

Lethal levels of pH for brook trout, Salvelinus fontina - lis (Mitchill). Can J. Zool. 53: 639-641.

DE GRAAF F., 1973.

Marine aquarium guide. The Pet Library Ltd., Harrison, N. Jersey, 284 pp.

DESTEFANIS S. y L.FREYRE, 1972.

Relaciones tróficas de los peces de la Laguna Chascomús con un intento de referenciación ecológica y tratamiento bioestadístico del espectro trófico. Acta Zoológica Li lloana 29: 17-33.

DIONI W. y J.L.REARTES, 1975.

Susceptibilidad de algunos peces del Paraná Medio expues tos a temperaturas extremas en condiciones de campo y la boratorio. Physis, Bs. As., sec. B 34 (89): 129-137.

DOUDOROFF P., 1938.

Reactions of marine fishes to temperature gradients. Biol. Bull. 75: 494-509.

----- 1957.

Water quality requeriments of fishes and effects of toxic substances. en: The physiology of fishes Vol II (IX): 403-431. Ed. BROWN M. Academic Press, New York.

DOUDOROFF P. y D.L. SHUMWAY, 1970.

Dissolved oxygen requeriments of freshwater fishes. FAO Fish. tech. Pap. (86): 291 pp.

DRAGO E.C., 1984.

Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná. IV: Temperatura del agua. Rev. de la Asoc. de Ciencias Naturales del Litoral 15: 79-92.

DROSTE H.J., T.F. MERINO y A. SALAZAR, 1982.

Adaptación del guppy Lebistes reticulatus al ambiente. Actualidades Biológicas 11 (40): 40-47.

ESCALANTE A.H. 1982.

Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. I. Astyanax eigenmanniorum (Osteichthyes, Tetragonopteridae). Limnobios 2 (5): 311-322.

----- 1983 a.

Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. II. Otros Tetragonopteridae. Limnobios 2 (6): 379-402.

----- 1983 b.

Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. III. Otras especies. Limnobios 2 (7): 453-463.

----- 1984.

Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV. Dos especies de Cichlidae y miscelanea. Limnobios 2 (8): 562-578.

FECHHLM R.G., W.H.NEILL y B.J.GALLAWAY, 1983.

Temperature preference of arctic cisco (Coregonus autumnalis) from the alaskan Beaufort Sea. Biol. Pap. Univ. Alaska 21: 24-38.

FINNEY D.J., 1964.

Statistical method in biological assay. Ch. Griffin & Co. London, 638 pp.

FREY H., 1961.

Illustrated dictionary of tropical fishes. TFH Publ. Inc., New York, 768 pp.

FREYRE L., 1967.

Consecuencias de la mortandad de peces por las temperaturas extremas de Junio de 1967 en Laguna Chascomús. Agro IX (15): 35-46.

FREYRE L.R., O.H.PADIN y M.A.DENEGRI, 1981.

Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. II. El pejerrey, Basilichthys bonariensis bonariensis (C y V) (Pisces, Atherinidae). Limnobios 2 (4): 272-232.

----- 1982.

Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. III. As-  
tyanax eigenmanniorum (Cope, 1894). Limnobios 2 (5) :  
342-348.

FREYRE L.R., O.H.PADIN y L.C.PROTOGINO, 1984

Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. IV. Oligosarcus jenynsi (Pisces, Characidae). Limnobios 2 (8):  
629-634.

FREYRE L.R., L.C.PROTOGINO y J.M.IWASZKIW, 1983.

Demografía del pejerrey Basilichthys bonariensis bona-  
riensis (Pisces Atherinidae) en el Embalse Río Tercero,  
Córdoba. Biología Acuática 4: 1-39.

FREYRE L.R., O.ROMERO y O.PADIN, 1980

Metabolismo energético de peces dulceacuícolas I. Metodología. Metabolismo de Bryconamericus iheringi Boul. (Pisces, Characiformes). Limnobiós 1 (10): 411-421.

FRY F.E.J., 1947.

Effects of the environment on the animal activity. Univ. of Toronto Studies Biol. Ser. 55: 1-62.

----- 1957.

The aquatic respiration of fishes. en: The physiology of fishes Vol I (1): 1-63. Ed. BROWN M. Academic Press, New York.

----- 1971.

Effects of environmental factors on the physiology of fish. en: Fish Physiology Vol VI (1): 1-97. Ed. HOAR W.S. y D.J.RANDALL. Academic Press, New York.

FRY F.E.J., J.R.BRETT y G.H.CLAWSO, 1942.

Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol. 1: 50-56.

FRY F.E.J., J.HART y K.WALKER, 1946.

Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout Salvelinus fontinalis. Univ. Toronto Studies Biol. Ser. 54: 9-40.

FUSTER DE PLAZA M. y E.E.BOSCHI, 1961.

Areas de migración y ecología de la anchoa Lycengraulis olidus (Gunther) en las aguas argentinas (Pisces, fam. Engraulidae). Contrib.Cient. Fac. Cienc. Exac. y Nat., Ser. Zool., I (3): 127-182.

FUSTER DE PLAZA M. L. y J.C.PLAZA, 1949.

Salmonicultura. Minist. Agric. y Ganad. de la Nación.Dir. Gral. de Pesca y Conservación de la Fauna. Publ. Miscelánea 321: 47 pp.

GALLARDO J.M., 1970.

Estudio ecológico sobre Anfibios y Reptiles del sudoeste de la Provincia de Buenos Aires. Rev. Mus. Arg. C. Nat. "Bernardino Rivadavia", Zool, 10 (3): 27-63.

GARCIA ROMEU F., A.SALIBIAN y C. GLUZMAN DE PASCAR, 1964.

Contribución al conocimiento de la función urofisiaria en el ciprinodontiforme eurihalino Jenynsia lineata (Jenyns, 1842). Agro 6 (10): 49-60.

GIATTINA J.D. y R.GARTON, 1982.

Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurythermality. Can J. Fish. Aquat. Sci. 39: 524-528.

GLUZMAN DE PASCAR C., 1968.

Variaciones de la concentración de sodio plasmático en el teleósteo eurihalino Jenynsia lineata luego del pasaje a soluciones hipertónicas. Revista del Museo de La Plata (n.S.) Zoología X: 261-270.

GNERI F.S. y V.ANGELESCU, 1951.

La nutrición de los peces iliófagos en relación con el metabolismo general del ambiente acuático. Rev. Mus. Arg. C. Nat. "Bernardino Rivadavia", Cienc. Zool. II (1):1-44.

GOMEZ S.E., 1986.

Mortandad de peces por acción del calor en el Río Iguazú (Misiones, Argentina). Spheniscus 4: 25-30.

HART J.S., 1947.

Lethal temperature relations of certain fish of the Toronto region. Trans. Roy. Soc. Can. 41 (5): 57-71.

----- 1952.

Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish. Univ. Toronto Biol. Ser. 60: 1-79.

HASEMAN J.D., 1911.

Description of some new species of fishes and miscellaneous notes on others obtained during the expedition of the Carnegie Museum to central South America. Ann. Carnegie Mus., Vol 17 (3-4): 315-328.

HATHAWAY E.S., 1927.

Quantitative study of the changes produced by acclimatization in the tolerance of high temperatures by fishes and amphibians. Bull. U.S. Bur. Fish. 43 (2): 169-192.

HOAR W.S., 1956.

Photoperiodism and thermal resistance of goldfish. Nature 178 (4529): 364-365.

-----, 1978.

Fisiología general y comparada. Ed. Omega, Barcelona : 855 pp.

HOAR W.S. y G.ROBERTSON, 1959.

Temperature resistance of goldfish maintained under controlled photoperiods. Can. J. Zool. 37: 419-428.

HUNSTMAN A.G. y M.I.SPARKS, 1924.

Limiting factors for marine animals. 3. Relative resistance to high temperatures. Contrib. Can. Biol. 2:97-114.

IHSSEN P., 1973.

Inheritance of thermal resistance in hybrids of Salvelinus fontinalis and Salvelinus namaycush. J. Fish. Res. Board Can. 30: 401-408.

IVLEV V.S., 1961.

Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, 302 pp.

JOHANSEN K., 1968.

Air-breathing fishes. Scientific American 219: 102-111.

----- 1970.

Air breathing in fishes. en: Fish Physiology Vol IV (9):

361-411. Ed. HOAR W.S. y D.J.RANDALL. Academic Press, New York.

KRAMER D.L. y M.McCLURE, 1980.

Aerial respiration in the catfish, Corydoras aeneus (Callichthyidae). Can. J. Zool., 58: 1984-1991.

----- 1981.

The transit cost of the aerial respiration in the catfish Corydoras aeneus (Callichthyidae). Physiol. Zool. 54 (2): 189-194.

KRAMER D.L. y J.MEHEGAN, 1981.

Aquatic surface respiration, an adaptative response to hypoxia in the guppy, Poecilia reticulata (Pisces, Poeciliidae). Env. Biol. Fish. 6 (3/4): 299-313.

LAHILLE F., 1912.

Mortandad de peces en el Río de La Plata. Extracto Bol. Mrio. Agric. 1912: 1-20.

LEWIS W.M., 1970.

Morphological adaptations of Cyprinodontoids for inhabiting oxigen deficient waters. Copeia 2: 319-326.

LIEM K.F., B.ECLANCHER y W.L.FINK, 1984.

Aerial respiration in the banded knife fish Gymnotus carapo (Teleostei, Gymnotoidei). Physiol. Zool. 57 (1) : 185-195.

LITCHFIELD J. y F.WILCOXON, 1949.

A simplified method of evaluating dose-effect experiments. J. Pharmacol. Exp. Ther. 96: 99-113.

LOPEZ R., 1970.

Viejas del Río de La Plata (Pisces, Loricariidae). Rev. Mus. Arg. C. Nat. "Bernardino Rivadavia", Zool. X (8): 119-129.

LOPEZ H. y R.IRIART, 1987.

Nuevas citas para la ictiofauna de la pampasia deprimida, con especial referencia a la laguna de Chascomús.  
 en: Resúmenes de Comunicaciones de las III Jornadas de Cienc. Nat. del Litoral, Corrientes, Agosto 1987: 40.

----- Manuscrito.

Nuevas citas para la ictiofauna de la pampasia deprimida, con especial referencia a la laguna de Chascomús.

LOPEZ H.L., R.C.MENNI y A.M. MIQUELARENA, 1987.

Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. Biología Acuática 12, 50pp.

LOWE C.H. y W.G.HEATH, 1969.

Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish Cyprinodon macularis. Physiol. Zool. 42: 53-59.

LUCHINI L. y C.CRUZ RANGEL, 1981.

Reproducción inducida y desarrollo larval del bagre negro, Rhamdia sapo (Val.) Eig.. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 12: 1-7.

LUCHINI L., R.QUIROS y T.AVEDAÑO, 1983.

Cultivo del pejerrey (Basilichthys bonariensis), en estanques. en: Memorias del V Simposio Lat. Acuicultura,

LULING K.H., 1980

Biotop, Begleitfauna und amphibische Lebensweise von Synbranchus marmoratus (Pisces, Synbranchidae) in Seitengewässern des mittleren Paraná (Argentinien). Zool.Beitr. 1/2: 111-143.

----- 1981 a.

Wissenschaftliche Ergebnisse des Forschungsaufenthaltes Dr.K.H.Lüling in Argentinien 1975/76. I. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an der Seenplatte von Guamini (südl.Prov. Buenos Ai-

res, Argentinien). Zool. Beitr. 27/1: 1-24.

----- 1981 b.

Wissenschaftliche ergebnisse der Argentinien-Peru expedition Dr. Lüling 1978 und der Uruguay-Argentinien expedition 1979. Der biotop von Cynolebias nonoiuliensis und Cynolebias alexandri und die von Cynolebias nigripinnis. Zool. Beitr. 27/ 2-3: 267-296.

MAC DONAGH E.J., 1934.

Nuevos conceptos sobre la distribución geográfica de los peces argentinos basados en expediciones del Museo de La Plata. Revista del Museo de La Plata 34: 20-171.

----- 1938.

Los peces de las aguas termales de Barreto (Córdoba) y la etología de la zona. Revista del Museo de La Plata (n.s.), I, Sec. Zool: 45-87.

MARGALEF R., 1983 a.

Limnología. Ed. Omega, Barcelona, 1010 pp.

----- 1983 b.

El proyecto del Paraná Medio y su incidencia sobre la ecología regional. Rev. de la Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 14 (1): 29-46.

MENNI R.C., H.L.LOPEZ y R.H.ARMBURU, En prensa.

Ictiología de Sierra de La Ventana y Chasicó (Provincia de Buenos Aires, Argentina). En prensa en: Actas del X Congreso Latinoamericano de Zoología, 1986, Viña del Mar, Chile.

MENNI R.C., H.L.LOPEZ, J.CASCIOTTA y A.MIQUELARENA, 1984.

Ictiología de áreas serranas de Córdoba y San Luis (Argentina). Biología Acuática 5, 63 pp.

MULLER P., 1979.

Introducción a la Zoogeografía. Ed. Blume, Barcelona

232 pp.

MULLER R. y F.E.J.FRY, 1976.

Preferred temperature of fish: a new method. J. Fish. Res. Board Can. 33: 1815-1817.

MUZLERA J.M., 1934.

Acción de la temperatura sobre la pigmentación de Jenynsia lineata (Jenyns) Günther. Rev. de la Soc. Arg. de Biología (Publ. de la Asoc. Med. Argent.) X (6-7): 369-370.

----- 1935.

Observaciones sobre la biología de Jenynsia lineata. Actas y Trabajos V Cong. Nac. Medicina, Rosario, 3:130-142.

MYERS G.S., 1949.

Salt tolerance of fresh water fish groups in relations zoogeographical problems. Bijdrag en Tot de Dierkunde 28: 315-322.

NEIFF J.J., 1981.

Panorama Ecológico de los cuerpos de agua del Nordeste Argentino. en: Symposia, VI Jornadas Argentinas de Zoología, La Plata, 1981: 115-151.

NEILL W.H., J.J.MAGNUSON y G.G.CHIPMAN, 1972.

Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach. Science 176: 1443-1445.

ODUM E.P., 1972.

Ecología. Ed. Interamericana, Mexico, 639 pp.

ODUM T.H. y D.K.CALDWELL, 1955.

Fish respiration in the natural oxygen gradient of an anaerobic spring in Florida. Copeia 1955: 104-106.

OLIVA A., C.UBEDA, I.VIGNES y A.URIONDO, 1981.

Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (Pimelodus maculatus, Lacepede 1803)

del Río de La Plata (Pisces, Pimelodidae). Com. del Mus. Arg. Cs. Nat. "Bernardino Rivadavia", Ecología 1 (4) : 31-50.

OLIVEROS O.B., 1980.

Campaña Limnológica Keratella I en el Río Paraná Medio: aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos. Ecología Argentina 4: 115-126.

OLIVIER S.R., 1961.

Estudios limnológicos en Laguna Vitel. Agro III (6): 1-128.

ONI S.R., J.Y.OLAYEMI y J.D.ADEGBOYE, 1983.

Comparative physiology of three ecologically distinct freshwater fish, Alestes nurse Rippell, Synodontis schall Broch & Schneider and Tilapia zilli Gervais. J. Fish. Biol. 22: 105-109.

OTTO R.G., 1973.

Temperature tolerance of the mosquito fish, Gambusia affinis (Baird and Girard). J. Fish Biol. 5: 575-585.

PANZARINI R.N., 1967.

Compendio de Oceanografía Física. Centro Naval, Inst. de Publicaciones Navales, Buenos Aires, 350 pp.

PARMA M.J., 1980.

Crecimiento de Leporinus obtusidens (Pisces Anostomidae) bajo diferentes dietas artificiales. Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 11: 1-11.

PARMA DE CROUX M.J., 1983 a.

Metabolismo de rutina de Hoplias malabaricus malabaricus (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae). Revta. Bras. Zool., S.Paulo 1 (3): 217-222.

----- 1983 b.

Metabolismo de rutina de Prochilodus platensis (Holmberg,

1889) Pisces, Prochilodontidae. Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 14 (1): 1-16.

----- 1983 c.

Nivel de oxígeno letal y mínimo de supervivencia de Hoplias malabaricus (Bloch, 1794) (Pisces, Erythrinidae). Iheringia, Ser. Zool. Porto Alegre (63): 91-101.

----- 1987.

Nivel de oxígeno letal y mínimo de tolerancia en Pimelodus albicans (Pisces, Pimelodidae). Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 18 (1): 85-91.

PARMA DE CROUX M.J. y E.LORENZATTI. 1981 a.

Metabolismo de rutina de Apareiodon affinis (Steindachner) (Pisces, Parodontidae). Neotropica 27 (78): 191-197.

----- 1981 b.

Metabolismo de rutina de Pimelodus maculatus (Lac.) (Pisces, Pimelodidae). Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral 12: 20-26.

----- 1985.

Estudios bioenergéticos en peces del Río Paraná I. Asimilación de la energía de los alimentos en Pimelodus maculatus Lacepede 1803 (Pisces, Pimelodidae). Iheringia, Ser. Zool. Porto Alegre (65): 69-75.

PARRY G.H., 1958.

Size and osmoregulation in salmonid fish. Nature 181 (4617): 1218-1219.

----- 1966.

Osmotic adaptation in fishes. Biol. Rev. 41:392-444.

PELUFFO J. y D.VILLAREAL, 1983.

Mortandad invernal de peces en la Laguna "Don Tomás", Santa Rosa. en: Resúmenes 1 eras Jornadas Biol. La Pampa, Santa Rosa.

PEÑAFORT M., 1981.

Relevamiento de la ictiofauna y determinación de áreas naturales en dos ríos mendocinos. Bol. Mus. C. Natur. y Antrop. "J.C.Moyano", Mendoza, 2: 27-60.

PETER R.E., 1979.

The brain and feeding behavior. en: Fish Physiology Vol VIII (3): 121-159. Ed. HOAR W.S., RANDALL D.J., y J.R. BRETT Academic Press, New York - London.

PHILLIPS A.M., 1969.

Nutrition, digestion and energy utilization. en: Fish Physiology Vol I (7): 391-432. Ed. HOAR W.S. y D.J.RANDALL, Academic Press, New York.

PIANKA E.R., 1982.

Ecología evolutiva. Ed. Omega, Barcelona, 365 pp.

POZZI A., 1945.

Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la República Argentina. Gaea 7 (2 a. entr.):239-292.

RANDALL D.J. y W.S.HOAR, 1971.

Special techniques. en: Fish Physiology Vol VI (8): 511-528. Ed. HOAR W.S. y D.J.RANDALL, Academic Press, New York.

RANTIN F.T., 1980.

Temperaturas letais do acará Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard 1824, Pisces Cichlidae). Bol. Fisiol. Animal Univ. S. Paulo 4: 9-33.

RANTIN F.T. y J.A.PETERSEN, 1985.

Thermal tolerance of south american cichlid, Geophagus brasiliensis. Rev. Hydrobiol. trop. 18 (3): 221-226.

REYNOLDS W.W. y M.E.CASTERLIN, 1982.

Thermoregulatory behaviour, diel activity and the relationship of spontaneous locomotor activity to temperature

in the sea raven, Hemitripterus americanus (Gmelin). J. Fish Biol. 20: 1-4.

RICKER W.E., 1973.

Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board Can. 30: 409-434.

----- 1975.

Anote concerning Proffesor Joliceur's comments. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1494-1498.

----- 1979.

Growth rates and models. en: Fish Physiology Vol VIII (11):678-743. Ed. HOAR W.S., RANDALL D.J. y J.R.BRETT, Academic Press, New-York - London.

RINGUELET R.A., 1961.

Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. Physis, 22 (63): 151-170

----- 1962.

Ecología acuática continental. EUDEBA, manuales, Buenos Aires, 138 pp.

----- 1971.

Zoogeografía de los peces pampásicos. Bol. Dir. Rec. Pesq., 12 (Enero): 29-37 (mimeografiado).

----- 1972.

Ecología y biocenología del habitat lagunar o lago de tercer orden de la Región Neotrópica Templada (Pampasia Sudoriental de la Argentina). Physis 31 (82): 55-76.

----- 1975.

Zoogeografía y ecología de los peces de las aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de America del Sur. Ecosur 2 (3): 1-122.

RINGUELET R.A. y R.H.ARAMBURU, 1966.

La reciente mortalidad de peces en el Río de La Plata,  
Minist. de A.Agrarios(Pcia. de Bs.As.), Dción de Rec.  
Pesqueros, Bol. Informativo 5: 24-36 (mim.).

RINGUELET R.A., A.ALONSO DE ARAMBURU y R.H.ARAMBURU, 1967 a.

Los peces de agua dulce de la República Argentina. CIC,  
La Plata, 602 pp.

RINGUELET R.A., R.IRIART y A.H.ESCALANTE, 1980.

Alimentación del pejerrey (Basilichthys bonariensis bona  
riensis, Atherinidae) en Laguna Chascomús (Buenos Aires)  
Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia  
trófica del plancton. Limnobiós 1 (10): 447-460.

RINGUELET R.A., S.R. OLIVIER, S.A.GUARRERA y R.H.ARAMBURU, 1955.

Observaciones sobre antoplancton y mortandad de peces en  
Laguna del Monte (Bs. As., Rep.Arg.). Not. Mus. La Plata,  
XVIII, Zool. (159): 71-80.

RINGUELET R.A., A.SALIBIAN, e.CLAVERIE y S.ILHERO, 1967 b.

Limnología química de las lagunas pampásicas (Provincia  
de Buenos Aires). Physis 27 (74): 201-221.

ROSEN D.E. y R.M.BAILEY, 1963.

The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structu  
re, zoogeography and systematics. Bull. Am. Mus. Nat.  
Hist. 126: 1-176.

ROSENZVAIG A.L., 1968.

Factores que motivaron la mortandad de peces en el in-  
vierno de 1966 en la zona Noroeste de la Provincia de Co  
rrientes. Sec. de Estado de Agric. y Ganad. Dción. Gral.  
de Pesca y Conservación de la Fauna, 22 pp (mim.).

SANZ BRAU A., 1985.

Limites de hiperhalinidad de los ciprinodóntidos ibéri-  
cos. Doñana, Acta Vertebrata, 12 (1): 166-170. .

SCHMIDT-NIELSEN K., 1976.

Fisiología Animal, adaptación y medio ambiente. Ed. Omega, Barcelona, 499 pp.

SERVICIO DE HIDROGRAFIA NAVAL, 1958.

Ordenamiento y estudio de las observaciones oceanográficas. Sec. de Marina, Publ. H-602, Bs. As., 116 pp.

SERVICIO METEOROLOGICO NACIONAL, 1960.

Atlas climático de la República Argentina. Secretaría de Aeronáutica. Bs. As..

SICCARDI E., 1941.

Tres modernas aplicaciones de los peces, basadas en el estudio de su biología. Physis 19: 68-73.

SICCARDI E.M. y M.F. SORIA, 1965 a.

Pseudobranquia en Fitzroyia lineata (Cyprinodontiformes; Fitzroyidae). Fac. de Cs. Ex. y Nat. Univ. de Buenos Aires, Contrib. Cientif. Ser. Zool. 1 (5): 253-295.

----- 1965 b.

Correlaciones entre la pseudobranquia y algunos aspectos biológicos en Fitzroyia lineata (Pisces, Fitzroyidae). Reseña de apreciaciones. Physis 25 (69): 153-159.

SOKAL R. y F.J.ROHLF, 1979.

Biometría, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H.Blume (1 era ed.), Madrid, 832 pp.

SORIANO SEÑORANS J. y O. ORSI, 1960.

Alteración experimental del grado de eurihalinidad en Fitzroyia lineata (Jen.). Actas y trabajos del I er Congreso Sudamericano de Zoología. Univ. Nac. de La Plata, Tomo 1: 159-162.

SORIN S., 1974.

Alimentación y enfermedades de los peces. Acuarama N 9, Littec ed., Bs. As., 66 pp.

STANLEY J.G. y W.R. FLEMING, 1964.

Excretion of hipertonic urine by a teleost. Science 144: 63-64.

STEPHAN C.E., 1977.

Methods for calculating an LC50. en: Aquatic toxicology and hazard evaluation. ASTM Spec. Tech. Publ., 634 :65-84.

SZEPSENWOL J., 1938.

Trasplante de los ojos en peces adultos; su influencia sobre los cromatóforos. Rev. de la Soc. Arg. de Biología (Public. de la Asoc. Med. Arg.) XIV (5): 347-349.

THORMAHLEN DE GIL A.L., 1949.

Estudio biológico y experimental de las adaptaciones (Eurihalinidad) del pez vivíparo Jenynsia lineata. Revista del Museo de La Plata (n.s.) Zool V (35 bis): 441-540.

TOMO A.P., 1981.

Contribución al conocimiento de la fauna ictiológica del Sector Antártico Argentino. Dirección Gral. del Antártico. Instituto Antártico Argentino. Publ.N 14: 242 pp.

VASALLO M.C. y L.A.KIEFFER, 1984.

Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná, VII: Química del agua. Rev. de la Asoc. de Ciencias Nat. del Litoral 15 (2): 97-108.

VIDAL J.C., 1964.

Un caso de mortandad de peces en el Río Paraná. Sec. de Estado de Agric. y Ganad. Dción. Gral. de Pesca, 28 pp.

VILLANUEVA M. y A.MOTA DE VILLANUEVA, 1986.

Mortandad de Percichthys trucha en ambientes lénticos de la Prov. de Mendoza. Bol. Asoc. Arg. Limnol., 4: 17-18.

WARD G.S. y P.R.PARRISH, 1982.

Manual de métodos de investigación del medio acuático. Parte 6. Ensayos de Toxicidad. FAO, Doc. Téc. Pesca, (185) 25 pp.

WEATHERLEY A.H., 1972.

Growth and ecology of fish populations. Academic Press,  
New York, 293 pp.

WIMBERG G.G., 1960.

Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish.  
Res. Bd. Canada, Translation Ser. 194, Biological Sta-  
tion, Nonaimo; 253 pp.

WINKLER P., 1985.

Persistent differences in thermal tolerance among accli-  
mation groups of warm spring population of Gambusia affi-  
nis determined under field and laboratory conditions.

Copeia 2: 456-461.

YAÑIZ J.M., 1955.

Acuarios, plantas y peces. Talleres Renacimiento, Buenos  
Aires, 363 pp.

