

EFFECTOS DE LOS CAMBIOS DE SALINIDAD SOBRE LA REGULACION ACIDOBASICA Y ELECTROLITICA DE *PLECOSTOMUS WATWATA* (HANCOCK, 1828).

¹JULIO ARMAS, ¹MARIO BELMAR, ²GILMA HERNÁNDEZ, ¹WALLIS RIVEROS,

³DANIEL BELMAR & ⁴SORANA YEGRES.

¹ Departamento de Biología U.D.O.

² Instituto de Biomedicina (I.I.B.C.A.U.D.O)

³ Laboratorio Clínico Rental Sucre.

⁴ Departamento de Bioanálisis U.D.O.

jbolivar@sucre.udo.edu.ve.

RESUMEN: Se estudiaron los efectos de las condiciones de adaptación al laboratorio y de los cambios de salinidad ambiental sobre los parámetros acidobásicos y electrolíticos de *Plecostomus watwata*. Los peces fueron divididos en cinco grupos de 12 animales cada uno. Grupo 1: sirvieron como controles basales de la condición ambiental. Grupo 2: fueron colocados en condiciones similares a las de su medio ambiente; y mantenidos por un periodo de 96 horas. Grupo 3: colocados a una salinidad de 2,45‰ (7% de agua de mar) por un periodo de seis semanas. Grupo 4: sometidos a una salinidad de 4,90‰ (14% de agua de mar) por un periodo de seis semanas. Grupo 5: colocados a salinidad de 9,80‰ (28% de agua de mar) y mantenidos por igual tiempo que los dos grupos anteriores. En todos los animales se determinaron en la sangre: pH, presión parcial de oxígeno (PO₂), presión parcial de bióxido de carbono (PCO₂), ion bicarbonato (HCO₃⁻), bióxido de carbono total (CO₂ total), sodio, potasio, cloruro, calcio, magnesio y osmolaridad total. Se evidencian importantes modificaciones de estos parámetros, lo cual sugiere que estos peces dulceacuícolas son reguladores de oxígeno, y osmo e ionorreguladores en las salinidades de prueba a las que fueron sometidos.

ABSTRACT: The effects of adaptation to laboratory conditions and changes in environmental salinity on acid-base and electrolytic parameters were studied in *Plecostomus watwata*. The fish were divided in five groups of twelve animals each. Group 1 served as basal controls for environmental conditions. Group 2 were placed under conditions similar to those of their natural environment, which were maintained for a 96 hour period. Group 3 were placed at 2.45‰ salinity (7% sea water) during a six week period. Group 4 were subjected to 4.90‰ salinity (14% sea water) during a six week period. Group 5 were placed at 9.80‰ salinity (28% sea water) and maintained during a period similar to that of the two previous groups. In all animals, blood was tested for: pH, partial oxygen pressure (PO₂), carbon dioxide partial pressure (PCO₂), bicarbonate ions (HCO₃⁻), total carbon dioxide (total CO₂), sodium, potassium, chloride, calcium, magnesium and total osmolarity. There is evidence of important modifications of these parameters, which suggests that these freshwater fish are oxygen regulators and osmo and ion regulators in the test salinities to which they were submitted.

INTRODUCCIÓN

La guaraguara *Plecostomus watwata* (Hancock), es un pez dulceacuícola que pertenece a la Familia Loricariidae del Orden Siluriforme; esta especie se encuentra en abundancia en la cuenca del Caribe y el Río Orinoco (MAGO, 1970). La mayoría de estos peces estiva en épocas de sequía. La presencia de un intestino muy vascularizado, le permite al pez tomar el oxígeno del aire, y por lo tanto poseer una respiración tanto acuática como aérea.

La regulación del pH es indispensable en la homeostasis fisiológica de los animales; los metabolitos ácidos son productos secundarios inevitables para la vida, si no son

tamponados en forma efectiva, pueden alterar rápida y drásticamente el medio interno del cuerpo. En peces el pH extracelular varía en proporción inversa a los cambios experimentados en su temperatura corporal (HOWELL & RAHN, 1976).

La información que se tiene sobre las constantes hemogasodinámicas en *P. watwata* es escasa. ARTEAGA (1983) estudió los efectos de la hipertermia e hipotermia ambientales sobre el balance acidobásico y electrolítico de *P. watwata*, observando que a incrementos de la temperatura del ambiente actúa como conformador de oxígeno, mientras que bajo condiciones experimentales de disminución de la temperatura se comporta como un regulador de oxígeno.

BELMAR *et al.* (1997) sostienen que el balance acidobásico es un proceso complejo en el cual participan la concentración de iones hidrógeno (H^+), presión parcial de bióxido de carbono (PCO_2) y la concentración de iones bicarbonato (HCO_3^-). CAMERON (1979) señala que la regulación del pH está íntimamente ligada con la excreción de CO_2 , y su constancia se mantiene por la regulación de la excreción de H^+ y HCO_3^- , los cuales juegan un papel importante en la estabilidad de los fluidos corporales. NORDLIE & WHITTIER (1983) al estudiar la influencia de la salinidad ambiental sobre los niveles de Ca^{++} y Mg^{++} en *Mugil cephalus*, concluyen que a salinidades diferentes estos iones divalentes no presentan diferencias entre ellos. AHOKA & DUERR (1975) demostraron que dos especies de agua dulce *Culaea inconstans* y *Fundulus diaphanus*, al ser sometidos a incrementos en la salinidad, se comportaban como hiperosmorreguladores a bajas concentraciones (0 y 10‰) y a concentraciones más elevadas como hipoosmorreguladores en relación al ambiente. Estos autores también señalaron que la osmolaridad de la sangre en estas especies se mantenía por la regulación de los iones sodio y cloruro. KOLTZ & SOMERO (1995) señalan que el incremento de la osmolaridad en peces, es el reflejo del aumento en las concentraciones salinas externas.

En base a estas consideraciones, el presente estudio ha sido orientado a definir las interrogantes en cuanto a la tolerancia a la salinidad de la guaraguara *P. waturata* y poder contribuir a evidenciar los mecanismos utilizados por esta especie por regular su balance acidobásico y electrolítico, cuando enfrenta medios hipersalinos en relación a su ambiente natural.

MATERIALES Y METODOS

POBLACIÓN

El presente trabajo fue realizado en 60 ejemplares de la guaraguara *P. waturata*, recolectados en el Río Manzanares, frente al caserío Mochimita, ubicado a 25 km de Cumaná en la vía Cumaná-Cumanacoa, Estado Sucre, Venezuela. Los ejemplares fueron capturados con atarrayas y trasladados al laboratorio en envases plásticos con agua del sitio de recolección, aireada constantemente para luego ser colocados en acuarios de 250 l de capacidad.

Ensayos Previos

Se utilizaron 15 ejemplares para determinar la salinidad letal en esta especie; los peces fueron introducidos en un acuario con salinidad de 1,75‰ (5‰ de agua de mar) la cual se incrementó cada 72 horas en 1,75‰ hasta alcanzar la salinidad letal que fue de 10,5‰ (30‰ de agua de mar), por lo cual se

escogió la salinidad de 9,80‰ (28‰ de agua de mar) el valor máximo para los experimentos, en la cual los peces mantienen una tolerancia total al medio salino.

MÉTODOS EXPERIMENTALES

Los ejemplares se distribuyeron en cinco grupos de 12 ejemplares de la siguiente manera. Grupo 1: sirvió como control de la condición ambiental. Grupo 2: fueron aclimatados a un período de 96 horas. Grupo 3: se sometieron a una salinidad de 2,45‰ (7‰ de agua de mar). Grupo 4: se colocaron a 4,90‰ (14‰ de agua de mar). Grupo 5: fueron sometidos a 9,80‰ (28‰ de salinidad). Los peces de los grupos 3, 4 y 5 fueron mantenidos durante seis semanas a la salinidad seleccionada.

Al finalizar los experimentos todos los animales fueron anestesiados en plano superficial añadiendo al acuario metasulfonato de tricaina (MS 222) en proporción 1:20.000 (HOAR & HICKMAN, 1978). De inmediato las muestras de sangre fueron obtenidas por punción cardíaca directa, con una jeringa previamente humedecida con anticoagulante comercial heparina.

TÉCNICAS UTILIZADAS

Las determinaciones del pH, presión parcial de oxígeno (PO_2), presión parcial de bióxido de carbono (PCO_2), ion bicarbonato (HCO_3^-) y bióxido de carbono total (CO_2 total) fueron realizadas en un microanalizador de pH y gases fisiológicos Corning 165/2, previamente calibrado a la presión barométrica del laboratorio.

Los iones sodio y potasio plasmáticos se determinaron en un fotómetro de llama Bio-Dynamics, Lytetex de lectura directa. Las muestras se diluyeron 1:50 según la metodología propuesta por BELMAR & REY DE VINAS (1971). Los iones magnesio y calcio según los procedimientos de Gilford (HENRY *et al.*, 1974). Los iones cloruros mediante el método mercurimétrico de SCRIBNER & BELDING (1950). La osmolaridad se determinó en un Wescor osmometer. La salinidad fue determinada mediante la utilización de un salinómetro, American Optical de 2 ppm de precisión.

CÁLCULOS ESTADÍSTICOS

Los resultados obtenidos fueron sometidos a un análisis de varianza sencillo, a un nivel de confiabilidad de por lo menos un 95% (SOKAL & ROHLF, 1981) y a un análisis "a posteriori" de Dunnet (STEEL & TORRIE, 1980) siguiendo el método de comparaciones simultáneas.

RESULTADOS

Los parámetros acidobásicos del líquido extracelular de *P. watwata* de los grupos basales y experimentales se anotan en las Tablas 1 y 2, y los parámetros electrolíticos en las Tablas 3 y 4. Se incluyen el número (N) de ejemplares en cada experiencia, así como también los valores medios y las desviaciones estándares de los parámetros acidobásicos y electrolíticos, además las barras de la prueba "a posteriori" de Dunnet. El comportamiento entre la concentración del ácido carbónico y el ion bicarbonato implicados en la estabilización del pH se anotan en la Fig. 1.

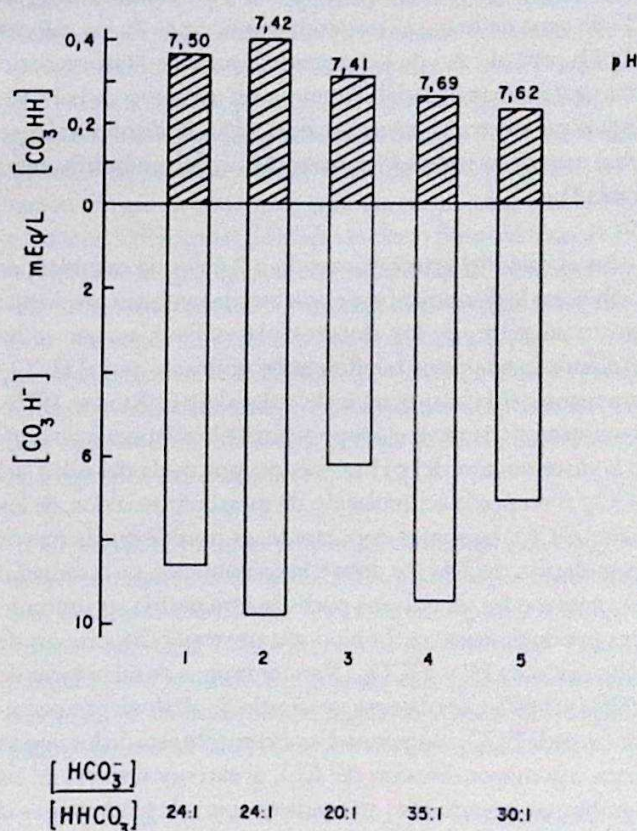


Fig. 1. Relación del ácido carbónico y bicarbonato en la regulación del pH de *P. watwata* en condiciones basales y sometidas a diferentes salinidades.

Los valores medios del pH sanguíneo de los grupos 4,90‰ y 9,80‰ de salinidad, son mayores que los del grupo basal, mientras que en los grupos aclimatados al laboratorio y 2,45‰, son valores que se ven ligeramente disminuidos con respecto al grupo basal (Tabla 1). Para la presión parcial de O₂ se forman dos sub-conjuntos heterogéneos, el primero de ellos formado por el grupo basal, 4,90‰, 9,80‰ y el aclimatado al laboratorio, y el segundo por los grupos de salinidades de

4,90‰, 9,80‰, 2,45‰ y el grupo aclimatado al laboratorio (Tabla 2). Para la presión parcial de bióxido de carbono se observa que los valores medios de los grupos a salinidades de 9,80‰ y 4,90‰ son menores que el valor medio que presentó el grupo basal (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros acidobásicos de *Plecostomus watwata* en condiciones basales y sometidas a cambios de salinidad. Valores medios (± DS). N = número de ejemplares. Grupos: 1: Basal; 2: Aclimatado al laboratorio; 3: 2,45‰ (7‰ agua de mar); 4: 4,90‰ (14‰ agua de mar); 5: 9,80‰ (28‰ agua de mar).

GRUPOS (N=12)	PH (-log H ⁺)	PO ₂ (mmHg)	PCO ₂ (mmHg)	HCO ₃ (mM/l)	CO ₂ Total (mM/l)
1	7,50 (0,09)	11,93 (3,50)	11,97 (3,40)	8,63 (2,40)	8,77 (3,00)
2	7,42 (0,10)	16,14 (4,80)	13,53 (3,00)	9,88 (2,80)	10,4 (2,90)
3	7,41 (0,07)	18,93 (6,10)	10,35 (1,10)	6,20 (1,00)	6,38 (0,9)
4	7,69 (0,10)	14,83 (3,30)	8,96 (1,20)	9,50 (2,00)	9,78 (2,1)
5	7,62 (0,04)	15,38 (5,90)	7,89 (2,50)	7,11 (3,50)	7,26 (3,5)

De acuerdo al resultado de la prueba de Dunnet la concentración del ion bicarbonato dio lugar a la formación de tres sub-conjuntos; el primero formado por los grupos 2,45‰, 9,80‰ y el grupo basal; el segundo por los grupos 9,80‰, basal y 4,90‰; el tercer sub-conjunto por los grupos control, 4,90‰ y aclimatado (Tabla 2).

Tabla 2. Prueba de Dunnet aplicada a los parámetros acidobásicos de *Plecostomus watwata* en condiciones basales y sometidas a cambios de salinidad. G: Grupos; D: Prueba "a posteriori" de Dunnet. Grupos: 1: Basal; 2: Aclimatado al laboratorio; 3: 2,45‰ (7‰ agua de mar); 4: 4,90‰ (14‰ agua de mar); 5: 9,80‰ (28‰ agua de mar).

pH (-log H ⁺)	PO ₂ (mm Hg)	PCO ₂ (mm Hg)	HCO ₃ (mM/l)	CO ₂ T (mM/l)
G. D.	G. D.	G. D.	G. D.	G. D.
3	1	5	3	3
2	4	4	5	5
1	5	3	1	1
5	2	1	4	4
4	3	2	2	2

Para el CO₂ total los valores medios del grupo aclimatado, 4,90‰ y 9,80‰ de salinidad son muy similares al valor medio del grupo basal, no así el grupo de 2,45‰ de salinidad donde su valor se encuentra disminuido con relación al grupo basal (Tabla 1).

La Prueba de Dunnet para el Na⁺ plasmático, dio como resultado la diferenciación de dos sub-conjuntos, observándose que el menor valor se corresponde al grupo basal, y el valor mayor se presentó en el grupo 2,45‰ (Tabla 4).

Los valores para el potasio de los grupos aclimatado y de 2,45‰ de salinidad son mayores que el valor medio obtenido para el grupo basal, no así los valores medios para los grupos de salinidades de 4,90‰ y 9,80‰, los cuales se ven ligeramente disminuidos con relación al grupo basal (Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros electrolíticos y osmolaridad de *Plecostomus watwata* en condiciones basales y sometidas a cambios de salinidad. Valores medios ($\pm$ DS). N= número de ejemplares.

GRU- POS (N=12)	Na ⁺ (mEq/l)	K ⁺ (mEq/l)	Cl ⁻ (mEq/l)	Ca ⁺⁺ (mEq/l)	Mg ⁺⁺ (mEq/l)	Osmolaridad (mOsm/ Kg)
1	135(19,5)	4,1(0,6)	119(26,2)	8,40(1,3)	4,0(0,6)	290(86,6)
2	167(26,7)	5,1(1,1)	143(17,2)	7,90(1,3)	3,53(1,1)	256(44,2)
3	170(26,6)	4,91(1,0)	141(14,0)	9,26(1,1)	3,05(0,6)	324 (70,5)
4	152(12,7)	3,69(0,6)	121(10,1)	12,81(2,1)	4,87(1,3)	297(29,3)
5	152(7,1)	4,0(0,6)	123(19,2)	12,84(0,9)	4,03(1,3)	300(41,7)

En la prueba de Dunnet para el valor del calcio plasmático se forman dos sub-conjuntos, el primero formado por los grupos aclimatado, basal y 2,45‰ de salinidad y el segundo por los grupos de salinidades 4,90‰ y 9,80‰ (Tabla 4).

Para el valor del Mg⁺⁺ plasmático, se observa disminución de este ion en los grupos de 2,45‰ y aclimatado con relación al grupo basal, y aumento de los valores medios en el grupo de 4,90‰ (Tabla 3).

Para los valores de la osmolaridad plasmática, la prueba de Dunnet no dio diferenciación en los cinco grupos de animales (Tabla 4).

Tabla 4. Prueba de Dunnet aplicada a los parámetros electrolíticos y osmolaridad plasmática de *Plecostomus watwata* en condiciones basales y sometidas a cambios de salinidad. G: grupos, D: prueba "a posteriori" de Dunnet.

Na ⁺ (mEq/l)		K ⁺ (mEq/l)		Cl ⁻ (mEq/l)		Ca ⁺⁺ (mEq/l)		Mg ⁺⁺ (mEq/l)		Osmo- laridad (mOsm/ Kg)
G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	
1		4		1		2		3		2
5		5		4		1		2		1
4		1		5		3		1		4
2		3		3		4		5		5
3		2		2		5		4		3

DISCUSION

Los resultados de este estudio demuestran cambios importantes en las variables acidobásicas de *P. watwata* sometida a condiciones de aclimatación al laboratorio y a incrementos de la salinidad ambiental. Las guaraguas en condiciones basales presentan un pH más elevado que los valores normales reportados para los animales homeotermos que es de 7,40 siempre que la relación $[\text{HCO}_3^-]/[\text{H}_2\text{CO}_3]$ se mantenga en una proporción de 20:1 (CASTEJÓN *et al.*, 1979).

En las condiciones de laboratorio y de salinidad 2,45‰ (7‰ de agua de mar), se notan disminuciones de los valores del pH; para el caso de los peces aclimatados al laboratorio éstas se debieron indudablemente a un aumento de la PCO₂ sanguínea, y para la salinidad de 2,45‰ la disminución se debió a un descenso de la concentración del ion bicarbonato (Tabla 1).

En el caso del grupo sometido a 2,45‰ de salinidad, es posible que la disminución del ion bicarbonato sea producida por un aumento de los cloruros plasmáticos, ya que se ha demostrado que estos pueden intercambiarse con el HCO₃⁻ para mantener la homeostasis del valor del pH (RENZIS, 1975). Lo contrario ocurre en el grupo aclimatado al laboratorio donde la disminución del pH no ocurre por caída del valor del HCO₃⁻ si no por la acumulación de metabolitos ácidos, de los cuales el CO₂ es el más importante, es posible que la mayor acumulación del CO₂ se deba a la disminución de la difusión del gas al medio, ya que una parte de este podría ser utilizado para producir ácido carbónico y la posterior disociación de dicho ácido en H⁺ y HCO₃⁻. Para los grupos de salinidades de 4,90‰ y 9,80‰, se observó un estado de alcalosis por disminución de la PCO₂ sanguínea. Generalmente esta deducción se asocia a la mayor difusión del CO₂ al exterior a través de las membranas branquiales; en medios salinos la tendencia es la de intercambiar HCO₃⁻ y H⁺ del medio ambiente por iones cloruros y sodio respectivamente. La anhidrasa carbónica transforma al ácido carbónico en CO₂ y H₂O, el CO₂ debido a su extraordinaria capacidad de difusión a través de las membranas pasará al medio externo, disminuyendo por lo tanto a nivel sanguíneo. Este posible mecanismo explicaría porque ocurren disminuciones de la PCO₂ en ambas salinidades. También se ha establecido que en los vertebrados ectotérmicos el pH aumenta cuando desciende la temperatura corporal debido al incremento de la relación HCO₃⁻/PCO₂ (GOLDSTEIN, 1982); este comportamiento posiblemente se presentó en *P. watwata* sometida a salinidades mayores en la cual la disminu-

ción del CO_2 pudo deberse a esta causa o al intercambio entre $\text{CO}_3\text{H}/\text{Cl}^-$, Na^+/H^+ a nivel branquial como lo señalan EVANS (1984) y HEISLER (1984).

La PO_2 sanguínea se observa aumentada en las condiciones experimentales, aunque lo es sólo significativamente para el grupo de peces mantenidos a una salinidad de 2,45‰ (Tabla 1). Es posible suponer que el aumento de este valor se deba a las condiciones de confinamiento de la especie en los acuarios, lo que la obligó a tomar con mayor frecuencia el oxígeno del aire, como de hecho fue observado en los experimentos, lo cual hace suponer que la respiración pasó de ser aérea facultativa moderada, a una respiración aérea más frecuente; de aquí que este valor se encuentre aumentado, ya que el oxígeno se encuentra en mayor proporción en el aire que disuelto en el agua. Cabe señalar que PROSSER & BROWN (1968), sostienen que en algunos organismos "reguladores de oxígeno" la captación del gas es constante solo en cierto rango de la PO_2 y comienza a descender después de cierto punto crítico de PO_2 ; por lo tanto las guaraguas en condiciones de laboratorio y las diferentes salinidades se comportan como reguladores de oxígeno. Es importante señalar que el aumento de la PO_2 implique una disminución de la PCO_2 (por efecto Haldane) producto de una mayor ventilación branquial para captar más oxígeno y excretar el exceso de CO_2 , como de hecho fue observado en los grupos experimentales.

El ion bicarbonato se encuentra disminuido en los grupos experimentales de salinidades 2,45‰ y 9,80‰, los cuales muestran el mismo patrón que los obtenidos por la PCO_2 a las mismas salinidades, las diferencias encontradas para este parámetro en los distintos grupos, dependen fundamentalmente de los mecanismos de regulación desarrollados principalmente entre el $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ (BORNANCIN *et al.*, 1980).

Para los valores del CO_2 total, se observa la existencia de un esquema similar al obtenido para el ion bicarbonato a las diferentes salinidades, esto confirma la teoría de que el bicarbonato provee la mayoría del CO_2 total del plasma sanguíneo.

Los peces de agua dulce dependen de sus riñones como órganos de excreción, el mantenimiento del equilibrio entre la concentración de los minerales y el balance de agua está bajo el control de tejidos como branquias, intestinos y riñones (WALSH & MOMMSEN, 1992). Cuando la concentración de algunos iones en el ambiente fluctúa en ciertos límites, los animales acuáticos tienen que activar sus mecanismos de transporte intra y extracelular para mantener en balance las concentraciones de

iones entre los líquidos corporales y su medio ambiente externo (MAETZ, 1971). Con respecto a los parámetros electrolíticos, se puede observar que tanto el sodio, como los cloruros plasmáticos se encuentran incrementados en los grupos experimentales. El aumento de estos iones en el grupo mantenido a una salinidad de 2,45‰, puede obedecer a la absorción de ellos por las branquias, cuando los peces fueron colocados en condiciones de un mayor grado de salinidad en relación a su medio natural. La ligera variación de estos iones a concentraciones salinas mayores podría estar dada por estimulación de mecanismos fisiológicos a mayores salinidades, los cuales permiten excretar el exceso absorbido por las branquias, o una reducción de la captación de ellos en estas mismas estructuras, lo cual permite inferir que *P. watwata* puede adaptarse sin dificultades a las salinidades de hasta 28‰ de agua de mar, manteniendo su balance hidrosalino sin grandes variaciones de importancia, permaneciendo ligeramente hiperiónico respecto a su medio ambiente natural.

A menudo se ha señalado la presencia de células ubicadas a nivel branquial, denominadas células de cloruros, las cuales son responsables de bombear el exceso de cloruro fuera del pez cuando las concentraciones exceden a los límites de tolerancia, lo cual a su vez ocasiona salida de sodio por diferencia de superficies electrostáticas de las membranas branquiales (HOOTMAN & PHILPOTT, 1980). Tal aseveración permite señalar que *P. watwata* salinidades de 4,90‰ y 9,80‰, tendría la capacidad de regular tanto los iones sodio como los cloruros plasmáticos activando sus células de cloruros.

Para el ion potasio se observa el mismo comportamiento que el presentado por el sodio y cloruro a las mayores salinidades (4,90‰, 9,80‰) lo que permite señalar que *P. watwata* dichas salinidades tiene también la capacidad de regular este ion.

En relación a los iones divalentes (calcio y magnesio), estos se encuentran en abundancia en el agua de mar, los cuales no son absorbidos en su mayor parte y las pequeñas cantidades que pasan a través de las paredes intestinales, son excretados por el riñón mediante sistemas específicos de transporte; ambos iones se encuentran aumentados en los grupos experimentales de mayor salinidad, lo cual indica que las guaraguas no regulan efectivamente estos iones a dichas salinidades. Generalmente el calcio y el magnesio se encuentran en bajas proporciones en los líquidos corporales, de aquí que su participación sea mínima en la osmolaridad total de estos líquidos (GOLDSSTEIN, 1982). Estos iones son importantes para diversos procesos fisiológicos involucrados en el funcionamiento del sistema nervioso y muscular.

CONCLUSIONES

- 1) *Plecostomus watwata* sometida a condiciones de aclimatación al laboratorio, y a incrementos en la salinidad ambiental, se comporta como un regulador de oxígeno.
- 2) Los ajustes acidobásicos de la sangre se realizan por mecanismos respiratorios, amortiguadores sanguíneos y tal vez intervengan mecanismos renales.
- 3) *Plecostomus watwata* posee una efectiva capacidad reguladora del sodio, potasio y cloruro a las salinidades de 4,90‰, y 9,80‰, permaneciendo ligeramente hiperiónico e hiperosmótico frente a los cambios de salinidad del medio ambiente.

REFERENCIAS

- AOKAS, R. A. & F. G. DUERR. 1975. Salinity tolerance and extracellular osmoregulation in two species of euryhaline teleost, *Culaea inconstans* and *Fundulus diaphanus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 521:445-448.
- ARTEAGA, T. 1983. *Efectos de la hipertermia e hipotermia experimentales sobre el balance acidobásico y electrolítico en Plecostomus watwata* (HANCOCK, 1829). Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 101 pp.
- BELMAR, M. & J. REY DE VÍAS. 1971. Temperatura corporal y catecolaminas. *Ann. Real. Acad. Farmac.* 37 (2):257-280.
- BELMAR, M., J. ARMAS, D. BELMAR, W. RIVEROS, S. YEGRES & G. CARRILLO. 1997. Mecanismos de regulación acidobásica en algunos vertebrados e invertebrados del Oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente.* 36(1&2):37-43.
- BORNANCIN, M., G. DE RENZIS & R. NAON. 1980. Cl⁻ - CO₃H⁻ ATPase in gills of the rainbow trout: evidence for its microsomal localization. *Am. J. Physiol.* 238:R251-R259.
- CAMERON, J. N. 1979. Excretion of CO₂ in water-breathing animals. A short review. *Mar. Biol. Lett.* 1:3-13.
- CASTEJÓN, F., A. FRAILE & F. PONS. 1979. *Fundamentos de la fisiología animal*. Universidad de Navarra. S.A. Pamplona (España). 562 pp.
- EVANS, D. H. 1984. Gill Na⁺/H⁺ and Cl⁻/CO₃H⁻ exchange systems evolved before the vertebrates entered fresh water. *J. Exp. Biol.* 113:465-469.
- GOLSDTEIN, L. 1982. *Fisiología comparada*. Nva. Editorial Interamericana. S.A. México 454pp.
- HEISLER, N. 1984. *Acid-base regulation in fishes*. In: *Fish physiology*, Vol X/eds W. S. Hoar & D. J. Randal. Academic Press. London. 193 pp.
- HENRY, R. T., D. C. CANNON & J. W. WINKLEMAN. 1974. *Clinical chemistry: Principles and technics*. 2da. Ed. Harper and Ron. 670-679 p.
- HOAR, W. & C. HICKMAN, JR. 1978. *Manual de laboratorio para fisiología general y comparada*. Omega, S.A. Barcelona. 280 pp.
- HOWELL, B. J. & H. RAHN. 1976. *Biology of the reptilia*. Ed. C. Gans, Academic Press, London. pp 335-362.
- HOOTMAN, S. & C. W. PHILPOTT. 1980. Accesory cell in teleost branquial epithelium. *Am. J. Physiol.* 238: R199-R218.
- KOLTZ, D. & G. N. SOMERO. 1995. Ion transport in gills of the euryhaline fish *Gillichthys mirabilis* is facilitated by a phosphocreatine circuit. *Am. J. Physiol.* 268: R1003-1012.
- MAETZ, J. 1971. Fish gill: mechanisms of salt transfer in freshwater and sea water. *Philos. Trans. Soc. London B262*: 209-249.
- MAGO, F. 1970. *Lista de peces de Venezuela incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país*. Ministerio de Agricultura y Cría. Oficina Nacional de Pesca. Caracas. Venezuela. 253 pp.
- NORDLIE, F. G. & J. WHITTIER. 1983. Influence of ambient salinity of plasma Ca⁺⁺ and Mg⁺⁺ levels in juvenile *Mugil cephalus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 76A:335-338.
- PROSSER, C. & F. BROWN. 1968. *Fisiología Comparada*. 2da. Ed. Interamericana. S. A. México. 728 pp.

- RENZIS, C. 1975. The branquial chloride pump in the goldfish *Carassius auratus*: relationship between $\text{Cl}/\text{CO}_2\text{H}$ and Cl/Cl exchanges and the effect of thiocynate. *J. Exp. Biol.* 63:587-602.
- SCRIBNER, R. & S. BELDING. 1950. Chloride determination in blood. *Proc. Staff meeting Mayo. Clin.* 25:209-212.
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 1981. *Introducción a la bioestadística*. Ed. T. Reverté, S.A. Barcelona, España. 361 pp.
- STEEL, G. & J. TORRIE. 1980. *Principles and procedures of static*. Segunda Edición. Mc Graw-Hill Book Company. New York. 633 pp.
- WALSH, P.J. & T. P. MOMMSEN. 1992. Intracelular pH regulation and metabolic interactions in hepatic tissues. *J. Exp. Zool.* 263(2):176-185.