

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE *PETENIA KRAUSSII* (PISCES: CICHLIDAE) SOMETIDOS A CAMBIOS DE TEMPERATURA.

MARÍA ISABEL SEGNINI DE BRAVO & K. S. CHUNG.

Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná-Venezuela.

RESUMEN: En el presente trabajo se describen algunas características fisiológicas de *Petenia kraussii* sometida a diferentes temperaturas de aclimatación (21, 23, 27, 30 y 33°C). La resistencia térmica fue determinada por los métodos de Máximo (Mínimo) Térmico Crítico (MTC), Temperatura Letal media (TLM) y Última Temperatura Letal Incipiente (UTLI). Los resultados obtenidos en cada uno de los métodos utilizados muestran que la temperatura de aclimatación influye en forma directa sobre la tolerancia térmica.

ABSTRACT: Some physiological responses to temperature changes of *Petenia kraussii* subjected to several acclimation temperatures (21, 23, 27, 30 and 33°C) are described. The thermal strength was measured by the methods of Critical Thermal Maximum (Minimum) (MTC), Median Lethal Temperature (TLM) and Upper Incipient Lethal Temperature (UTLI). The results obtained in each method used showed that acclimation temperature influences directly on thermal tolerance.

INTRODUCCION

La temperatura es un factor abiótico de gran importancia para la vida acuática (STAUFFER, 1986; HOLTBY, 1988; FERNÁNDEZ & RATIN, 1989). Ella limita la distribución de las especies y al mismo tiempo rige su índice de actividad (BROWN, 1989). En términos generales, las actividades vitales ocurren solamente entre 0 y 40°C aproximadamente algunos organismos viven en límites muy amplios de temperatura (euritérmicos), mientras que otros lo hacen en límites muy estrechos (estenotérmicos). Experimentalmente se ha comprobado que un aumento controlado de la temperatura influye directamente sobre la tasa de crecimiento de los peces (CHUNG, 1985; PEPIN, 1991). En todo caso, se ha determinado que las temperaturas extremas pueden causar la muerte, mientras que las temperaturas subletales pueden retardar el crecimiento, desove y otras actividades biológicas (CHUNG, 1985; LEMONS & CRAWSHAW, 1985; JOBBLING, 1988; YAGI et al, 1990). También la temperatura involucra alteraciones funcionales y estructurales de los organismos a través de cambios en la concentración osmótica, llegando hasta modificar el comportamiento de una especie dentro de un ecosistema (BOUBBEE et al., 1991).

La fluctuación térmica, como un factor del medio externo, incide sobre los organismos y la habilidad que ellos poseen para adaptarse se conoce como "Tolerancia térmica" (NEGUS et al., 1987). Estos rangos de tolerancia

varían según la especie y su adaptabilidad puede ser influenciada por la aclimatación, término que se usa particularmente referido a la compensación del organismo frente a un solo factor ambiental, temperatura (STAUFFER, 1986; MARTIN, 1988). El período de aclimatación es muy importante, ya que involucra cambios fisiológicos entre límites controlables (PICKERING, 1981).

Para la determinación de la tolerancia térmica en poiquiloterms, existen varios métodos:

MÁXIMO TÉRMICO CRÍTICO (MTC): Este término fue definido por COWLES & BOGERT (1944) como el "punto térmico en el cual la actividad locomotora llega a ser desorganizada y el organismo pierde su capacidad para escapar de condiciones que lo conducirían irremediablemente a su muerte". LOWE & VANCE (1955) y HUTCHISON (1961) modificaron este enunciado en base a una metodología estándar y definieron el punto final como el comienzo brusco de espasmos musculares.

MÉTODO DE TEMPERATURA LETAL MEDIA (TLM): Está definida como aquella temperatura a la cual el 50% de los organismos mueren al ser transferidos desde su temperatura de aclimatación a la temperatura de prueba. Consiste en medir la resistencia a diferentes temperaturas constantes durante distintos períodos de tiempo, elevando o disminuyendo aquella a partir de una previa de aclimatación. Este método proporciona información más detallada sobre la

tolerancia térmica de un organismo, pero tiene algunas dificultades para su realización como son: el requerimiento de un gran número de organismos de prueba y un equipo costoso debido al uso de cámaras de aclimatación a temperaturas constantes.

MÉTODO DE ÚLTIMA TEMPERATURA LETAL ALTA (BAJA) INCIPIENTE (UTLI): Definida como la última temperatura a la cual el pez puede aclimatarse. Después de esa temperatura, el organismo no presenta comportamiento normal, es decir, se alteran sus funciones metabólicas (CHUNG, 1985). En la última temperatura letal baja incipiente, el pez puede llegar a inmovilizarse y el movimiento opercular es mínimo, dando la impresión de que estuviese anestesiado o muerto (CHUNG, 1980).

El método UTLI es utilizado, generalmente, para proporcionar más información sobre la tolerancia térmica de organismos de sangre fría como una respuesta al medio ambiente. HUTCHISON (1961) y FRY (1967) deducen que los resultados de UTLI son valiosos para análisis fisiológicos porque proporcionan un modelo detallado de respuesta y tienen un significado más ecológico para organismos acuáticos que para anfibios y reptiles debido a la relativa inercia térmica del agua.

Como se puede observar, los tres métodos antes mencionados dan información sobre las respuestas fisiológicas de organismos sometidos a stress térmico; por ello, en este trabajo se pretende comparar la tolerancia térmica de *Petenia kraussii* utilizando dichos métodos.

MATERIALES Y METODOS

Los organismos utilizados en los experimentos fueron capturados en la laguna "La Aguá", en las cercanías de la localidad de Chiguana, Estado Sucre, Venezuela.

La captura, aclimatación y alimentación de los peces en estudio, ha sido descrito anteriormente (SEGNINI, 1990).

Durante el período de aclimatación y en todos los bioensayos experimentales se determinó el movimiento opercular por observación directa, contando el número de aperturas branquiales por minuto, ya que existen evidencia de que éste es un índice de aceleración del metabolismo cuando se usa temperatura (VENABLES, 1980).

Para la determinación del Máximo Térmico Crítico (MTC), se seleccionaron para cada experimento dos

individuos al azar, los cuales fueron colocados en un frasco de cinco litros de capacidad que contenía dos litros de agua y aireación constante con la finalidad de proporcionar la oxigenación a los peces, permitir una buena circulación del agua y distribuir uniformemente la temperatura dentro del recipiente. En el caso del MTC (máximo), se utilizaron calentadores para la obtención de las tres tasas de elevación de temperatura (0,2; 0,5 y 0,8°C/minuto utilizando uno, dos o tres calentadores, respectivamente). Para estas pruebas se emplearon 5 réplicas de dos ejemplares por cada tasa de calentamiento y cada temperatura de aclimatación. En el caso de mínimo térmico crítico, la temperatura fue disminuida con una velocidad de 0,5°C/minuto utilizando un baño frío obtenido añadiendo regularmente cubos de hielo al baño. En este caso, los frascos utilizados contenían un litro de agua.

Para la determinación de la Temperatura Letal Media (TLm), se tomaron grupos de 15 peces (de cada una de las temperaturas de aclimatación, con sus respectivas réplicas) los cuales fueron expuestos abruptamente a la temperatura de prueba (37, 38, 39 y 40°C). Estas representan el rango de temperatura en la cual esta especie sobrevivió desde unos pocos minutos hasta siete días. Se les midió el tiempo de resistencia térmica y la probabilidad de supervivencia tomándose como criterio un lapso de tiempo de 10.000 minutos, donde se consideraron el 50% de los peces sobrevivientes a este período.

Para la determinación de la Última Temperatura Letal Alta (Baja) Incipiente se tomaron ochenta peces, previamente aclimatados a las temperaturas de 30°C y se dividieron en cuatro subgrupos de 20 en diferentes acuarios, de tal manera que por cada temperatura de aclimatación se tuviera una réplica y un control.

En el caso de la determinación de la última temperatura letal alta incipiente, a los acuarios se les aumentó la temperatura en 1°C diariamente utilizando calentadores y medidos con termómetros de contacto, los cuales estaban conectados a termoreguladores que regularon la temperatura del agua con una variación de $\pm 0,01^\circ\text{C}$. Para la última temperatura letal baja incipiente, los peces fueron colocados en un recipiente diseñado especialmente para tal fin (Frigid Unit Inc.) en donde la temperatura descendió aproximadamente 1°C por día. En este experimento, se asumió que los peces se aclimataban a un cambio gradual de temperatura. Los mismos fueron alimentados y se les contó el movimiento opercular por minuto dos veces al día.

Los resultados obtenidos en las diferentes partes de la experimentación fueron sometidos a un tratamiento estadístico de un nivel de confiabilidad de por lo menos 95% (SOKAL & ROHLF, 1981) empleando un análisis de varianza y una prueba "a posteriori" por el método de las comparaciones simultáneas de Duncan (STEEL & TORRIE, 1981) con el objeto de establecer diferencias significativas entre las diferentes temperaturas. La TLM se cuantificó por el método probabilístico (BEYER, 1979).

RESULTADOS Y DISCUSION

1. MÁXIMO (MÍNIMO) TÉRMICO CRÍTICO: Las temperaturas obtenidas para *Petenia kraussii*, utilizando el método del Máximo Térmico Crítico (MaxTC) y Mínimo Térmico Crítico (MinTC) a diferentes temperaturas de aclimatación (T_a) y a tasas de calentamiento (T_c) y enfriamiento (T_e), se muestran en la Tabla 1. En ella se puede observar en relación al MaxTC que a tasas más bajas de calentamiento se obtuvieron temperaturas críticas menores y éstas se incrementaron con las tasas más elevadas. También se puede evidenciar que a medida que aumenta la temperatura de aclimatación, aumenta o disminuye el MaxTC o MinTC, indicando que la temperatura de aclimatación

influye en forma directa sobre el MaxTC o MinTC.

Para la evaluación del MTC en este trabajo, se tomó como criterio la primera pérdida del equilibrio (PPE), la cual es equivalente a la pérdida de coordinación muscular o de desorganización locomotora de Fry (1967) y como punto de muerte se tomó el cese del movimiento opercular (CMO), pérdida total de respuesta del organismo y donde la recuperación no es esperada si el pez es devuelto a su temperatura de aclimatación original.

Durante la ejecución de las pruebas del MTC, el comportamiento de los peces fue muy variado: a medida que se incrementaba la temperatura, ellos presentaban una natación acelerada, como si trataran de huir desesperadamente de su medio y en algunas ocasiones saltaban tan alto que casi se salían del recipiente. Es en este momento que ocurría la PPE, luego se incorporaban rápidamente, continuaban nadando, pero cayendo continuamente hasta perder su posición dorsoventral. Continuaban su nado acelerado, pero ahora de costado y al entrar en la etapa crítica, el pez presentaba espasmos musculares esporádicos que terminaban en fuertes convulsiones y el cuerpo generalmente quedaba doblado. Toda esta conducta indicativa del severo

TABLA 1 Valores promedios obtenidos de MaxTC y MinTC para *Petenia kraussii* aclimatada durante cuatro semanas a diferentes temperaturas (T_a) y tasas de calentamiento (T_c) y enfriamiento (T_e).

T_a (°C)	MaxTC (máximo) (°/min)			MinTC (mínimo) (°/min)
	0,2	0,5	0,8	0,4
PRIMERA PERDIDA DEL EQUILIBRIO				
21	38,0 ± 0,33	38,0 ± 0,26	38,3 ± 0,40	13,4 ± 0,36
24	38,5 ± 0,41	39,0 ± 0,54	39,5 ± 0,43	14,3 ± 0,14
27	39,4 ± 0,39	39,7 ± 0,24	40,6 ± 0,57	15,1 ± 0,34
30	39,9 ± 0,45	41,1 ± 0,51	41,9 ± 0,41	15,6 ± 0,34
33	42,3 ± 0,31	42,5 ± 0,13	42,8 ± 0,10	16,4 ± 0,72
CESE DEL MOVIMIENTO OPERCULAR				
21	39,5 ± 0,40	38,6 ± 0,27	40,0 ± 0,16	8,0 ± 0,07
24	40,6 ± 0,26	40,6 ± 0,28	42,1 ± 0,07	8,7 ± 0,16
27	42,2 ± 0,20	42,1 ± 0,32	43,3 ± 0,16	9,4 ± 0,13
30	43,9 ± 0,06	43,0 ± 0,35	43,9 ± 0,20	10,0 ± 0,14
33	44,5 ± 0,16	44,3 ± 0,31	44,7 ± 0,17	10,6 ± 0,31

TABLA 2 Variación del movimiento opercular (aperturas por minuto) durante la realización del Máximo Térmico Crítico y Mínimo Térmico Crítico.

21°C		24°C		27°C		30°C		33 °C	
(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
Máximo Térmico Crítico									
77 ± 2,10	250 ± 5,88	83 ± 2,32	262 ± 5,34	90 ± 2,54	330 ± 7,22	92 ± 2,18	400 ± 7,25	90 ± 3,13	430 ± 6,30
Mínimo Térmico Crítico									
70 ± 2,01	20 ± 0,69	80 ± 1,79	20 ± 0,43	95 ± 2,17	16 ± 0,33	90 ± 2,30	12 ± 0,40	97 ± 2,25	14 ± 0,29

a: Movimiento opercular al comienzo del experimento.

b: Movimiento opercular después de la primera pérdida del equilibrio.

stress térmico, estaba acompañada de movimientos operculares anormalmente rápidos o lentos. Para el MaxTC, aumentaba en más de tres veces el número normal de movimientos operculares por minuto (de 90 en condición normal, pasa a 400), y en el caso del MinTC, ésta disminuía lentamente hasta llegar a 12 aperturas branquiales por minuto en el momento del PPE (Tabla 2).

El análisis de varianza aplicado a los datos de temperatura de PPE y CMO mostró efectos altamente significativos ($P < 0,001$) debido a los niveles de aclimatación, velocidad de aumento o disminución de temperatura e interacción entre estas dos variables.

Los ejemplares aclimatados a 33°C toleraron mayores temperaturas que los peces aclimatados a 21°C. Generalmente, a medida que la velocidad de incremento de temperatura aumentaba desde 0,2 a 0,8°C/min, el punto térmico donde ocurrían PPE y CMO también aumentaba. Este aumento de tolerancia térmica fue una respuesta típica de organismos ectotermos a temperaturas que aumentaban rápidamente, difiriendo sólo cuantitativamente con niveles de aclimatación.

Para ver si existían diferencias entre las medias de PPE y las de CMO para las diferentes velocidades de aumento o disminución de temperatura, se utilizó el análisis de Duncan, mediante el cual se encontró que tanto las medias de temperatura de PPE como las de CMO, difieren significativamente para todas las temperaturas de aclimatación a un nivel de significancia del 0,1% de probabilidad.

Al comparar los resultados del MaxTC para las tres

tasas de calentamiento, se observa que para la PPE el menor valor crítico se obtuvo a la tasa de calentamiento menor (0,2°C/min) y éstas se incrementaron con las tasas más elevadas y con el aumento de la temperatura de aclimatación. Estos resultados indican que la temperatura del medio experimental aumenta más rápidamente que la temperatura interna del cuerpo. Por esta razón, HUTCHISON (1961) ha sugerido que la tasa de calentamiento debe ser tal que la temperatura interna del cuerpo pueda seguir muy de cerca la del medio en el cual el animal es colocado.

Otros autores también han descrito resultados semejantes con respecto a las tasas de calentamiento: COX (1974) encontró que para el pez *Lepomis macrochirus* una tasa de 0,1°C/min de calentamiento era todavía muy rápida para permitir la aclimatación durante la determinación del MTC. GIBSON et al. (1976) y HASSAN & SPOTILA (1976) han observado incrementos graduales del MTC cuando aumenta la tasa de calentamiento. CHUNG & REYES (1977) encontraron que para el camarón *Palaemon northropi* la tasa 0,2 es muy rápida para permitir cualquier aclimatación.

Por otro lado, los resultados del CMO (tomado como punto de muerte), revelan que los valores críticos menores se observaron cuando la tasa de calentamiento fue de 0,5°C/min y para todas las temperaturas de aclimatación. Luego siguen en orden creciente los valores correspondientes a las tasas de 0,2 y 0,8°C/min, respectivamente. Esto se debe posiblemente a que los ejemplares de la especie *Petenia kraussii*, después de una PPE, tratan de mantener su metabolismo basal a través de reajustes cardiovasculares y respiratorios y así en un incremento de temperatura de 0,2°C/min, ellos pueden irse aclimatando parcialmente a la

temperatura en aumento, es decir, que los ejemplares de esta especie se comportaron como si hubieran estado aclimatados a una temperatura mayor. Sin embargo, con las otras dos tasas (0,5 y 0,8°C/min), no sucede lo mismo. Estas parecen ser muy rápidas para permitir alguna aclimatación durante la determinación del MTC. Aunque los valores correspondientes a las tasas de 0,2°C/min, sólo se diferencian en menos de 1°C para cada temperatura de aclimatación, parece ser que una desviación mínima de temperatura es muy significativa (Tabla 1).

El concepto clásico del MTC enfatiza que la velocidad de calentamiento debe ser lo suficientemente rápida para permitir que la temperatura de las partes profundas del cuerpo sea paralela a la temperatura de prueba, sin retardo significativo de tiempo. BECKER & GENOWAY (1979) utilizando salmones, y Cox (1974) en el pez *Lepomis macrochirus*, demostraron que un incremento de 1°C/min en la temperatura del agua es muy rápida y en consecuencia, no satisface este concepto de MTC. Sin embargo, estos mismos autores señalaron que una velocidad de incremento de 0,3°C/min era adecuada para las determinaciones de rutina del MTC con peces de agua dulce, ya que no permitía la aclimatación a temperaturas superiores, cumplía con la especificidad de la definición, permitía determinar exactamente los tiempos y temperaturas de la PPE y CMO y no aumentaba excesivamente los valores más allá de la temperatura que soportan los peces para sobrevivir en la naturaleza. En este trabajo, no se utilizó esta tasa de calentamiento, pero parece ser que para *Petenia kraussii* la tasa ideal es alrededor de 0,5°C/min si se toma como criterio del MTC el cese del movimiento opercular.

En el caso del Mínimo Térmico Crítico (MinTC), se puede observar que las temperaturas críticas más bajas (13,4°C para PPE y 8,0°C para CMO) se obtuvieron a la temperatura de aclimatación más baja (21°C), luego se incrementaron con el aumento de la temperatura de aclimatación (14,3; 15,1; 15,6 y 16,4°C para PPE y 8,7; 9,4; 10,0 y 10,6°C para CMO) pertenecientes a la temperatura de aclimatación de 24, 27, 30 y 33°C, respectivamente (Tabla 1). CHUNG (1980) determinó el MinTC similar para otro cíclido: *Tilapia mossambica*, el cual también guarda relación directa con la temperatura de aclimatación.

Con respecto al movimiento opercular, ya se mencionó anteriormente que aumentó considerablemente (de 90 a 400) en la determinación del PPE y CMO. Para explicar esto, se puede argumentar que las branquias son de impor-

tancia primaria en el balance del fluido electrolítico. Un incremento en la ventilación y perfusión aumenta el costo de mantener este balance y la temperatura es precisamente un desestabilizador de este balance, ya que tanto la magnitud absoluta y la velocidad de aplicación del "stress impuesto", para ser crítico en términos de sus efectos, al igual que la duración a la cual el desplazamiento de la temperatura tiene lugar. Los peces, al igual que los vertebrados, regulan la sangre a una alcalinidad relativamente constante, mejor que a pH constante. Entonces, cuando los peces sufren un cambio de temperatura, el dióxido de carbono del plasma arterial tiene que ser ajustado para mantener una alcalinidad relativamente constante (CRAWSHAW, 1977).

2. TEMPERATURA LETAL MEDIA (TLm): Durante la realización de las pruebas, los ejemplares de *Petenia kraussii* presentaron un comportamiento muy conspicuo. Al transferir los peces desde su temperatura de aclimatación a las temperaturas de prueba, inmediatamente perdían su equilibrio, el cual recuperaban casi instantáneamente cuando la temperatura de prueba era baja y la de aclimatación alta. Este acto estaba acompañado con nado acelerado en diversas direcciones: de arriba hacia abajo, alrededor del acuario, en el centro del acuario, etc. Cuando los peces fueron transferidos a acuarios con temperaturas de pruebas altas, para todas las temperaturas de aclimatación éstos perdían completamente el equilibrio, tendían a nadar verticalmente y permanecían en la superficie del agua. Estos nados hiperactivos estaban acompañados de movimientos operculares acelerados cuando las petenias entraban en la etapa crítica, su nado era de lado y seguía siendo acelerado y se movían hacia el fondo del acuario hasta llegar un momento donde comenzaban a convulsionarse intermitentemente hasta su muerte. Los peces que duraban más de 10.000 minutos presentaron un nado lento, se comportaban agresivamente, su coloración no era oscura como la que presenta *Petenia kraussii* cuando se encuentra en situaciones de "stress", ésta era más bien pálida, de color claro.

Los resultados obtenidos en las pruebas para establecer las relaciones entre la temperatura letal (10.000 min TLm) y la temperatura de aclimatación (Ta) se encuentran en la Tabla 3 como porcentaje de mortalidad producidos para cada una de las temperaturas de aclimatación. En todos los casos, se calculó la temperatura letal (TLm), interpolando la temperatura de prueba que produciría un 50% de mortalidad. Las temperaturas letales obtenidas para la pruebas se promediaron y se señalan en la última columna de esta tabla. En la primera columna de dicha tabla, se puede observar que

TABLA 3 Porcentaje de mortalidad promedio para *Petenia kraussii* aclimatados durante cuatro semanas a cinco temperaturas diferentes (21, 23, 27, 30 y 33°C) y expuestos durante 10.000 minutos a diferentes temperaturas letales de prueba y temperatura letal media estimada en 10.000 minutos.

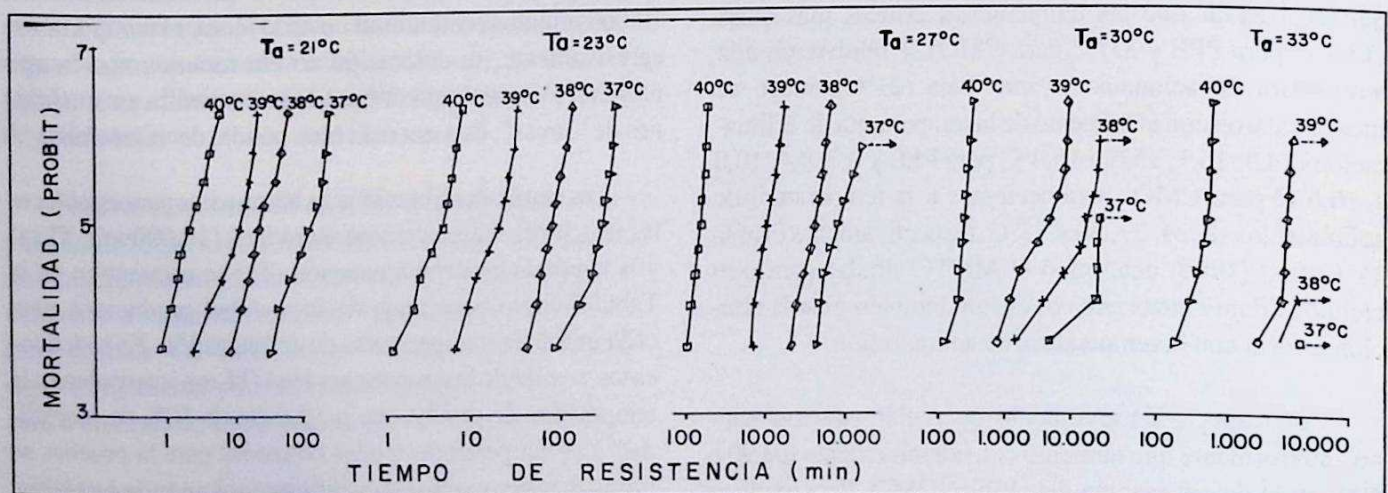
Temperatura de aclimatación (°C)	Nº de peces	Temperatura de prueba (°C)					TLmin (°C)
		36	37	38	39	40	
21	160	0	100	100	100	100	36,49
23	160	0	100	100	100	100	36,49
27	160	0	70	100	100	100	36,76
30	160	0	50	80	100	100	37,00
33	160	0	0	20	80	100	38,64

entre la temperatura mínima de aclimatación y la máxima existe un rango de 12°C, mientras que las temperaturas letales para estas temperaturas (Columna 8), sólo se diferencian en 2,15°C.

En la Fig. 1 se muestran los logaritmos de los tiempos de muerte para cada temperatura de prueba y nivel de aclimatación. La mediana de los tiempos de resistencia ocurren a un 50% de mortalidad. FRY et al. (1946) encontraron que el cálculo de la media geométrica de los tiempos de resistencia para cada grupo de animales probados a diferentes temperaturas de prueba para cada temperatura de aclimatación coincidía con la mediana de los tiempos

de resistencia en peces. En estas mismas figuras se puede observar también que los tiempos de resistencia térmica aumentaron a medida que se incrementaba la temperatura de aclimatación y disminuía la temperatura de prueba y viceversa. A la temperatura de aclimatación de 21°C se observó que los tiempos promedio de resistencia térmica fueron de 68 y 1,99 minutos para las temperaturas de 37 y 40°C, respectivamente. Por otra parte, para una temperatura de aclimatación de 33°C se encontró un 100% de sobrevivencia a la temperatura de prueba de 37°C, un 80% de sobrevivencia a 38°C, un 20% a 39°C y un tiempo promedio de resistencia de 1.014 minutos a la temperatura de prueba de 40°C. Para una temperatura de aclimatación intermedia,

Figura 1 Tiempo de muerte de *Petenia kraussii* a diferentes temperaturas letales de prueba, aclimatadas durante cuatro semanas a las temperaturas de 21, 23, 27, 30 y 33°C, graficadas en probit versus ejes logarítmicos. La media geométrica de los tiempos de resistencia calculada coincide con las medianas de los tiempos de resistencia a probit 5,0 y está indicada por la flecha.



como es 27°C, se encontró que el tiempo promedio de resistencia térmica era de 838 y 129 minutos para las temperaturas de prueba mayores (39 y 40°C, respectivamente) y a una temperatura de prueba más baja presentó una sobrevivencia del 30%. Todos estos resultados demuestran una vez más que la tolerancia térmica es modificada por la temperatura de aclimatación, lo que concuerda con resultados previos de otros investigadores (COPELAND et al. 1974; CRAWSHAW, 1977; STAUFFER, 1986; MARTIN, 1988).

Al evaluar los dos métodos MTC y TLm, los cuales sirven para la determinación de la tolerancia térmica de los ectodermos, se encuentra que en ambos se utiliza la temperatura y el tiempo como las mayores variables de prueba. Ambos son correctamente aplicados sólo desde un nivel de aclimatación térmica conocido y los dos métodos pueden ser utilizados para determinar los límites de la temperatura superior e inferior. Estos métodos se diferencian en que los tiempos de exposición son cambiados linealmente en las pruebas del MTC, mientras que ellos son mantenidos constantes en las pruebas TLm. Otra diferencia se encuentra en el hecho de que el MTC es muy práctico, económico, mientras que el TLm produce resultados más valiosos para

los análisis fisiológicos, pero también requiere de más animales de prueba, numerosas aclimataciones y considerablemente mayor tiempo para completar una serie de pruebas y resultados.

3. ULTIMA TEMPERATURA LETAL ALTA (BAJA) INCIPIENTE: Los resultados obtenidos para la última temperatura letal alta incipiente se encuentran en la Tabla 4. En ellas se puede observar que ningún pez muere hasta que se alcanza la temperatura de 38°C. Al cambiar la temperatura a 39°C se encuentra que un 20% de los peces mueren. Cuando se aumentó la temperatura a 40°C, se observó que el 100% de los peces murieron en un lapso de 4 horas, contados a partir del momento en que se alcanzó dicha temperatura.

Durante la realización de estos bioensayos, se encontró que el movimiento opercular de los peces fue aumentando a medida que aumentaba gradualmente la temperatura. Cuando ésta llegó a 40°C, los peces perdieron el equilibrio, la perfusión fue muy agitada debido al aumento del movimiento opercular en una magnitud de un 50% por encima del valor determinado al comienzo del experimento. Es importante señalar también que al modificar la tempera-

TABLA 4 Última Temperatura Letal Alta para *Petenia kraussii* aclimatada a la temperatura de 30°C durante cuatro semanas. La tasa de aumento es de aproximadamente 1°C por día..

Día	Temperatura (°C)	Nº de peces muertos (Acumulativo)	Supervivencia (%)	Movimiento opercular (l/min)	pH	Oxígeno disuelto (ppm)
0	30	0	100	90 ± 2,13	8,4	7,0
1	31	0	100	90 ± 2,31	8,4	7,0
2	32	0	100	90 ± 2,03	8,4	7,0
3	33	0	100	93 ± 1,97	8,4	7,0
4	34	0	100	107 ± 2,36	8,6	6,8
5	35	0	100	107 ± 2,81	8,6	6,7
6	36	0	100	107 ± 2,18	8,6	6,7
7	37	0	100	108 ± 2,27	8,6	6,5
8	38	0	100	115 ± 2,08	8,6	6,5
9	39	4	80	120 ± 2,10	8,6	6,5
10	40	20	0	-	8,6	6,4

tura de 38 a 39°C, los peces rechazaron el alimento. Todos estos hechos indican que *Petenia kraussii* puede aclimatarse hasta la temperatura de 38°C y que por encima de esta temperatura ocurren anomalías fisiológicas.

JIMÉNEZ (1977) y CHUNG (1985) han medido la temperatura letal alta incipiente (38 y 39°C, respectivamente) para *Oreochromis mossambicus*, el cual es otro cíclido como *Petenia kraussii* y capturado en la zona oriental de Venezuela. Para la misma especie, ALLANSON & NOBLE (1964) informaron de un valor de 38,2°C en Sudáfrica, y ANANTHAKRISHNAN & KUTTY (1974) una temperatura de 39°C en India MAHDI (1973) reporta la temperatura letal alta

de 37,6°C para *O. niloticus*, otra especie perteneciente a la misma familia, estudiada en Sudán, África.

Con respecto a la Última Temperatura Letal Baja Incipiente (Tabla 5), se puede observar que ningún pez murió antes de alcanzar la temperatura de 15°C. Durante la realización de los bioensayos y a partir de 20°C los peces tendían a presentar un nado muy lento, disminuyeron en un 60% su movimiento opercular, presentaron una coloración muy oscura, no comían y al llegar a la etapa crítica, los ejemplares estudiados perdían el movimiento, permaneciendo muy cerca de las paredes del acuario, algunos de ellos se posaban en el fondo de éste, dando la

TABLA 5 Última Temperatura Letal Baja para *Petenia kraussii* aclimatada a la temperatura de 30°C durante cuatro semanas. La tasa de decrecimiento es de aproximadamente 1°C por día..

Día	Temperatura (°C)	Nº de peces muertos (Acumulativo)	Supervivencia (%)	Movimiento opercular (Nº/min)	pH	Oxígeno disuelto (ppm)
0	30	0	100	100 ± 2,47	8,6	7,1
1	29	0	100	100 ± 2,04	8,6	7,2
2	28	0	100	98 ± 2,14	8,6	7,2
3	27	0	100	98 ± 2,32	8,5	7,0
4	27	0	100	98 ± 1,99	8,5	7,0
5	25	0	100	98 ± 2,32	8,5	7,0
6	24	0	100	90 ± 2,54	8,5	7,0
7	23	0	100	88 ± 2,72	8,5	7,0
8	22	0	100	70 ± 2,07	8,3	7,0
9	21	0	100	70 ± 2,12	8,3	7,0
10	20	0	100	62 ± 2,15	8,1	6,9
11	19	0	100	59 ± 1,87	8,1	6,9
12	18	0	100	55 ± 1,93	8,0	6,9
13	17	0	100	51 ± 1,75	8,0	6,9
14	16	0	100	48 ± 1,08	8,0	6,9
15	15	0	100	28 ± 1,17	8,0	6,9
16	14	2	90	20 ± 0,89	8,0	6,5
17	13	3	85	15 ± 0,65	8,0	6,5
18	12	4	80	13 ± 0,23	8,0	6,5
19	11	20	0	-	8,0	6,5

impresión de estar rígidos, fijos en un solo sitio. En este momento, el movimiento opercular se hizo menos frecuente y disminuyó cada vez más a medida que la temperatura disminuía y cesó completamente cuando se alcanzó la temperatura de 11°C, la cual es considerada como temperatura de muerte. Resultados para otros cíclidos han sido diseñados por CHUNG (1980) para *T. mossambica*, la cual presentaba una temperatura letal baja en un rango de 8-10°C, dependiendo de la temperatura de aclimatación usada (24-33°C). CHIMITS (1957) y KIRK (1972) informaron para esta misma especie una temperatura letal baja en un rango comprendido entre 7-10°C.

Al relacionar la última temperatura letal alta (baja) incipiente con los resultados obtenidos en el MTC, se observa que los valores obtenidos para *Petenia kraussii* en el MTC están por encima de los valores obtenidos para UTLI. FRY (1967) ilustró esta relación para el pez de agua dulce *Notemigonus crysoleucas* y encontró resultados similares a este trabajo, aunque él no consideró los efectos de diferentes niveles de aclimatación y las velocidades de incremento de las temperaturas sobre los valores del MTC.

Generalmente, cuando grupos de peces de la misma especie son aclimatados en condiciones experimentales, los valores obtenidos del MTC por incremento gradual de la temperatura del agua exceden los valores del UTLI, y mientras más rápida sea la velocidad del incremento de temperatura en las pruebas del MTC, dichos valores excederán mucho más a los de UTLI. Esto es debido a que el incremento constante de temperatura requerido por el método del MTC lleva al organismo más allá de la zona de tolerancia térmica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por el financiamiento parcial de este trabajo (Proyecto CI: 5-19-174/89-90) y al Sr. SANTIAGO MÉNDEZ por su invaluable ayuda en el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- ALLANSON, B. & R. G. NOBLE. 1964. The tolerance of *Tilapia mossambica* Peters to high temperature. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 94: 323-332.
- ANANTHAKRISHNAN, K. R. & M. N. KUTTY. 1974. Mortality and breeding rate at high ambient temperatures in the Cichlid fish *Tilapia mossambica* Peters. *Indian J. Exp. Biol.*, 12: 55-59.
- BECKER, C. D. & R. G. GENOWAY. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. *Env. Biol. Fish.*, 4: 245-256.
- BEYER, W. H. 1979. *Handbook of tables for Probability and Statistics*. CRC Press, Inc. Boca Ratón, Florida, EE.UU., 642 pp.
- BOUBBEE, J. A., K. P. SHICKER & A. G. STANCLIFF. 1991. Thermal avoidance in inanga, *Galaxias maculatus* (Jenyns), from the Waikato river, New Zealand. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, 25: 177-180.
- BROWN, L. R. 1989. Temperature preferences and oxygen consumption of three species of sculpin (*Cottus*) from the Pit river drainage, California. *Env. Biol. Fish.*, 26: 223-236.
- CRAWSHAW, L. I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 730-734.
- COPELAND, B. J., R. W. LANEY & E. C. PENDLETON. 1974. Heat influence in estuarine ecosystems. In: *Thermal Ecology* (Eds. Gibbons, J. W. & R. R. Sharitz). *AEC Symp. Ser. (CONF-730505)*, Augusta, Georgia, U.S.A., pp. 423-437.
- COWLES, R. B. & C. M. BOGERT. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 83: 265-286.
- COX, D. K. 1974. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegills. In: *Thermal Ecology* (Eds. Gibbons, J. W. & R. R. Sharitz). *AEC Symp. Ser. (CONF-430505)*, Augusta, Georgia, U.S.A., pp. 158-163.
- CHIMITS, P. 1957. The tilapias and their culture. A second review and bibliography. *FAO. Fish Bull.*, 10: 1-24.

- CHUNG, K. S. 1980. Cold Anaesthesia of tropical fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46 (3): 391.
- CHUNG, K. S. 1985. Adaptabilidad de *Oreochromis mossambicus* (Peters) 1852 a los cambios de temperatura. *Acta Científica Venezolana*, 36: 180-190.
- CHUNG, K. S. & G. REYES-VÁSQUEZ. 1977. Effects of three rates of temperature increase on the critical thermal maimum and first equilibrium loss in tropical grass shrimp (*Palaemon northropi*). *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 16 (1-2): 115-119.
- FERNÁNDES, M. N. & F. T. RATIN. 1989. Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae) to enviromental hypoxia under different thermal conditions. *J. Fish Biol.*, 35: 509-519.
- FRY, F. E. J., J. S. HART & K. F. WALKER. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Studies. *Biol. Ser.*, 54 Ontario Fish. Res. Lab. Publ., 66: 9-35.
- FRY, F. E. J. 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. In *Thermobiology*. (Ed. Rose, W. H.) Academic Press, New York, U.S.A., pp. 375-409.
- GIBSON, C. I., T. O. THATCHER & C. W. APTS. 1976. Some effects of temperature, chlorine and copper on the survival and growth on the coon stripe shrimp. In *Thermal Ecology II* (Esch. G. W. & R. W. McFarlane). **ERDA Symp. Ser. 40 (CONF-750425)**, Augusta, Georgia, U.S.A., pp. 88-92.
- HASSAN, K. C. & J. R. SPOTILA. 1974. The effect of acclimation on the temperature tolerance of young muskellunge fry. In: *Thermal Ecology*. (Eds. Gibbons, J. W. & R. R. Sharitz). **AEC Symp. Ser. (CONF-730505)**, Augusta, Georgia, U.S.A., pp. 136-140.
- HOLTBY, L. B. 1988. Effect of logging on stream temperatures in Carnation Creek, British Columbia, and associated impacts on the Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 502-515.
- HUTCHISON, V. H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiol. Zool.* 24 (2): 92-124.
- JIMÉNEZ, R. J. 1977: Contribución al conocimiento de la biología de *Tilapia mossambica* (Peters) en condiciones de laboratorio y en la laguna de Los Patos, Cumaná, Venezuela. Tesis de Grado. Univ. Oriente, Cumaná, Venezuela. 63 pp.
- JOBBLING, M. 1988. A review of physiological and nutritional energetic of cod (*Gadus morhua*) with particular reference to growth under farmed conditions. *Aquacul.*, 70: 1-20.
- KIRK, R. G. 1972. A review of recent development in *Tilapia* culture with special reference to fish farming in the heated effluents of power station. *Aquacul.*, 1: 45-60.
- LEMONS, D. E. & L. I. CRAWSHAW. 1985. Behavioural and metabolic adjustments to low temperatures in the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Physiol. Zool.*, 58: 175-180.
- LOWE JR., G. H. & V. J. VANCE. 1955. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Sci.* 122: 73-74.
- MAHDI, M. A. 1973. Studies on factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. II. Effect of the temperature. *Mar. Biol.*, 18: 93-95.
- MARTIN, T. J. 1988. Interaction of salinity and temperature as a mechanism for spatial separation of three coexisting species of Ambassidae (Cuvier) (Teleostei) in estuaries on the south-east coast of Africa. *J. Fish Biol.*, 33 (Supp. A):9-15.
- NEGUS, M. T., J. M. AHO & CH. S. ANDERSON. 1987. Influences of acclimation temperature and developmental stage on behavioural responses of lake Chubsuckers to temperature gradients. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 2: 157-163.
- PEPIN, P., 1991. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of

pelagic early life history stages of marine fish.
Cand. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 503-518.

PICKERING, A. D. 1981. 1. Introduction: The concept of biological stress. *Stress and Fish*. Academic Press. New York & London. pp. 1-9.

SEGNINI, M. Y. *Algunos aspectos ecofisiológicos de Petenia kraussii Steindachner 1878* (Pisces: Cichlidae). 1990. Tesis de Maestría. Univ. Oriente, Cumaná, Venezuela. 149 pp.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. *Introducción a la bioestadística*. Ed. Reverté, S.A. Barcelona, España, 361 pp.

STAUFFER JR., J. R. 1986. Ontogenetic changes in the preferred temperatures of the blackchin tilapia *Sarotherodon melanotheron*. *Arch. Hydrobiol.*, 105: 397-402.

SNIEL, R. G. D. & J. H. TORRIE. 1981. *Principles and Procedures of Statistics: A Biomedical Approach*. McGraw-Hill Inc., New York, U.S.A. 633 pp.

VENABLES, J. 1980. Oxygen consumption and opercular rate as indicators of thermal stress in *Micropterus salmoides* (Centrarchidae). *Bol. Inst. Oceanog. Univ. Oriente*, 19 (1 & 2): 125-130.

YAGI, H., H. J. CECCALDI & R. GAUDY. 1990. Combined influence of temperature and salinity on oxygen consumption of the larvae of the pink shrimp, *Palaemon serratus* (Pennant) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Aquacul.*, 86: 77-92.