

UCH-FC
MAG-B
F 954

EFFECTO DE LA ABUNDANCIA DE ALIMENTO
EN LA ENERGETICA Y CONDUCTA TERMORREGULATORIA
DE Basilichthys australis Eigenmann 1927 (Atherinidae)

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

LEOPOLDO SEGUNDO FUENTES BENITEZ

Director de Tesis: Francisco Bozinovic
Co-Director de Tesis: Irma Vila

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

LEOPOLDO SEGUNDO FUENTES BENITEZ

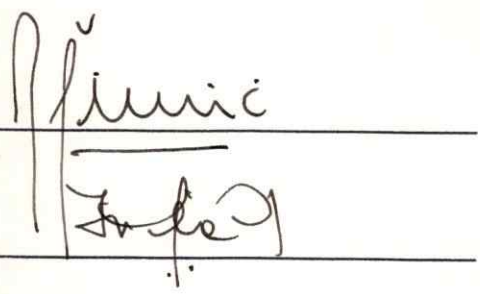
ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Director de Tesis:

Francisco Bozinovic

Co-Director de Tesis:

Irma Vila



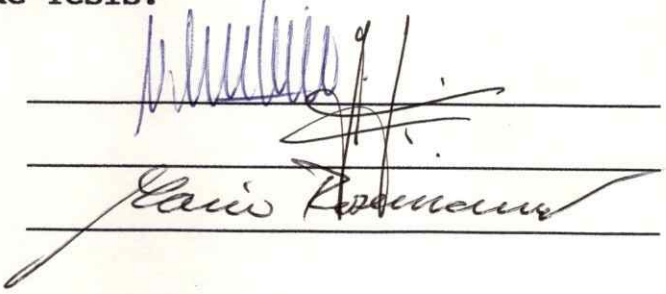
Two horizontal lines with handwritten signatures. The first signature is 'Francisco Bozinovic' and the second is 'Irma Vila'.

Comisión Informante de Tesis:

Vivian Montecino

Patricio Ojeda

Mario Rosenmann



Three horizontal lines with handwritten signatures. The first signature is 'Vivian Montecino', the second is 'Patricio Ojeda', and the third is 'Mario Rosenmann'.

A mi familia.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi mas sincera gratitud a todas las personas que de una u otra manera contribuyeron a la realización de este estudio.

A mis tutores y a Manuel Contreras, no sólo por sus valiosos aportes a través de la revisión crítica de este trabajo, sino también por su aporte en materiales e infraestructura.

A todos los miembros del Laboratorio de Limnología y particularmente a Hernán Thielemann por su apoyo en el terreno.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Limnología por su constante preocupación y apoyo referente a la realización de esta tesis.

A los profesores integrantes de la Comisión por ayudar a mejorar la versión final de este estudio a través de la revisión crítica de esta.

Esta tesis fue parcialmente financiada por el Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile: Beca PG-086-93.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas	v
Lista de Figuras	vi
Resumen	vii
Abstract	ix
INTRODUCCION	1
MATERIALES Y METODOS	9
1. Procedimiento Experimental	9
2. Análisis de Datos	18
RESULTADOS	22
DISCUSION	44
1. Temperatura	46
2. Abundancia de Alimento	47
3. Posibles Implicancias Ecológicas	50
4. Consideraciones Finales	53
BIBLIOGRAFIA	57

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Correlación entre las variables fisiológicas estudiadas y el peso de los ejemplares	23
Tabla 2. Regresiones del metabolismo estándar y la ingesta máxima de alimento en función del peso de los individuos	24
Tabla 3. Normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuales y de datos	25
Tabla 4. Comparaciones <u>a posteriori</u> entre los interceptos del metabolismo estándar por temperatura	28
Tabla 5. Comparaciones <u>a posteriori</u> entre los interceptos de la ingesta máxima por temperatura	31
Tabla 6. Comparaciones <u>a posteriori</u> entre las medianas de los datos de digestibilidad por temperatura	34
Tabla 7. Comparaciones <u>a posteriori</u> entre las medianas de los datos del tiempo de tránsito por temperatura	36

LISTA DE FIGURAS

	Página
Fig. 1. Relación hipotética entre la tasa de gasto y entrada de energía en función de la temperatura bajo distintas condiciones de alimento	4
Fig. 2. Sistema de acuarios utilizados en los experimentos	11
Fig. 3. Sistema usado para medir el consumo de de oxígeno	15
Fig. 4. Sistema utilizado para evaluar la temperatura preferida de <u>B. australis</u> ..	17
Fig. 5. Variación del metabolismo estándar en función de la temperatura y la abundancia de alimento	27
Fig. 6. Variación de la ingesta máxima de alimento en función de la temperatura ..	30
Fig. 7. Variación de la digestibilidad en función de la temperatura y la abundancia de alimento	33
Fig. 8. Variación del tiempo de tránsito en función de la temperatura y la abundancia de alimento	35
Fig. 9. Balance energético en condiciones <u>ad libitum</u> en función de la temperatura	38
Fig. 10. Balance energético en condiciones de alimento restringido en función de la temperatura	40
Fig. 11. Modas de las temperatura elegidas por <u>B. australis</u> en función de su peso, en condiciones de alimentación <u>ad libitum</u> y alimentados con un 25% de la ingesta máxima	42

RESUMEN

Temperatura y abundancia de alimento son dos variables que han sido estrechamente relacionadas a la ganancia neta de energía, y así a la adecuación biológica de los organismos ectotermos. En esta tesis se ha realizado un análisis integrado de estos dos factores con el objeto de entender y dilucidar, desde un punto de vista bioenergético, la relación existente entre la abundancia de alimento y la conducta termorregulatoria del pez Basilichthys australis. Los resultados indican que el balance de energía de B. australis fue afectado por la temperatura ambiental y por la abundancia de alimento. El balance de energía, no obstante, fue afectado solo a bajas temperaturas (< 14 °C); en temperaturas mayores (14 - 26 °C) este balance fue independiente de la temperatura en cualquier condición de abundancia de alimento.

Estos resultados no permitieron la predicción de temperaturas óptimas de termorregulación desde un punto de vista bioenergético. B. australis, sin embargo, expuso preferencias térmicas que fueron independientes de la abundancia de alimento. Se discuten estos resultados teniendo en cuenta los antecedentes experimentales y teóricos (teoría de digestión óptima) de la literatura, se

cuestiona el uso generalizado de la energía como moneda de cambio a través de la cual se estima la adecuación biológica de los organismos, y se especula sobre las posibles implicancias ecológicas de estos resultados para la especie estudiada.

ABSTRACT

Two variables related to energy gain and ectotherms fitness are temperature and food abundance. In this thesis, an integrated analysis of both factors was conducted within the framework of animal bioenergetics, as an attempt to understand the relationships between food abundance and behavioral thermoregulation in the fish Basilichthys australis. Results show that the energy budget of B. australis was affected by both ambient temperature and food abundance. Nevertheless, the energy budget was affected only at low temperatures ($< 14\text{ }^{\circ}\text{C}$); at higher temperatures ($14 - 26\text{ }^{\circ}\text{C}$) the budget was independent of ambient temperature under all experimental variations of food abundance.

From a bioenergetic point of view, these results did not allow to predict optimal body temperatures. B. australis, however, showed thermal preferences that were not affected by food abundance. Results are discussed considering the experimental as well as theoretical information (optimal theory of digestion). The broad use of energy as a currency for estimations of organismic fitness as well as the possible ecological implications of these results are discussed.

INTRODUCCION

El balance neto de materia y energía de los organismos, es decir, aquella materia y energía que es asignada a crecimiento, reproducción y/o actividad, es afectado por numerosas variables ambientales y por las características de diseño de los organismos. En organismos ectotermos en general y en peces en particular, la temperatura y la abundancia del alimento son dos variables ambientales que han sido estrechamente relacionadas a la ganancia neta de energía (Crowder & Magnuson 1983).

Por una parte, la abundancia de alimento impone límites a la cantidad de energía y nutrientes que un organismo puede ingerir, influye en los procesos digestivos (formalizado en la teoría de digestión óptima, Sibly 1981; véase además Solomon & Brafield 1972; Elliot 1976a,b; Brett & Groves 1979; Waldschmidt et. al. 1986) y también afecta la magnitud de las tasas metabólicas o gasto de energía (Paloheimo & Dickie 1966; Dickson & Kramer 1971; Solomon & Bradfield 1972; Beamish 1974). Por otra parte, la temperatura del ambiente aparece como la variable más importante que influye directamente en las tasas metabólicas de ectotermos (Brett 1971; Dickson & Kramer 1971; Brett & Groves 1979; Beitinger & Fitzpatrick 1979; Gerking & Lee 1983) y sobre sus procesos digestivos (Brett

& Higgs 1970; Brett & Groves 1979; Elliot 1976a; Gerking & Lee 1983; Waldschmidt et. al. 1986; Zimmerman & Tracy 1989; Marken 1992).

De este modo el uso óptimo de los recursos alimentarios y del gradiente térmico pueden maximizar la razón beneficios / costos en términos de energía, y como consecuencia maximizar la adecuación biológica de los individuos (i.e., maximización de la sobrevivencia y fecundidad, y minimización de los tiempos generacionales). Por lo tanto, la integración de ambos factores ambientales en el marco teórico de la bioenergética animal, permitiría comprender y predecir la conducta de alimentación y termorregulación de estos organismos en un ambiente heterotérmico (Crowder & Magnuson 1983).

Varios estudios experimentales han evaluado el efecto conjunto de la temperatura y la abundancia de alimento sobre el crecimiento de peces (Brett et. al. 1969; Brett 1971; Elliot 1975, 1976b; Gerking & Lee 1983). En todos ellos, en un rango de temperaturas, se ha encontrado una asociación positiva entre la abundancia del alimento y la temperatura óptima de crecimiento. Considerando estos resultados, es posible predecir también una correlación positiva entre la abundancia del alimento y la temperatura preferencial que ocupe un pez en un gradiente térmico particular (Crowder & Magnuson 1983). Sin embargo, aún existen pocos trabajos experimentales que apoyen o rechacen

esta hipótesis. En la literatura se documenta que el ayuno provoca en algunos peces, tales como Salvelinus fontinalis, Oncorhynchus mykiss y Leuresthes sardina, una disminución en su temperatura preferencial (Javaid & Anderson 1967; Reynolds & Thomson 1974), en otros como Ambloplites rupestris, no tiene ningún efecto (Reynolds & Casterlin 1979), mientras que, Salmo salar, aumenta su temperatura preferencial (Javaid & Anderson 1967). Lepomis macrochirus, sin embargo, no reduce su temperatura preferencial con el ayuno pero sí lo hace cuando la abundancia de alimento es restringida (Crowder & Magnuson 1983). Cabe destacar, que en ninguno de estos trabajos se ha realizado un análisis de los efectos integrados de la temperatura ambiental y la abundancia de alimento sobre el balance energético de los peces.

En este contexto postulo que la conducta termorregulatoria de un pez, será aquella que maximice la energía asignada a crecimiento, en distintas condiciones de abundancia de alimento. Esto se puede predecir a partir de un análisis gráfico de la ganancia neta de energía obtenida del alimento (energía absorbida, Elliot 1976b) y de la pérdida de energía debida al metabolismo respiratorio (Fig. 1). Una forma de análisis similar de la conducta termorregulatoria ha sido propuesta por Hainsworth y Wolf (1978) pero en reptiles.

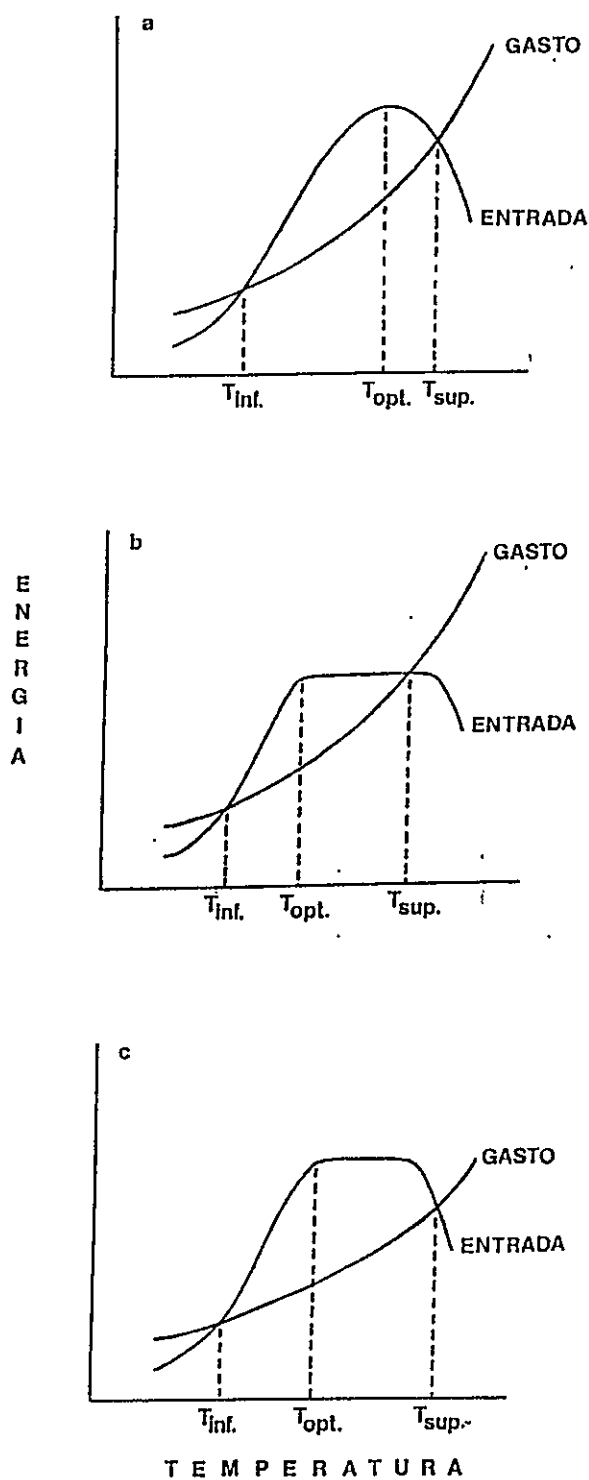


Fig.1 Relación hipotética entre la tasa de gasto y entrada de energía en función de la temperatura ambiente bajo distintas condiciones de alimento. a) alimento *ad libitum*, b) alimento restringido y c) alimento restringido, con respuestas fisiológicas modificadas.

Como la tasa metabólica estándar aumenta exponencialmente con la temperatura (Brett 1971) y la tasa de extracción de energía, en condiciones de alimentación ad libitum, debería aumentar con la temperatura hasta un máximo y luego decrecer (así ocurre con la tasa de ingesta máxima de alimento, véase Elliot 1975, 1976b); queda entonces gráficamente definida una temperatura inferior ($T_{inf.}$) y una superior ($T_{sup.}$) en que el balance entre los gastos y las entradas de energía son iguales, entre estas temperaturas una zona de balance de energía positivo y una temperatura óptima ($T_{opt.}$) en que este balance es el máximo posible, por último, también se definen zonas bajo la $T_{inf.}$ y sobre la $T_{sup.}$ en que el balance de energía es negativo (véase Fig. 1a).

Bajo condiciones de restricción en la abundancia de alimento, la tasa de extracción de energía decrece. Entonces, tanto el rango de temperaturas (en el cual el balance de energía es positivo) como la temperatura óptima (en la cual esta energía es máxima) deberían decrecer (véase Fig.1b).

Sin embargo, pueden existir respuestas fisiológicas que tiendan a compensar el balance de energía, por producir un ahorro de energía y también un aumento en la eficiencia de extracción de ella, cuando la abundancia de alimento es restringida. Bajo condiciones de ayuno o dietas restringidas, se han documentado por ejemplo: disminución

de la actividad espontánea (Paloheimo & Dickie 1966; Solomon & Brafield 1972), decremento en la acción dinámica específica (Beamish 1974), disminución de la tasa metabólica estándar (Javaid & Anderson 1967; Dickson & Kramer 1971), aumento del tiempo de tránsito de la digesta a través del tracto digestivo (Fange & Groves 1979) y de la digestibilidad (Solomon & Bradfield 1972; Elliot 1976a). Esta plasticidad fenotípica puede modificar las predicciones de la Fig.1b. Por ejemplo, la magnitud del decrecimiento en la temperatura óptima puede ser menor (véase Fig.1c).

Basado en los antecedentes previamente mencionados, el objetivo de esta tesis es dilucidar y entender, desde un punto de vista bioenergético, la relación existente entre la abundancia de alimento y la respuesta conductual a la temperatura en el pejerrey chileno Basilichthys australis Eigenmann 1927.

B. australis es un pez pelágico habitante de lagos y ríos (Campos 1973), con una amplia distribución geográfica en Chile (33° a 42° Latitud Sur, Arratia 1981), es un pez omnívoro (Duarte et al. 1971) aunque se alimenta principalmente de macroinvertebrados bentónicos (observación personal), presenta un crecimiento rápido y se reproduce en primavera (Vila et al. 1981). Esta especie, en principio, fue considerada un material experimental

adecuado para el tipo de problema propuesto debido al rango de temperaturas en el cual ella vive. Ejemplares de B. australis han sido recolectados en ríos de la IX región cuyas temperaturas eran menores a 10 °C en el momento de las capturas (Universidad Austral de Chile 1985), y también en el río Aconcagua (IV región) donde se describen temperaturas sobre los 20 °C en algunos tramos (Universidad de Chile, en revisión). Cabe destacar que las poblaciones locales de esta especie también experimentarían variaciones temporales amplias de temperatura por situarse en una zona climática temperada (Crawshaw 1977). Además, las poblaciones naturales de B. australis experimentan variaciones estacionales de la abundancia de su alimento tanto en lagos (Universidad Austral de Chile 1985) como en ríos (Raul Caldichoury comunicación personal). También influyó en la elección de esta especie su facilidad de recolección y mantención en condiciones de laboratorio (experiencia personal previa).

En el marco de la energética animal y de la teoría de digestión óptima (Sibly 1981), se predice que la temperatura elegida por un pez en un gradiente térmico será aquella en la cual el balance de energía es maximizado bajo distintas condiciones de abundancia de alimento (tamaño de la ración ofrecida). En este trabajo se pondrá a prueba la hipótesis nula (H_0): la temperatura preferencial de un

pez en un gradiente térmico, no guarda relación con la maximización del balance de energía dadas distintas condiciones de abundancia de alimento; en contraposición a la alternativa (H_1): la temperatura preferencial de un pez en un gradiente térmico es aquella en que el balance de energía es maximizado dadas distintas condiciones de abundancia de alimento.

En base a los resultados de los estudios acerca de temperatura óptima de crecimiento en otros peces, se espera una correlación positiva entre la temperatura preferencial y abundancia de alimento.

Interesa también en esta tesis estudiar las probables respuestas compensatorias, producto de la restricción en la abundancia de alimento, en el metabolismo estándar, la digestibilidad, y el tiempo de tránsito del alimento. Esto con el objeto de clarificar la relación entre la abundancia del alimento y la temperatura elegida por el pez en un gradiente térmico respecto de estos procesos en el balance de energía. En base a la teoría de digestión óptima (Sibly 1981) y a los resultados de los estudios realizados por otros investigadores descritos previamente, se predice que, en función del decremento en la abundancia del alimento, ocurriría un aumento de la digestibilidad y el tiempo de tránsito y una disminución del metabolismo estándar.

MATERIALES Y METODOS

1. PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

Los ejemplares de Basilichthys australis fueron capturados en el estero de Peñaflor mediante un equipo de pesca eléctrica. Estos peces fueron trasladados en bidones con agua en un lapso de aproximadamente 2 h a los acuarios de Limnología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile en Santiago.

Debido a que se ha descrito que la pesca eléctrica produce cambios fisiológicos en los peces, los que podrían perdurar aproximadamente una semana (Barham & Schoonbee 1991), se amplió a dos semanas el período mínimo de aclimatación de los ejemplares. Las condiciones durante el período de aclimatación fueron: temperatura de 18 °C (± 1 °C), fotoperíodo LD = 12:12 y alimentación ad libitum con pellet comercial de piscicultura. La temperatura de aclimatación 18 °C, representa aproximadamente la temperatura promedio de los ríos de tamaño medio en la zona temperada de Chile durante las estaciones de primavera y verano (Universidad de Chile, en revisión). Debido a que en experiencias previas de mantención de peces en los acuarios éstos contrajeron la enfermedad del "punto blanco", producida por un parásito externo del género Ichtyoptirus, se les sometió durante la primera semana del

período de aclimatación a un tratamiento antiparasitario, utilizando un producto comercial cuya base es verde de malaquita.

Después del período de aclimatación se procedió a: 1) la caracterización de las respuestas fisiológicas de interés a distintas temperaturas en condiciones de alimentación ad libitum, 2) la evaluación de las respuestas compensatorias de las variables fisiológicas con restricciones en la abundancia de alimento a 18 °C, y 3) a los experimentos de termorregulación en condiciones de alimento ad libitum y de restricción en la abundancia de alimento.

Para la determinación de los efectos de la temperatura sobre la ingesta, la digestibilidad, el tiempo de tránsito y el metabolismo estándar en condiciones de alimentación ad libitum; se dispuso a los peces individualmente en 16 acuarios de aproximadamente 4 l de capacidad. Estos acuarios individuales estuvieron, a su vez, inmersos en un acuario mayor de aproximadamente 120 l de capacidad, termorregulado a una de las cinco temperaturas experimentales (Fig. 2). Estas temperaturas fueron 11.5, 14, 18, 22, y 26 °C. La duración de estos experimentos fue de aproximadamente dos semanas, realizándose tres experiencias para cada temperatura, salvo a 11.5 °C en que solo se realizaron dos, en cada experiencia se utilizaron peces distintos. El rango de temperaturas fue elegido en

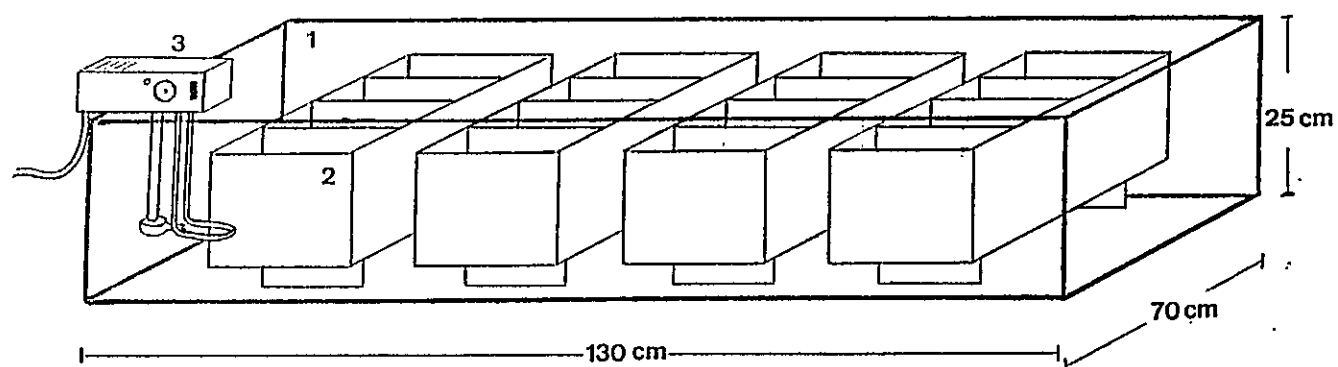


Fig. 2 Sistema de acuarios utilizado para determinar los efectos de la temperatura y la abundancia de alimento en la fisiología digestiva de *B. australis*. 1) Acuario de 120 L de capacidad, 2) acuario de 16 L de capacidad, 3) termorregulador.

Estos dos conjuntos poseen primer elemento, pero no último elemento. Ade-

mas:

1) $\mathbb{N} \subset \mathbb{N}_0$

2) Si $k, n \in \mathbb{N}_0$ entonces $(n+k) \in \mathbb{N}_0$ esta propiedad se denomina clausura o cerradura con respecto a la adición.

Si $k=1, n \in \mathbb{N}_0$ entonces $n+1 \in \mathbb{N}_0$

y a $n+1$ se le denomina sucesor de n .

3) Si $n \in \mathbb{N}$ entonces $(n-1) \in \mathbb{N}$ y $(n-1)$ se denomina antecesor de n .

base al rango utilizado en los estudios sobre los efectos de la temperatura en la fisiología y crecimiento de peces de zonas biogeográficas templadas (Brett et. al. 1969; Dickson y Kramer 1971; Elliot 1975), y también con el fin de obtener respuestas fisiológicas claras que podrían no revelarse si se utiliza un rango más estrecho de temperaturas.

Para la evaluación de las probables respuestas compensatorias que produciría la restricción de alimento en la digestibilidad, el tiempo de tránsito y el metabolismo estándar, se dispuso a los peces en el mismo sistema anterior (Fig. 2), pero en este caso se ofreció a los peces un 25% de la máxima cantidad de alimento consumido por día y se termorreguló el sistema a una sola temperatura (18 °C).

La tasa de ingesta máxima de alimento se determinó como el promedio de la ingesta máxima diaria de cinco días de alimentación. Luego de dos días de aclimatación y ayuno, se les ofreció alimento ad libitum a los peces tres veces al día, a intervalos de aproximadamente 4 h. En cada pez se determinó el número de pellets consumidos como la diferencia entre el número ofrecido y el número rechazado. La ingesta máxima en mg/día fue estimada multiplicando el promedio de la ingesta máxima diaria en pellet por el peso seco promedio de los pellets (prom. = 6.1 mg, EE = 0.77).

Para la estimación de la ingesta en unidades de energía (cal/día), fue necesario determinar el contenido energético del alimento. Para ello se quemaron en una bomba calorimétrica (Parr 1261) muestras de peso seco conocido. La ingesta energética se obtuvo entonces como el producto de la ingesta diaria en mg por el contenido calórico del alimento (prom. = 5.24 cal/mg, EE = 0.002).

Para la determinación de la digestibilidad y el tiempo de tránsito en condiciones ad libitum se ofreció a los peces alimento sin restricción durante una semana, el mismo período utilizado para la determinación de la ingesta máxima. Luego se ayunó a los peces durante dos días ofreciendo en el tercer día un peso seco conocido de alimento, aproximadamente el correspondiente a la ingesta máxima diaria de cada pez. Se registró el alimento consumido como la diferencia entre la cantidad de alimento ofrecida y la rechazada. Posteriormente se recolectaron las fecas producidas por cada pez por dos días más, en que tampoco se les ofreció alimento. El tiempo de tránsito fue estimado en este período como el tiempo que demoran en aparecer las primeras fecas desde el primer evento de alimentación. Los días de ayuno son necesarios en este caso para la determinación más precisa de la digestibilidad, este procedimiento asegura que las fecas recolectadas provengan del alimento ofrecido de peso seco conocido.

Se determinó el peso seco del alimento ofrecido, el rechazado y las fecas, secando estas muestras en una estufa por 48 h a 50 °C. La digestibilidad se estimó como:

$$\text{DIGESTIBILIDAD (\%)} = [1 - \text{FECAS (g)} / \text{CONSUMO (g)}] * 100$$

Para la determinación de los efectos de la restricción de alimento en estos procesos fisiológicos se utilizó el mismo procedimiento anterior, excepto que se ofreció a los peces un 25% de la ingesta máxima diaria, y solo se termorreguló a 18 °C.

El consumo de oxígeno de los peces a distintas temperaturas en condiciones ad libitum y a 18 °C alimentados con un 25% de la ingesta máxima diaria, se determinó en un sistema que consta de: una cámara metabólica (3.9 l de capacidad) provista de un electrodo de oxígeno conectado a un oxigenómetro (Strathkelvin modelo 781, sensibilidad = 0.1%) y un registrador gráfico (Servogor modelo SE 120), una bomba recirculante y un baño termorregulado (Fig. 3). En este sistema los peces fueron introducidos después de un mínimo de 48 h de ayuno, posterior a la aplicación de los tratamientos de ingesta ad libitum o 25% ingesta máxima. En la cámara metabólica abierta los peces fueron aclimatados durante 30 minutos en condiciones de 100% de saturación de oxígeno. Posteriormente se procedió a la determinación del decaimiento del porcentaje de oxígeno dentro de la cámara

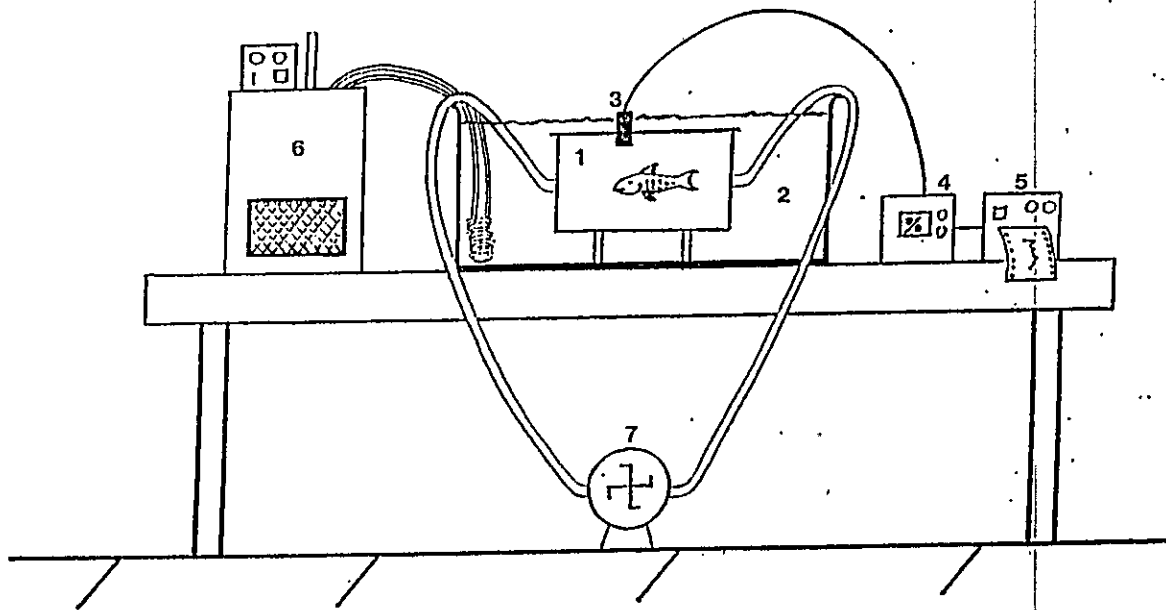


Fig. 3 Sistema usado para medir el consumo de oxígeno. 1) Cámara metabólica de 3.9 L de capacidad, 2) baño termostático, 3) electrodo de oxígeno, 4) oxigenómetro, 5) registrador gráfico, 6) termorregulador, y 7) bomba recirculante.

metabólica cerrada, esto se realizó cada 20 min por el lapso de 1 h. Se tomó la precaución de evitar que el porcentaje de saturación del agua bajara de un 70%. El consumo de oxígeno en $\text{mg O}_2/\text{h}$ fue determinado a través de los coeficientes de solubilidad del oxígeno para las distintas temperaturas utilizadas (Wetzel 1981). La energía metabólica fue determinada a través de un coeficiente oxicalórico de 4.63 kcal/l O_2 (Brett & Groves 1979).

Para los experimentos de termorregulación se construyó un acuario ad hoc. Este consta de 5 compartimentos en total, tres de ellos, los situados a lo largo del eje mayor del acuario y que están a su vez parcialmente subdivididos, son los utilizados para los experimentos de termorregulación conductual. En ellos se forma el gradiente de temperatura. Los otros dos compartimentos son los que determinan la formación del gradiente, estos están situados en extremos opuestos del acuario y son termorregulados a aproximadamente 45°C y 8°C respectivamente. En la zona de contacto, entre los compartimentos termorregulados y los de termorregulación, existen laminas de aluminio de 0.3 mm de espesor que facilitan el intercambio térmico entre estos compartimentos (Fig. 4).

En este sistema se consiguió una diferencia de aproximadamente 12°C entre la temperatura más alta y la

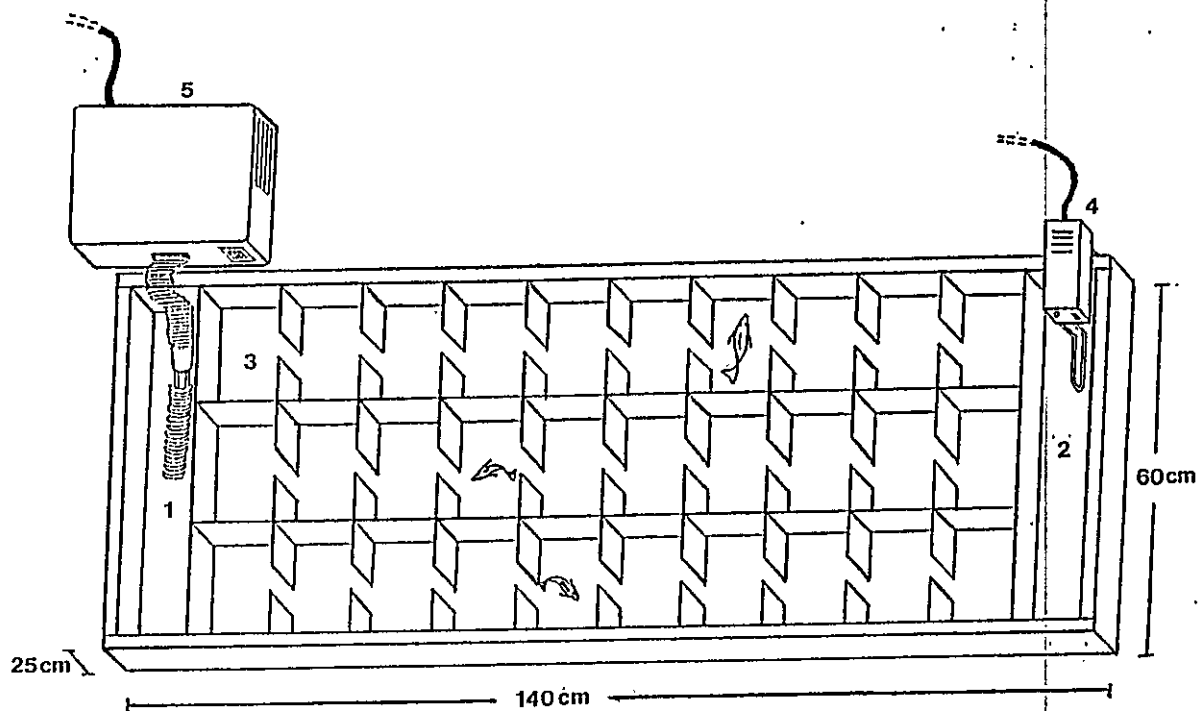


Fig. 4 Sistema utilizado para evaluar la temperatura preferida de *B. australis*. 1) Compartimento termorregulado c.a. 8 °C, 2) compartimento termorregulado c.a. 45 °C, 3) compartimiento en que se forma el gradiente térmico, 4) y 5) termorreguladores.

más baja de los compartimentos donde se forma el gradiente. Sin embargo esta diferencia disminuía con el tiempo, por lo tanto el gradiente tuvo que generarse específicamente cuando se determinaba la conducta termorregulatoria, esto es tres veces al día.

La conducta termorregulatoria se comenzó a evaluar luego de dos días de aclimatación en el sistema de termorregulación. En este sistema los mismos peces fueron alimentados 3 veces al día durante una semana con alimento ad libitum y durante otra semana con un 25% de la ingesta máxima. Aproximadamente 30 min después de un evento de alimentación se procedió a la generación del gradiente, y se registró la temperatura ambiente elegida por el pez. Se midieron tres eventos de termorregulación por día en intervalos de alrededor de 4 h cada uno. Se estimó la temperatura preferida como la moda de la distribución de frecuencias de las temperaturas seleccionadas por el pez en el gradiente.

2. ANALISIS DE DATOS

Debido a que se trabajó con individuos de B. australis de distinto tamaño, fue necesario evaluar la dependencia de cada una de las variables fisiológicas estudiadas respecto del tamaño corporal de los individuos. Esto se realizó a través de análisis de correlación entre las

variables fisiológicas y el peso de los individuos en cada uno de los tratamientos experimentales. Como éste fue un análisis exploratorio, se trabajó con las variables sin ninguna transformación. En las variables que dependieron del tamaño corporal de los individuos, se ajustaron modelos lineales a través de análisis de regresión. Con el objeto de lograr un mejor ajuste lineal, los datos originales de las variables fueron transformados cuando fue necesario. Los residuales de estos modelos fueron analizados respecto de su normalidad a través de una prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrado, y también se examinó la homogeneidad de las varianzas entre los residuales de los modelos a través la prueba de Barlett. Se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar diferencias en las pendientes e interceptos de los modelos lineales entre los distintos tratamientos experimentales. Todas las pruebas estadísticas mencionadas anteriormente son descritas por Sokal y Rohlf (1981).

En aquellas variables que fueron independientes del tamaño corporal se examinó la normalidad de los datos y también la homogeneidad de las varianzas de acuerdo a la misma metodología estadística descrita anteriormente, esto determinó la realización de análisis paramétricos, ANOVA de una vía y prueba t de Student (Sokal & Rohlf 1981); o de análisis no paramétricos, prueba de Kruskal-Wallis y de U

de Mann-Whitney (Siegel & Castellan 1988). Los análisis para varios grupos o tratamientos sugeridos en el párrafo anterior son para la evaluación de los efectos de la temperatura sobre las variables fisiológicas, mientras que los análisis para un par de tratamientos son para la determinación del efecto del cambio en la abundancia de alimento a 18 °C.

Para determinar los rangos de temperatura de crecimiento positivo, la temperatura óptima de crecimiento en condiciones ad libitum, y el efecto en el balance de energía de la restricción en la alimentación en B. australis, se procedió a la realización de un análisis gráfico de la ganancia neta de energía obtenida desde el alimento y las pérdidas debidas al metabolismo estándar a una temperatura dada (similar a Fig. 1). Debido a que algunas variables fisiológicas dependieron del tamaño corporal, este análisis se realizó para peces hipotéticos de 5 y 40 g. Para ello se dibujaron curvas ajustadas a los datos del metabolismo estándar y los datos correspondientes a la suma algebraica de la energía consumida y defecada en función de la temperatura. La temperatura óptima, resultante de este análisis, fue la predicción de la temperatura preferencial ocupada por un pez en un gradiente térmico bajo distintas condiciones de abundancia de alimento.

Para evaluar si B. australis exhibe alguna preferencia térmica, tanto en condiciones de alimentación ad libitum como con un 25% de la ingesta máxima, se determinó la probabilidad asociada al rango de temperaturas preferidas bajo una distribución aleatoria de modas de temperaturas preferidas (prueba de aleatoriedad, Sokal & Rohlf 1981). Para el análisis de los efectos de la abundancia de alimento en la conducta termorregulatoria B. australis, se determinaron las diferencias para cada uno de los peces sometidos a los dos tratamientos utilizados entre la moda de la temperatura elegida con alimento ad libitum y la preferida con un 25% de la ingesta máxima. Se determinó si esta diferencia depende del tamaño corporal de los individuos (correlación de Spearman, Siegel & Castellan 1988), previo a la realización de una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas (Siegel & Castellan 1988).

Un total de 271 ejemplares de B. australis fueron utilizados en el conjunto global de los experimentos. No fueron considerados en los análisis aquellos peces que no se alimentaron ó que ingirieron poco alimento en forma esporádica. Además aproximadamente un 2 % de los datos se perdieron por muerte de los peces en el transcurso de los experimentos.

RESULTADOS

De las variables fisiológicas estudiadas solo el metabolismo y la ingesta dependieron claramente del tamaño corporal a cualquiera de las temperaturas utilizadas (Tabla 1). Debido que se ha descrito que la mayoría de las variables que dependen del tamaño corporal se relacionan con el peso a través de un modelo potencial, de la forma $Y = aW^b$ (Peters 1983), se utilizó la transformación de logaritmo en la búsqueda del mejor modelo lineal. La transformación sin embargo sólo mejoró el coeficiente de correlación r de Pearson en el caso del metabolismo. De este modo, en el caso de la ingesta, se ajustó el modelo lineal sin ninguna transformación de los datos. Los modelos lineales para estas variables en función del peso corporal y para cada temperatura son expuestos en la Tabla 2.

Los resultados del análisis de la normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos, en el caso de las variables que fueron independientes del tamaño corporal, y de los residuales de los modelos lineales, en aquellas que dependen del tamaño corporal; son presentados en la Tabla 3. Los datos, de tiempo de tránsito y los de digestibilidad, no se distribuyeron en forma normal en todos los tratamientos experimentales. Además, tampoco sus

Tabla 1.-- Correlación entre las variables fisiológicas estudiadas y el peso de los ejemplares de *B. australis*. La correlación se ha realizado sin ninguna transformación de las variables. n = número de individuos; r = coeficiente de correlación de Pearson; P = probabilidad asociada al estadígrafo r de Pearson.

METABOLISMO V/S PESO			
Tratamiento	n	r	P
11.5 °C	32	0.6937	<0.0001
14 °C	43	0.8064	<0.0001
18 °C	44	0.7254	<0.0001
22 °C	45	0.7861	<0.0001
26 °C	41	0.6979	<0.0001
25% Ing. Max.	32	0.6405	<0.0001

DIGESTIBILIDAD V/S PESO			
Tratamiento	n	r	P
11.5 °C	19	0.1183	0.6292
14 °C	35	0.2482	0.1506
18 °C	36	0.1345	0.4340
22 °C	42	0.1879	0.2336
26 °C	36	0.0529	0.7594
25% Ing. Max.	31	0.3262	0.0734

TIEMPO DE TRANSITO V/S PESO			
Tratamiento	n	r	P
11.5 °C	11	0.1118	0.7436
14 °C	29	0.2492	0.1925
18 °C	34	0.3574	0.0380
22 °C	44	0.0616	0.6928
26 °C	38	0.1277	0.4448
25% Ing. Max.	30	0.1982	0.2936

INGESTA V/S PESO			
Tratamiento	n	r	P
11.5 °C	19	0.7738	0.0001
14 °C	36	0.7854	<0.0001
18 °C	38	0.6629	<0.0001
22 °C	35	0.6726	<0.0001
26 °C	28	0.4405	0.0190

Tabla 2.-- Regresiones lineales del metabolismo estándar y la ingesta máxima de alimento en función del peso de los individuos. r = coeficiente de correlación de Pearson; t = estadígrafo de Student; gl = grados de libertad; P = probabilidad asociada al estadígrafo t de Student para evaluar la significancia de la pendiente.

METABOLISMO V/S PESO						
Tratamiento	Regresión	r	gl	t	P	
11.5 °C	$\text{LogY} = -0.3796 + 0.6975 \text{ LogX}$	0.7477	30	6.168	<0.0001	
14 °C	$\text{LogY} = -0.4610 + 0.6933 \text{ LogX}$	0.8126	41	8.926	<0.0001	
18 °C	$\text{LogY} = -0.4354 + 0.7875 \text{ LogX}$	0.8076	42	8.874	<0.0001	
22 °C	$\text{LogY} = -0.4158 + 0.8419 \text{ LogX}$	0.8463	43	10.417	<0.0001	
26 °C	$\text{LogY} = -0.3725 + 0.7683 \text{ LogX}$	0.6934	39	6.010	<0.0001	
25% Ing.Max.	$\text{LogY} = -0.6774 + 0.9692 \text{ LogX}$	0.7232	30	5.735	<0.0001	

INGESTA V/S PESO						
Tratamiento	Regresión	r	gl	t	P	
11.5 °C	$Y = 6.8770 + 0.5574X$	0.7738	17	5.038	0.0001	
14 °C	$Y = 12.2906 + 1.0022X$	0.7854	34	7.339	<0.0001	
18 °C	$Y = 13.3004 + 1.0933X$	0.6629	36	5.312	<0.0001	
22 °C	$Y = 13.8569 + 0.9552X$	0.6726	33	5.221	<0.0001	
26 °C	$Y = 21.2499 + 0.6718X$	0.4405	26	2.502	0.0190	

Tabla 3.-- Normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuales de las regresiones, para el metabolismo y la ingesta máxima, y de los datos, para la digestibilidad y el tiempo de tránsito. X cuad. = Estadígrafo Chi cuadrado; gl = grados de libertad; P = probabilidad asociada al estadígrafo Chi cuadrado.

RESIDUALES METABOLISMO				
Tratamiento	gl	X cuad.	P	Normal
11.5 °C	5	2.500	0.7765	sí
14 °C	5	2.953	0.7072	sí
18 °C	5	1.455	0.9183	sí
22 °C	5	4.244	0.5148	sí
26 °C	5	2.902	0.7150	sí
25% Ing. Max.	5	6.000	0.3062	sí

Barlett: X cuad. = 7.8218; gl = 5; P = 0.1664

DATOS DIGESTIBILIDAD				
Tratamiento	gl	X cuad.	P	Normal
11.5 °C	5	5.842	0.3219	sí
14 °C	5	8.200	0.1456	sí
18 °C	5	6.667	0.2466	sí
22 °C	5	2.190	0.8222	sí
26 °C	5	13.778	0.0171	no
25% Ing. Max.	5	12.613	0.0273	no

Barlett: X cuad. = 15.3098; gl = 5; P = 0.0091

DATOS TIEMPO DE TRANSITO				
Tratamiento	gl	X cuad.	P	Normal
11.5 °C	5	7.188	0.2075	sí
14 °C	5	21.483	0.0006	no
18 °C	5	10.235	0.0688	sí
22 °C	5	24.727	0.0002	no
26 °C	5	10.000	0.0075	no
25% Ing. Max.	5	3.600	0.6083	sí

Barlett: X cuad. = 24.5399; gl = 5; P = 0.0002

RESIDUALES INGESTA				
Tratamiento	gl	X cuad.	P	Normal
11.5 °C	5	6.684	0.2452	sí
14 °C	5	4.444	0.4874	sí
18 °C	5	2.421	0.7883	sí
22 °C	5	1.800	0.8761	sí
26 °C	5	5.143	0.3987	sí

Barlett: X cuad. = 7.8218; gl = 5; P = 0.1664

varianzas fueron homogéneas a través de los tratamientos. Los residuales en cambio, mostraron distribución normal y varianzas homogéneas en el caso del metabolismo y también en el caso de la ingesta.

Un análisis de las pendientes, a través de un ANCOVA, de los modelos lineales ajustados para los datos de metabolismo, revela que las pendientes no son significativamente distintas en los distintos tratamientos ($F = 0.8005$; $gl = 5, 225$; $P = 0.5503$). Como las pendientes fueron homogéneas se calculó una pendiente promedio ponderada como el mejor estimador del coeficiente alométrico del metabolismo respecto del tamaño corporal, este corresponde a:

$$b = 0.7898 \pm 0.2248$$

Los interceptos de los modelos en cambio fueron significativamente distintos (ANACOVA: $F = 11.3696$; $gl = 5, 230$; $P < 0.0001$). La variación de los interceptos del metabolismo con la temperatura y también el efecto de la restricción del alimento en el metabolismo a 18°C , es ilustrada en la Fig. 5. Existió una tendencia significativa de aumento del metabolismo con la temperatura (INDIC. CORR. PEARSON: $r = 0.385$; $n = 205$; $P < 0.0001$). Un análisis a posteriori de Tukey HSD (Sokal & Rohlf 1981), revela las diferencias específicas entre pares de tratamientos de temperatura (Tabla 4). Por otra parte, un

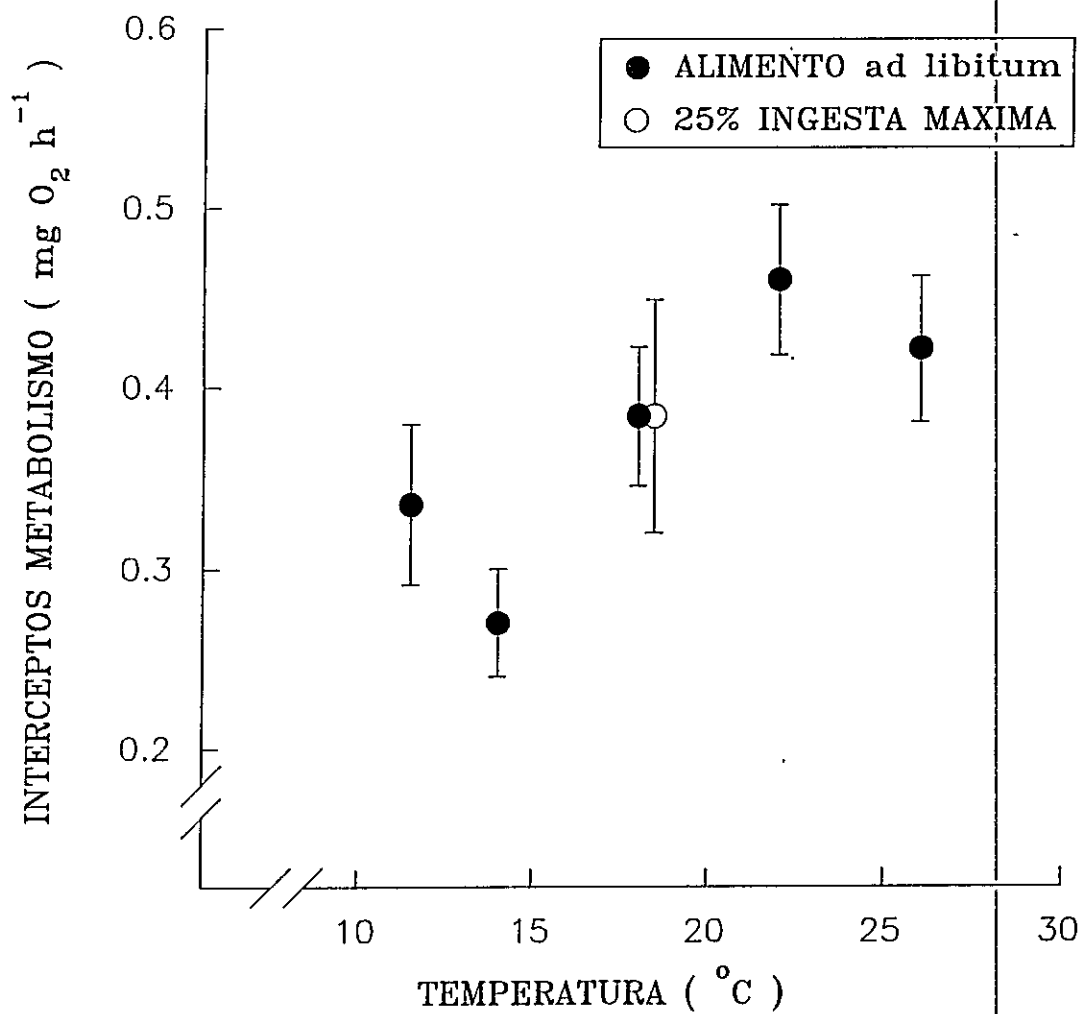


Fig. 5 Variación del metabolismo estándar en función de la temperatura y la abundancia de alimento. Se ha graficado la media de los interceptos y 2 EE en cada temperatura.

Tabla 4.-- Comparaciones a posteriori Tukey HSD entre las medias de los interceptos del metabolismo estándar por temperatura. Los valores en el interior de la tabla son las probabilidades de diferencia aleatoria asociadas a cada comparación entre pares de temperatura.

		Temperatura Ambiente			
		14 °C	18 °C	22 °C	26 °C
Temperatura Ambiente	11.5 °C	0.1176	0.4643	0.0005	0.0347
	14 °C	--	<0.0001	<0.0001	<0.0001
	18 °C	--	--	0.0385	0.6503
	22 °C	--	--	--	0.6542

ANCOVA de los interceptos para el metabolismo con ingesta ad libitum y con un 25% de la ingesta máxima, ambos determinados a 18 °C, indica que no existen diferencias significativas entre ellos ($F = 0.1150$; $gl = 1,73$; $P = 0.7354$).

La ingesta también presentó pendientes homogéneas entre los distintos modelos lineales para cada temperatura (ANCOVA: $F = 1.6597$; $gl = 4,146$; $P = 0.1625$). El coeficiente alométrico, estimado como el promedió ponderado de las pendientes de los modelos para cada temperatura, en este caso fue:

$$b = 0.9004 \pm 0.3722 \text{ (pellet / día g)}$$

Los interceptos de los modelos en cambio fueron significativamente distintos (ANCOVA: $F = 14.1410$; $gl = 4, 150$; $P < 1 \times 10^{-6}$). La Fig. 6 ilustra la variación de los interceptos de estos modelos en función de la temperatura. Al igual que para el metabolismo, se describe una tendencia significativa de aumento de la ingesta máxima de alimento con el aumento de la temperatura (INDIC. CORR. PEARSON: $r = 0.335$; $n = 156$; $P < 0.0001$), en este caso sin embargo, el análisis a posteriori de Tukey HSD, muestra que solo los peces mantenidos a 11.5 °C presentan una ingesta significativamente distinta (Tabla 5), en ellos la ingesta fue mucho menor que en los peces mantenidos a las otras temperaturas.

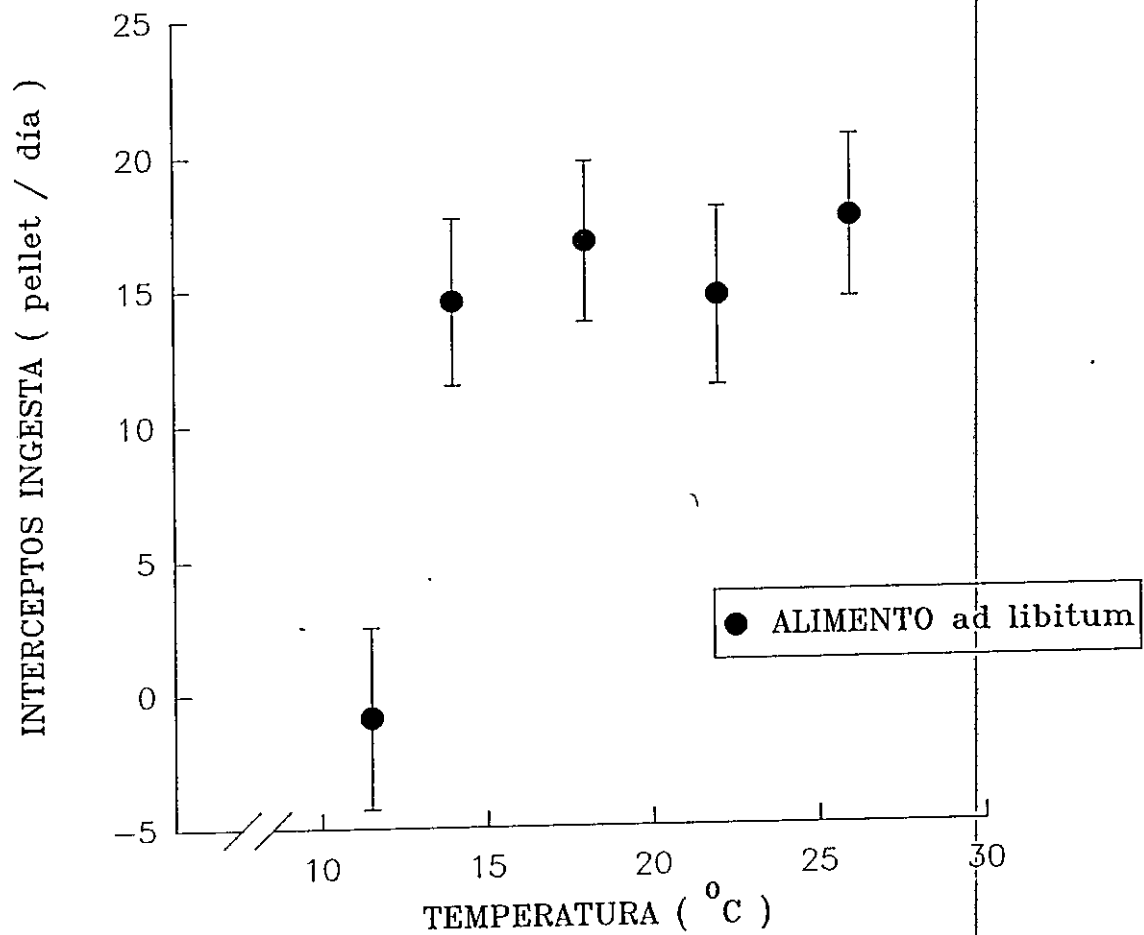


Fig. 6 Variación de la ingesta máxima de alimento en función de la temperatura. Se ha graficado la media de los interceptos y 2 EE en cada temperatura.

Tabla 5.-- Comparaciones a posteriori Tukey HSD entre las medias de los interceptos de la ingesta máxima por temperatura. Los valores en el interior de la tabla son las probabilidades de diferencia aleatoria asociadas a cada comparación entre pares de temperatura.

		Temperatura Ambiente			
		14 °C	18 °C	22 °C	26 °C
Temperatura Ambiente	11.5 °C	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
	14 °C	--	0.8455	0.9999	0.7272
	18 °C	--	--	0.8706	0.9971
	22 °C	--	--	--	0.7492

Respecto de la digestibilidad, hubo también un efecto significativo de la temperatura sobre esta variable (Kruskal-Wallis: $H = 80.1177$; $gl = 4,168$; $P < 1 \times 10^{-5}$). La tendencia general es un aumento de la digestibilidad con la temperatura (INDIC. CORR. SPEARMAN: $r_s = 0.680$; $n = 167$; $Z = 8.76$; $P < 1 \times 10^{-5}$) véase Fig. 7. Las comparaciones a posteriori, sin embargo, evidencian la existencia de dos grupos de temperaturas distintos, 11.5, 14 y 18 °C forman un grupo ya que no presentan diferencias significativas de digestibilidad entre ellos, mientras que 22 y 26 °C forman el otro grupo (Tabla 6). Por otra parte, la restricción en la abundancia de alimento a 18 °C provocó una disminución en la digestibilidad (Mann-Whitney U: $U = 172$; $Z \text{ adj.} = -4.8540$; $P = 1 \times 10^{-6}$).

El tiempo de tránsito también fue afectado por la temperatura en condiciones de alimentación ad libitum (Kruskal-Wallis: $H = 96.7567$; $gl = 4,156$; $P < 1 \times 10^{-5}$). La tendencia general, en este caso, es hacia una disminución del tiempo de tránsito con el aumento de temperatura (INDIC. CORR. SPEARMAN: $r_s = -0.783$; $n = 156$; $Z = -9.75$; $P < 1 \times 10^{-5}$) véase Fig. 8. Las comparaciones a posteriori discriminan tres grupos distintos de temperaturas, 11.5, 14 y 18 °C es el primero, 22 °C es el segundo y 26 °C es el tercero (Tabla 7). Por otra parte, el tiempo de tránsito no dependió del tamaño de la ingesta

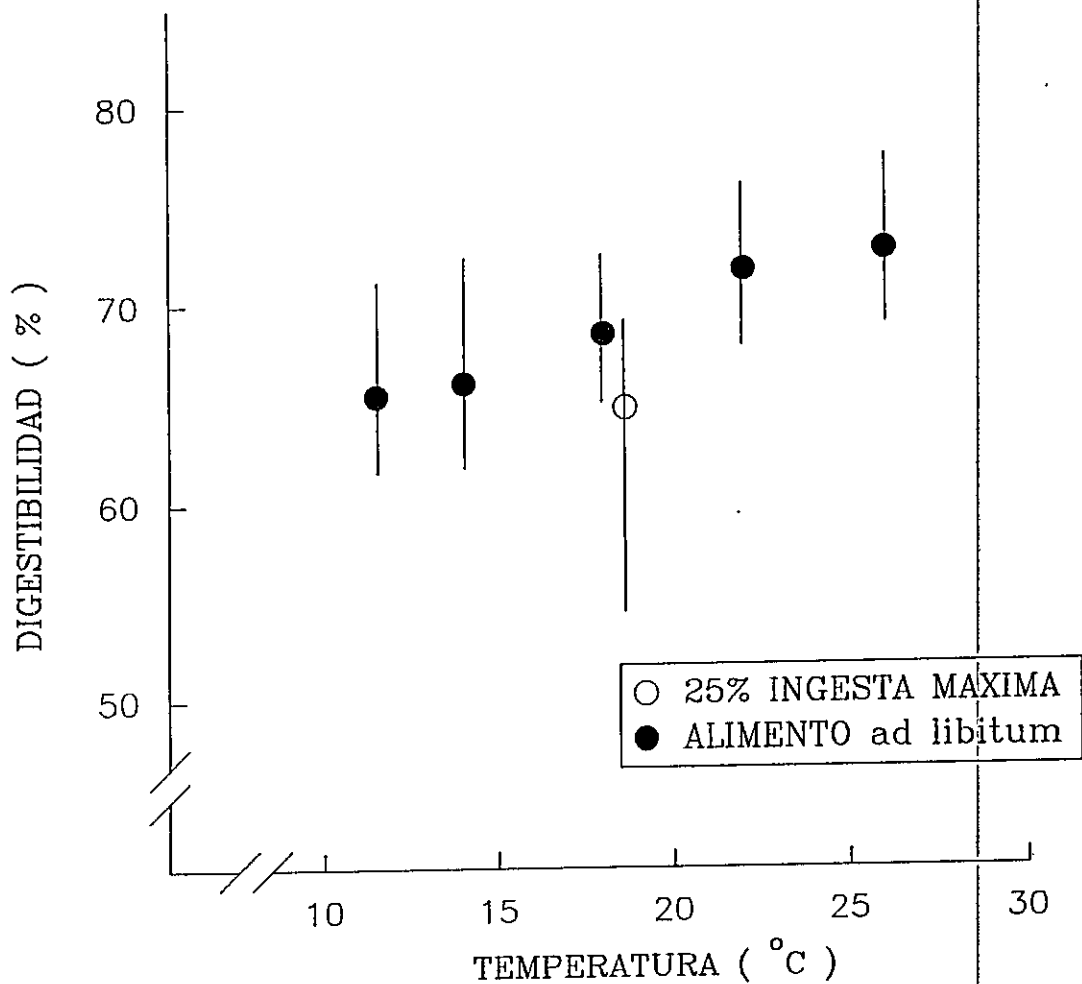


Fig. 7 Variación de la digestibilidad en función de la temperatura y la abundancia de alimento. Se ha graficado la mediana de los datos y el rango asociado a cada temperatura.

Tabla 6.-- Comparaciones a posteriori Kruskal-Wallis entre las medianas de los datos de digestibilidad por temperatura. Los valores en el interior de la tabla son las probabilidades de diferencia aleatoria asociadas a cada comparación entre pares de temperatura.

		Temperatura Ambiente			
		14 °C	18 °C	22 °C	26 °C
Temperatura Ambiente	11.5 °C	>0.05	>0.05	<0.05	<0.05
	14 °C	--	>0.05	<0.05	<0.05
	18 °C	--	--	<0.05	<0.05
	22 °C	--	--	--	>0.05

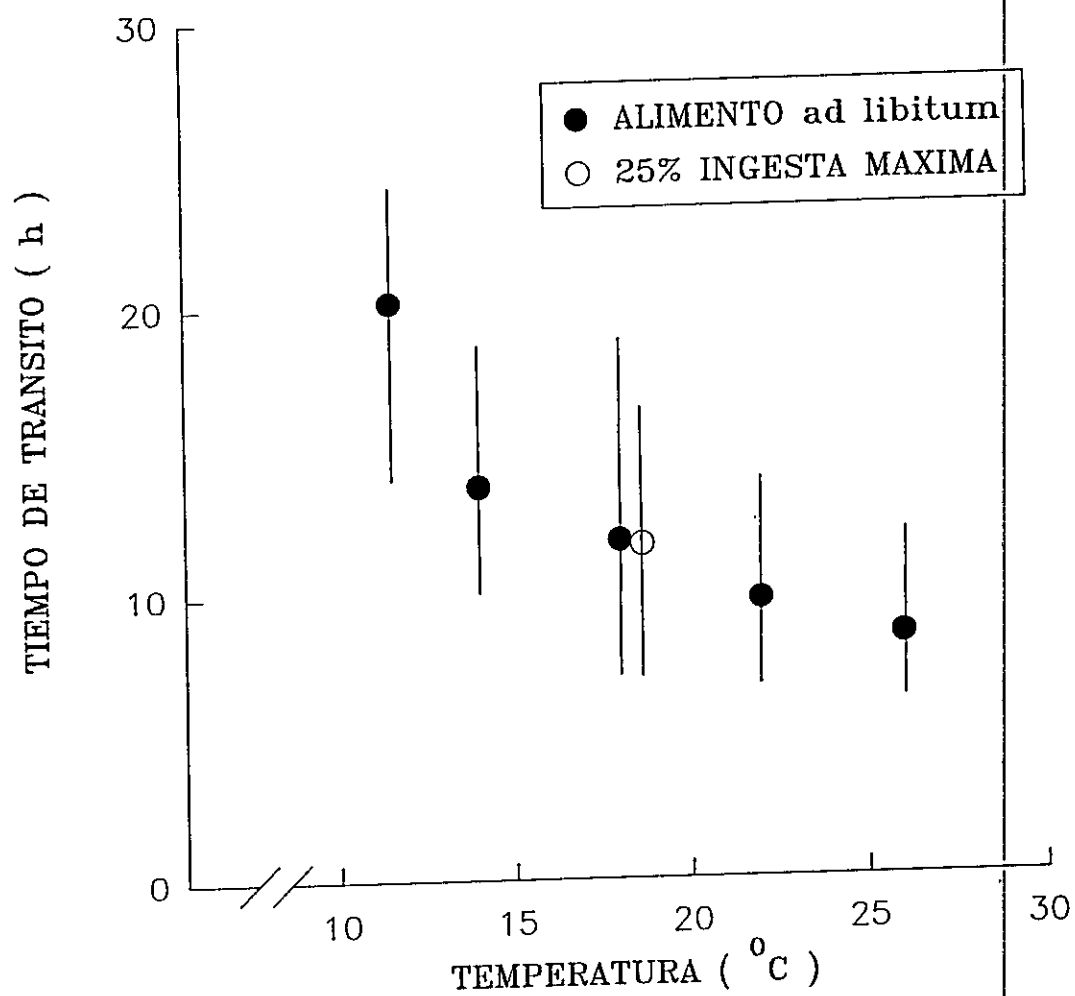


Fig. 8 Variación del tiempo de tránsito en función de la temperatura y la abundancia de alimento. Se ha graficado la mediana de los datos y el rango asociado a cada temperatura.

Tabla 7.-- Comparaciones a posteriori Kruskal-Wallis entre las medianas de los datos del tiempo de tránsito por temperatura. Los valores en el interior de la tabla son las probabilidades de diferencia aleatoria asociadas a cada comparación entre pares de temperatura.

		Temperatura Ambiente			
		14 °C	18 °C	22 °C	26 °C
Temperatura Ambiente	11.5 °C	>0.05	>0.05	<0.05	<0.05
	14 °C	--	>0.05	<0.05	<0.05
	18 °C	--	--	<0.05	<0.05
	22 °C	--	--	--	<0.05

a 18 °C (Mann-Whitney U: $U = 466$; $Z \text{ adj.} = -0.5920$; $P = 0.5539$).

Una vez caracterizados los efectos de la temperatura y la restricción del alimento en las distintas variables fisiológicas, se procedió a la realización del balance energético en condiciones ad libitum. Debido a la existencia de variables fisiológicas que dependieron del tamaño corporal, este balance se realizó, para peces hipotéticos de 5 y 40 g (Fig. 9a y 9b), aproximadamente el mismo rango de tamaños de los ejemplares utilizados en este estudio. El balance energético para B. australis, tanto de 5 g como de 40 g, fue distinto de lo esperado de acuerdo a los antecedentes de la literatura (Fig. 1a). Excepto a 11.5 °C en que las entradas de energía son claramente menores, las entradas y el gasto de energía sólo exponen una tendencia gradual de aumento con la temperatura ambiente entre 14 y 26 °C. La tasa de cambio de las entradas, en este último rango de temperaturas, sólo fue ligeramente mayor que la tasa de cambio del gasto de energía en los peces de 5 g, en los peces de 40 g, sin embargo, estas tasas fueron prácticamente iguales. La existencia de alometría en algunas variables fisiológicas determinó diferencias en los balances de energía entre peces de distinto tamaño, en los peces de 5 g el balance fue más dependiente de la temperatura que en los peces de

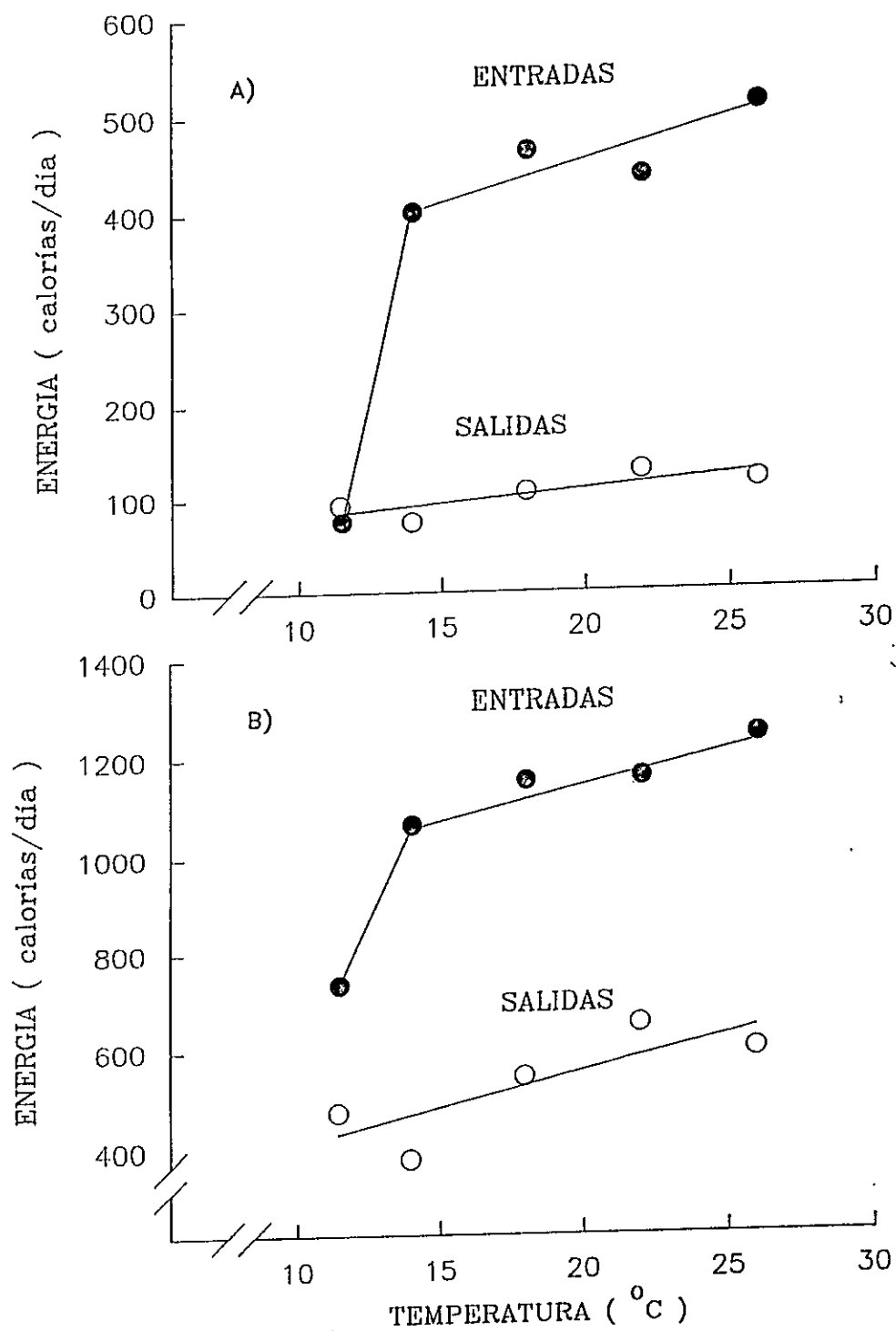


Fig. 9 Balance energético en condiciones ad libitum en función de la temperatura. a) Balance para ejemplares de B. australis de 5 g, b) balance para ejemplares de 40 g.

40 g. Esto determinaría, en condiciones de alimento ad libitum, que los peces grandes mantengan balances de energía positivos a temperaturas más bajas que los peces pequeños.

La restricción de la alimentación, ésto es la alimentación con solo un 25 % de la ingesta máxima, provocó una disminución en las entradas de energía tanto en peces de 5 g (Fig. 10a) como en peces de 40 g (Fig. 10b). Los efectos de la alometría determinaron, sin embargo, que los peces grandes fueran más afectados por esta reducción de la alimentación, en ellos el balance fue negativo en todas las temperaturas estudiadas. Tanto en peces de 5 g como de 40 g existió un aumento del gasto y las entradas de energía con la temperatura en el rango de 14 a 26 °C, aunque en este caso la tasa de cambio del gasto fue ligeramente mayor que la tasa de cambio de las entradas en los peces de 40 g, mientras que en los peces de 5 g estas tasas fueron muy similares. De estos análisis energéticos, para cada tratamiento de abundancia de alimento y para cada tamaño de peces, se puede inferir que no existe una temperatura "óptima" en que el balance de energía sea claramente superior.

Los resultados de los experimentos de termorregulación conductual indican que B. australis tiene preferencias térmicas, éstas no obstante, fueron independientes del

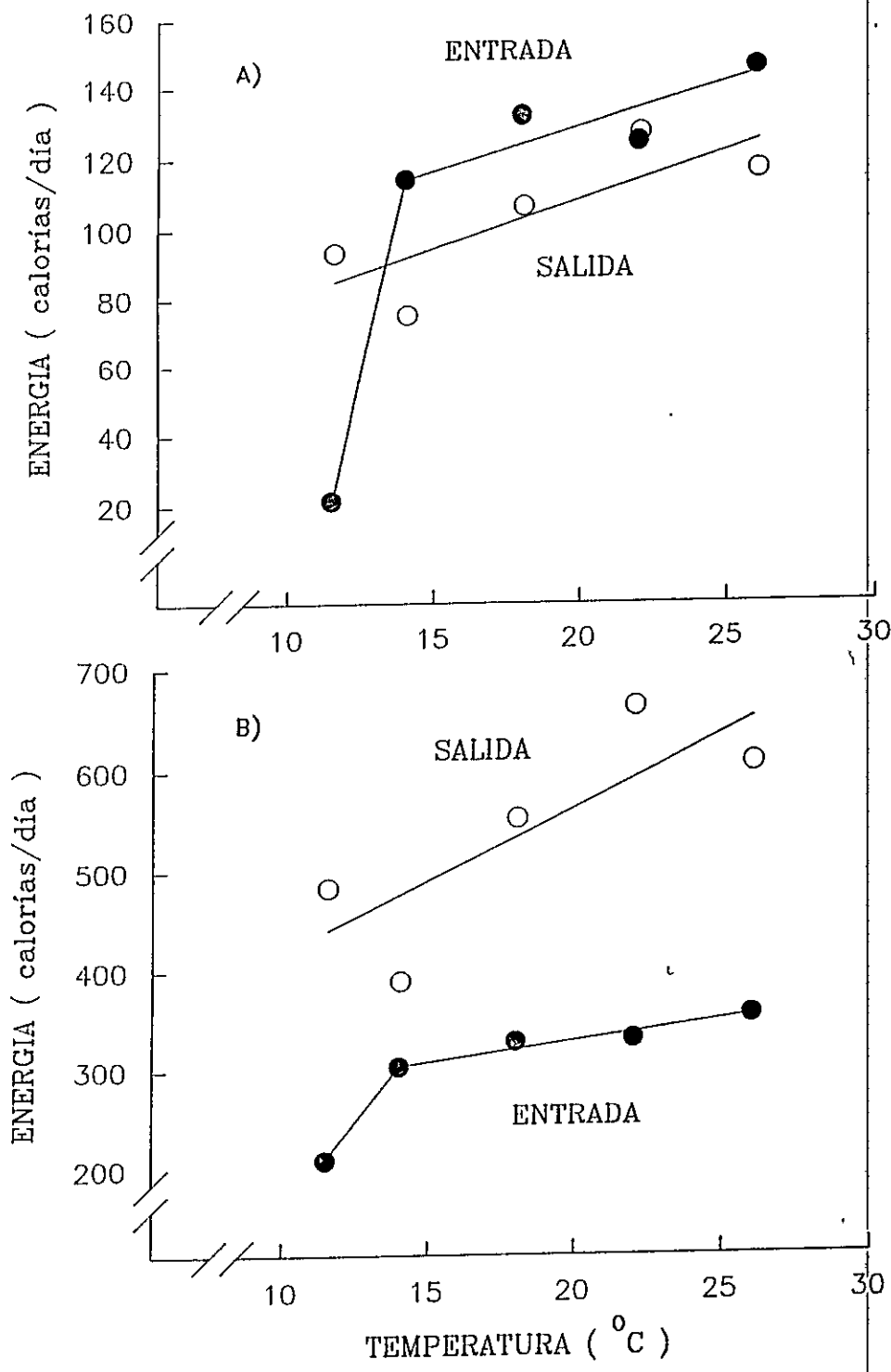


Fig. 10 Balance energético en condiciones de alimento restringido (25% de la ingesta máxima) en función de la temperatura. a) Balance para ejemplares de B. australis de 5 g, b) balance para ejemplares de 40 g.

tamaño corporal y de la abundancia de alimento (Fig. 11). Para peces entre 3 y 51 g de peso corporal, el rango de las modas de las temperaturas preferidas fue de 6 °C (entre 19 y 25 °C) en condiciones de alimento ad libitum, y solo de 3 °C (entre 20 y 23 °C) en condiciones de alimento restringido, ambos rangos fueron significativamente menores que el rango esperado (10,7 °C) bajo una distribución aleatoria de modas de temperaturas preferidas en el gradiente térmico (PRUEBA ALEATORIEDAD (para 1000 rangos aleatorios): Alimento ad libitum: Rango = 6; P = 0.002. Alimento restringido: Rango = 3; P < 0.001). Por otra parte, el análisis de correlación no demostró una dependencia consistente entre las temperaturas preferidas y el tamaño corporal de los individuos, en condiciones ad libitum se encontró correlación negativa significativa entre las temperaturas preferidas y el peso de los ejemplares (INDIC. CORR. SPEARMAN: $r_s = -0.586$; $n = 15$; $Z = 2.19$; $P = 0.0286$), sin embargo, los mismos peces alimentados con un 25% de la ingesta máxima mostraron una correlación no significativa entre estas variables (INDIC. CORR. SPEARMAN: $r_s = -0.263$; $n = 15$; $Z = 0.98$; $P = 0.3270$). Estos resultados podrían ser interpretados, a primera vista, como un efecto diferencial por tamaño corporal de la restricción de la alimentación en la temperatura preferencial, los peces pequeños tienden a disminuir sus

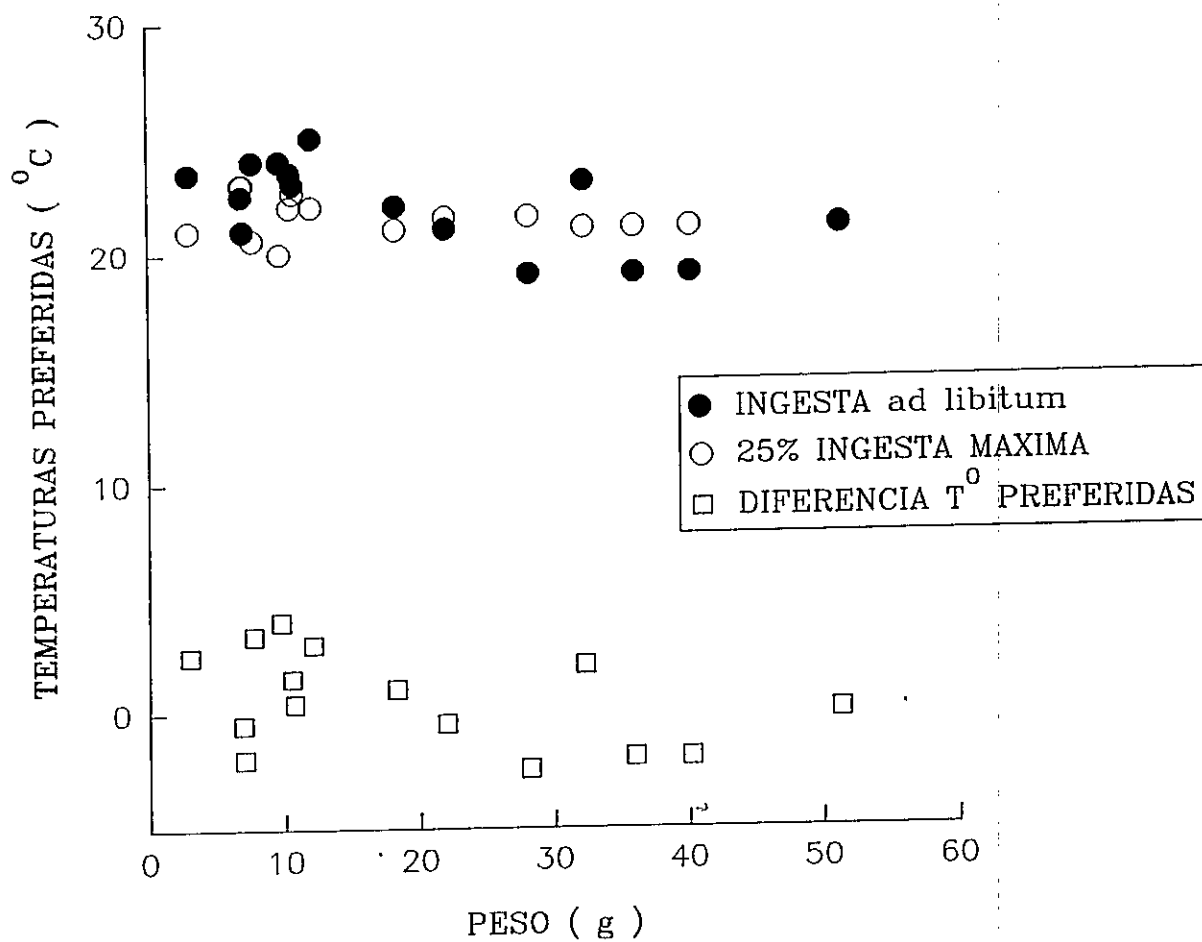


Fig. 11 Moda de las temperaturas elegidas por *B. australis* en función de su peso, en condiciones de alimentación ad libitum y alimentados con un 25% de la ingesta máxima. Se ha graficado además la diferencia entre las modas de las temperaturas elegidas por los peces sometidos a ambos tratamientos.

preferencias térmicas mientras que los peces grandes las mantienen. No obstante, la diferencia entre las modas de las temperaturas preferidas con alimento ad libitum y las preferidas con un 25% de la ingesta máxima con respecto al tamaño corporal (graficada también en la Fig. 11), permite verificar que la tendencia anteriormente descrita no es significativa (INDIC. CORR. SPEARMAN: $r_s = -0.402$; $n = 15$; $Z = 1.50$; $P = 0.1340$). Debido a que la diferencia entre las modas de la temperaturas preferidas con ambos tratamientos de abundancia de alimento fue independiente del tamaño corporal se evaluó un posible cambio en la conducta termorregulatoria a través de la prueba no paramétrica de Wilcoxon, ésta prueba no demostró diferencias significativas en la conducta termorregulatoria de B. australis frente a cambios en la abundancia de alimento (WILCOXON: $T^+ = 67$; $n = 15$; $P = 0.1955$).

DISCUSION

Crowder y Magnuson (1983) han propuesto que el análisis conjunto de la variabilidad espacial y temporal de la temperatura ambiente y de la abundancia de alimento, permitiría comprender la conducta termorregulatoria de los peces, ya que en estos organismos ambos factores han sido estrechamente relacionados a la ganancia de energía. Sin embargo, de acuerdo con los resultados de esta tesis, la generalidad de esta última afirmación se cuestiona. B. australis en un rango amplio de temperaturas (14 - 26 °C) presenta un balance de energía que es independiente de la temperatura tanto en condiciones ad libitum como en condiciones de restricción de la abundancia de alimento. Como consecuencia de ello no es posible aludir razones energéticas para que B. australis de cualquier tamaño corporal, dentro de ese rango de temperaturas, manifieste alguna preferencia térmica, ni tampoco adecuaciones de esa conducta frente a cambios en la abundancia de alimento. B. australis sin embargo, fue selectivo respecto de las temperaturas presentes en un gradiente, aunque esta selectividad fue independiente del tamaño de los ejemplares y también de la abundancia de alimento.

De este modo, las preferencias térmicas exhibidas por B.

australis, si bien podrían estar relacionadas a la adecuación biológica de los individuos de esta especie, no tendrían una base directamente energética. Una alternativa interesante, que puede estar muy relacionada a la adecuación biológica de cualquier especie, es la expansividad de actividad, es decir, la diferencia entre el gasto energético de actividad aeróbica máxima y el gasto del metabolismo estándar. Esta expansividad depende de un modo no lineal de la temperatura en peces (Brett & Grove 1979), de modo que es posible definir una temperatura óptima donde este índice es máximo. La elección por los peces de esta temperatura óptima tendría gran valor adaptativo, ya que permitiría mayores probabilidades de escape ante depredadores y también un mejor desempeño en la captura de presas.

La independencia del balance de energía en un rango amplio de temperaturas, sea en condiciones ad libitum o de restricción en la abundancia de alimento, se debió a que la mayoría de las variables fisiológicas estudiadas en B. australis no respondieron de acuerdo con lo esperado en base a los antecedentes de la literatura. Además la restricción de la alimentación no provocó ninguna de las respuestas compensatorias predichas en base a la teoría de digestión óptima (Sibly 1981). A continuación se discuten los resultados para cada una de estas variables

respecto de los efectos de la temperatura y la abundancia de alimento.

1. TEMPERATURA

A pesar de que la temperatura afecta en forma significativa a todas las variables fisiológicas estudiadas, las respuestas fueron poco pronunciadas. Así, el metabolismo solo cambió gradualmente con la temperatura en todo el rango estudiado. Sin embargo, otros peces también exhiben un patrón similar de cambio frente a la temperatura ambiente. Carassius auratus y Micropterus salmoides, por ejemplo, exhiben tasas metabólicas estándar que dependen poco de la temperatura en comparación con individuos de Oncorhynchus nerka y Ameirus nebulosus (Brett & Groves 1979). Con respecto a la digestibilidad, también se han encontrado respuestas poco claras. En Cyprinodon n. nevadensis por ejemplo, sólo se ha documentado una tendencia de aumento de la digestibilidad con la temperatura entre 20 y 32 °C, pero esta tendencia no es significativa, a temperaturas más bajas, no obstante, la digestibilidad fue inferior (Gerking & Lee 1983). La aparente independencia de la temperatura que presenta la ingesta de B. australis entre 14 y 26 °C, también ha sido

documentada, aunque a temperaturas menores (10 - 20 °C), en Oncorhynchus nerka (Brett *et al.* 1969). Por último, respecto del tiempo de tránsito, los antecedentes de la literatura para peces (Brett & Higgs 1970) y otros organismos ectotermos (Waldschmidt 1885; Zimmerman & Tracy 1988; Marken 1991) concuerdan en documentar una relación inversa entre el tiempo de tránsito, y medidas fisiológicas relacionadas (tasa de evacuación gástrica), con la temperatura ambiente al igual que los resultados de este trabajo.

2. ABUNDANCIA DE ALIMENTO

La abundancia de alimento, al contrario de la temperatura, solo produjo efecto significativo en una de las variables fisiológicas estudiadas, la digestibilidad. En esta última no obstante, la respuesta fue en un sentido contrario a la predicción de la teoría de digestión óptima de Sibly (1981). Respecto del metabolismo, la literatura documenta efectos sobre la acción dinámica específica (Beamish 1974), la tasa metabólica de actividad o rutina (Paloheimo & Dickie 1966; Solomon & Brafield 1972), y también sobre la tasa metabólica estándar (Javaid & Anderson 1967; Dickson & Kramer 1971). Sin embargo, los antecedentes de la literatura acerca de la tasa metabólica

estándar no son comparables con los resultados de éste estudio, esto porque las tasas metabólicas estándar fueron medidas en condiciones no postadsortivas (después de dos días de ayuno) en esos estudios, mientras que en éste estudio se midió el metabolismo estándar en condiciones postadsortivas.

Frente a una restricción de la alimentación, los procesos de digestibilidad y el tiempo de tránsito presentaron un comportamiento contrario a lo esperado en base a la teoría de digestión óptima de Sibly (1981). Según este autor, cuando la disponibilidad de alimento en el ambiente es limitada, los organismos podrían digerir óptimamente reteniendo el alimento el mayor tiempo posible en sus tractos digestivos incrementando la eficiencia digestiva, esto es, la extracción de nutrientes y energía del alimento consumido. Los resultados de trabajos experimentales realizados por otros investigadores, en peces y otros organismos ectotermos, aportan evidencia a favor de esta hipótesis (Solomon & Brafield 1972; Elliot 1976a, b; Brett & Groves 1979; Waldschmidt et al. 1986). B. australis sin embargo, mantiene igual el tiempo de tránsito frente a una restricción del alimento y la digestibilidad disminuye. No obstante las razones energéticas aludidas para el aumento de la digestibilidad, también es posible argumentar razones energéticas para un cambio en el

sentido contrario de esta variable. Las demandas energéticas del tracto digestivo son altas debido a que los enterocitos poseen altas tasas de recambio (Secor et al. 1994). De hecho, pueden representar una parte importante del costo metabólico total en endotermos (Koong et al. 1983). Dado estas altas demandas de energía, es esperable que ocurran cambios morfológicos y funcionales en el tracto digestivo que disminuyan estos costos cuando los aportes energéticos que puede proporcionar esta estructura son reducidos. Evidencia en favor de esta argumentación ha sido descrita por Secor et al. (1994) en la serpiente Crotalus cerastes. Este organismo tiene un régimen de alimentación natural, del tipo "sit and wait", que contempla eventos de alimentación seguida por períodos prolongados de ayuno (aproximadamente 30 días). En este último período, donde la adquisición de energía y nutrientes desde el ambiente es nula, se produce una lenta atrofia del tracto digestivo acompañada por la disminución de sus habilidades digestivas, esto es, una disminución del transporte activo de aminoácidos y azúcares. Frente a una disminución abrupta de la cantidad de alimento consumido, es posible que se produzcan cambios en el tracto digestivo similares a los que se producen con el ayuno total de los organismos. Debido a que estos cambios en el tracto digestivo de cualquier organismo serían graduales, es

probable que inicialmente la digestibilidad aumente producto de que una menor cantidad de alimento está siendo procesada por una estructura construida para procesar un exceso de alimento. Las discrepancias entre los resultados de otros investigadores relativos a los resultados de este estudio, podrían ser explicados sobre esta base. Lamentablemente, la metodología de aquellos trabajos no hace mención a los tiempos de medición de la digestibilidad; en este trabajo las mediciones de la digestibilidad fueron realizadas aproximadamente una semana después de iniciado el tratamiento.

3. POSIBLES IMPLICANCIAS ECOLOGICAS

No obstante el escaso aporte del análisis energético para el caso de B. australis, para predecir algún tipo de conducta termorregulatoria entre los 14 y 26 °C, este sí genera una predicción en temperaturas menores. En base a los resultados aquí obtenidos, se puede postular que sería de gran valor adaptativo para los peces pequeños de B. australis evitar, en la medida de lo posible, temperaturas bajo los 14 °C, esto porque en ellas caen en balances energéticos negativos en cualquier nivel de abundancia de alimento. Este resultado podría tener consecuencias sobre la distribución espacial de B. australis en su ambiente

natural.

En un ambiente heterotérmico estos peces presentarían segregación espacial por tamaño, con los individuos juveniles restringidos a parches con mayor probabilidad de experimentar temporalmente temperaturas sobre los 14 °C. Esta predicción, es consistente con los patrones de distribución general de los peces de cualquier especie en la naturaleza. Los peces juveniles se encuentran más frecuentemente en aguas superficiales y más cálidas que los adultos (McCauley & Huggins 1979). B. australis aparentemente se ajusta a este patrón, aunque no se han registrado las temperaturas preferidas en las descripciones de los habitat de esta especie, los juveniles se ubican cerca de los macizos de algas, en aguas tranquilas y de escasa profundidad (Duarte et al. 1971). Esta predicción no obstante, debe tomarse con cautela, ya que existen al menos dos factores ambientales adicionales que pueden generar este mismo patrón de distribución espacial en los peces, estos son: 1) la velocidad del agua en los ríos, y 2) el riesgo de depredación. De estos tres factores ambientales, que hipotéticamente influyen la distribución espacial de los peces de acuerdo a su clase de tamaño, solo el riesgo de depredación presenta evidencia experimental en peces. De acuerdo con la disminución del riesgo de depredación debida al aumento en el tamaño

corporal (Werner & Gilliam 1984), solo la menor de tres clases de tamaños estudiadas del pez Lepomis macrochirus cambia sus preferencias desde un habitat lacustre abierto hacia habitat periféricos vegetados en presencia del depredador Micropterus salmoides (Werner et al. 1983). En tanto, la velocidad del agua en los ríos, podría generar segregación espacial por tamaño porque, por una parte, los gastos del metabolismo de actividad natatoria son más dependientes de la velocidad del agua en los individuos pequeños que en los individuos grandes de una especie (Hill & Grossman 1993), y por otra parte, debido a que la velocidad del agua es mayor en la parte central relativo a las riberas de los ríos (Allan 1995), los peces pequeños podrían elegir ambientes de ribera porque en ellos tienen menores gastos por actividad natatoria. Cabe destacar, que la segregación espacial por tamaño de los individuos descrita en peces, puede ser un fenómeno multicausal, de modo que estos tres factores descritos, y probablemente también otros factores, pueden actuar conjuntamente en la generación de estos patrones, la prevalencia de alguno de estos factores sobre otros entonces dependería de las características particulares de los sistemas fluviales estudiados.

En escalas espaciales mayores el patrón de distribución espacial de B. australis también sería afectado. Es

probable que los individuos juveniles de B. australis a lo largo del curso de un río tengan una distribución más restringida relativo a la distribución espacial de los individuos adultos. Así mismo, la distribución latitudinal de esta especie puede ser limitada, en el extremo sur de Chile, por restricciones impuestas por la temperatura del agua que afectaría la asimilación de recursos para el crecimiento de los individuos juveniles. Otra posible implicancia, de la respuesta de B. australis frente a la temperatura, es sobre los patrones de crecimiento que pueden exhibir poblaciones de distintas latitudes. Las poblaciones de B. australis cercanas al límite sur de distribución de la especie podrían exhibir tasas de crecimiento menores que las poblaciones que habitan latitudes menores, esto debido a que los individuos juveniles de esta especie cerca del límite sur de su distribución pueden encontrarse más frecuentemente en parches con temperaturas bajas, y así, por balances energéticos negativos, inadecuadas para su crecimiento.

4. CONSIDERACIONES FINALES

Cabe destacar que la elección del tipo de organismo puede haber sido trascendente en la obtención de los resultados de esta tesis. B. australis posee una amplia

distribución geográfica en Chile, 33° a 42° Latitud Sur, (Arratia 1981) sobreviviendo en un rango también amplio de temperaturas, entre menos de 10 °C (U. Austral de Chile 1985) y más de 20 °C (U. de Chile, en preparación). Además por tratarse de un pez que habita una zona temperada, experimentaría a nivel local en un ciclo estacionales y también diarios, grandes variaciones en la temperatura del agua (Crawshaw 1977), en ríos de estas zonas climáticas se describen variaciones diarias de temperatura de casi 10 °C entre la mínima y la máxima temperatura (Allan 1995). Todas estas características permitirían clasificarlo a priori como un organismo euritermo (tolerancias térmicas amplias).

Es probable que, aquellos organismos ectotermos clasificados como euritermos, presenten respuestas en sus variables fisiológicas y también balances energéticos más independientes de la temperatura relativo a organismos estenotermos (tolerancias térmicas estrechas). El metabolismo respiratorio de los reptiles parece comportarse de este modo. En varias especies de lagartijas, aquellas más euritermas presentan metabolismo con valores de Q_{10} más bajos (Al-Sadoon 1985; Labra & Rosenmann 1994). De este modo no todos los organismos ectotermos presentarían ganancias netas de energía estrechamente relacionadas a la temperatura, un supuesto subyacente en

las proposiciones de Crowder y Magnuson (1983). Dentro de un gradiente de organismos euritermos - estenotermos es probable que exista también un gradiente en el grado de dependencia de las variables fisiológicas, y también del balance de energía de los organismos, con respecto a la temperatura.

Los resultados de este estudio demuestran que la variabilidad ambiental, en cuanto a la abundancia de alimento y la temperatura ambiente, afectan la energética de B. australis. Sin embargo, en un rango amplio de temperaturas no existieron bases de naturaleza energética para predecir la conducta termorregulatoria de B. australis en alguna condición de abundancia de alimento. En este respecto, cabe destacar que la energía tampoco se relaciona de un modo consistente con los resultados de los experimentos de termorregulación conductual en peces realizados por otros investigadores (Javaid & Anderson 1967; Reynolds & Thomson 1974; Reynolds & Casterlin 1979; Crowder & Magnuson 1983), no todas las especies redujeron su temperatura preferencial con el decremento de la alimentación. Los tipos de respuestas, encontradas en estos peces, plantean cautela acerca del uso generalizado de la energía como la moneda de cambio a través de la cual se estima la adecuación biológica de los organismos (Pyke et al. 1977), más aún cuando se plantea al balance de

energía como la explicación global de la distribución y abundancia de los organismos en gradientes ambientales múltiples (Hall et al. 1992). Organismos como B. australis pueden presentar distribuciones y abundancias a lo largo de gradientes ambientales que no obedecen a la maximización del balance de energía, pero sí, posiblemente, a la maximización de la adecuación biológica.

BIBLIOGRAFIA

Allan J.D. (1995). Stream Ecology: structure and function of running waters. Chapman & Hall publication. 388 p.

Al-Sadoon M.K. (1986). Influence of a broad temperature range on the oxygen consumption rates of three desert lizard species. *Comp. Biochem. Physiol.* 84A(2): 339-344.

Barham W.T. & Schoonbee H.J. (1991). A comparison of the effects of alternating current electroanesthesia, rectified current electroanesthesia and chemical anesthesia of the blood physiology of the freshwater bream Oreochromis mossambicus (Peters)-II. The effect on haematocrit, haemoglobin concentration, red cell count, mean cell volume, mean cell haemoglobin and mean cell haemoglobin concentration. *Comp. Biochem. Physiol.* 98A(2): 179-183.

Beamish F.W.H. (1974). Apparent specific dynamic action of largemouth bass Micropterus salmoides. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 31: 1763-1769.

Beitinger T.L. & Fitzpatrick L.C. (1979). Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *Amer. Zool.* 19: 319-329.

Brett J.R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka). *A. Zoologist.* 11: 99-113.

Brett J.R., Shelbourn J.E & Shoop C.T. (1969). Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 26: 2363-2394.

Brett J.R. & Higgs D.A. (1970). Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 27: 1767-1779.

Brett J.R. & Grove D.D. (1979). Physiological Energetics. En: Hoar W.S., Randall D.J. & Brett J.R.(eds) *Fish Physiology.* pp 279-352, Volumen VIII. Bioenergetics and Growth. Academic Press. Inc.

Campos H. (1973). Lista de peces de aguas continentales

de Chile. Not. Mens. Mus. Hist. Nat. (Chile). 14(162): 3 - 9.

Crawshaw L.I. (1977). Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. J. Fish. Res. Bd. Canada. 34: 730-734.

Crowder L.B. & Magnuson J.J. (1983). Cost-benefit analysis of temperature and food resource use: A synthesis with examples from the fishes. En Aspey W.P. & Lustick S.I. (eds) Behavioral Energetics. pp 189-221. Ohio State Univ. Press, Columbus, Ohio.

Dickson I.W. & Kramer R.H. (1971). Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (Salmo gairdneri). J. Fish. Res. Bd. Canada. 228: 587-596.

Duarte W., Feito R., Jara C., Moreno C. & Orellana A.E. (1971). Ictiofauna del sistema hidrográfico del Río Maipo. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 32: 227-268.

Elliot J.M. (1975). The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on reduced rations. J. Anim. Ecol. 44(3): 823-842.

Elliot J.M. (1976a). Energy losses in the waste products of brown trout (Salmo trutta L.). J. Anim. Ecol. 45(2): 561-580.

Elliot J.M. (1976b). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. J. Anim. Ecol. 45(3): 923-948.

Fange R. & Grove D.D. (1979). Digestion. En: Hoar W.S., Randall D.J. & Brett J.R. (eds) Fish Physiology. pp 161-260, Volumen VIII. Bioenergetics and Growth. Academic Press. Inc.

Gerking S.D. & Lee R.M. (1983). Thermal limits for Growth and reproduction in the deserpupfish Cyprinodon n. nevadensis). Physiol. Zool. 56(1): 1-9.

Hainsworth F.R. & Wolf L.L. (1978). The economics of temperature regulation and torpor in nonmammalian organisms. En: Wang C.H. & Hudson J.W. (eds) Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis. pp 147-184. Academic Press, New York and London.

Hall C.A.S., Stanford J.A. & Hauer F.R. (1992). The distribution and abundance of organism as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos*. 65: 377-390.

Hill J. & Grossman G.D. (1993). An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology*. 74(3): 685-698.

Javald M.Y. & Anderson J.M. (1967). Influence of Starvation on selected temperature of some salmonids. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 24(7): 1515-1519.

Labra M.A. & Rosenmann M. (1994). Energy metabolism and evaporative water loss of *Pristidactylus* lizard. *Comp. Biochem. Physiol.* 109A(2): 369-376.

Marken W.D. (1992). Digestion in an ectothermic herbivore, the green iguana (*Iguana iguana*): Effect of food composition and body temperature. *Physiol. Zool.* 65(3): 649-673.

McCauley R.W. & Huggins N.W. (1979). Ontogenetic and non-thermal effects on thermal preferenda of fish. *Amer. Zool.* 19: 267-271.

Paloheimo J.E. & Dickie L.M. (1966). Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J. Fish. Bd. Canada*. 23(6): 869-908.

Pyke G.H., Pulliam H.R. & Charnov E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quartely Review of Biology*. 52(2): 137-154.

Reynolds W.W. & Thomson. (1974). Responses of young gulf grunion, *Leuresthes sardina*, to gradient of temperature, light, turbulence and oxigen. *Copeia*. 1974: 747-748.

Reynolds W.W. & Casterlin M.E. (1979). Behavioral thermoregulation and the "Final Preferendum" paradigm. *Amer. Zool.* 19: 211-224.

Secor S.M., Stein E.D. & Diamond J. (1994). Rapid upregulation of snake intestine in response to feeding: a new model of intestinal adaptation. *Am. J. Physiol.* 266 (Gastrointest. Liver Physiol. 29): G695-G705.

Sibly R.M. (1981). Strategies in digestion and

defecation. En: Townsend C.R. & Calow P. (eds.) *Physiological Ecology*. pp. 109-139. Blackwell Sci. Publ., Oxford.

Siegel S. & Castellan N.J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. second edition. McGraw - Hill Book Company.

Sokal R.R. & Rohlf F.J. (1981). *Biometry*, second edition. W.H. Freeman & Co. , San Francisco, California.

Solomon D.J. & Brafield A.E. (1972). The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.). *J. Anim. Ecol.* 41(3): 699-718.

Universidad Austral de Chile. (1985). Investigación de la capacidad de cultivo de salmónidos de las principales hoyas hidrográficas del país. II Antecedentes limnológicos hoyo lago Villarrica. Director de proyecto: Hugo Campos. Convenio IFOP - U. Austral de Chile. 521 pp.

Universidad de Chile. (1995). Rol del material particulado en aguas de riego. Director de proyecto: Irma Vila. Convenio Ministerio de Obras Públicas (DGA) - U. de Chile.

Vila I., Soto D. & Bahamondes I. (1981). Age and growth of *Basilichthys australis* Eingenmann 1927 in Rapel Reservoir, Chile. (Pisces, Atherinidae). *Stud. Neotrop. Fauna.* 16: 9-22.

Waldschmidt S.R., Jones S.M. & Porter W.P. (1986). The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time, and digestive coefficient in the lizard *Uta stansburiana*. *Physiol. Zool.* 59(3): 376-383.

Werner E.E., Gilliam J.F., Hall D.J. & Mittelbach G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology.* 64(6): 1540-1548.

Werner E.E. & Gilliam J.F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393-425.

Wetzel R.G. (1981). *Limnología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.